

Dans la forme la plus humide de l'association (sous-association à *Chrysosplenium* et variante macrophorbiée correspondante) le spectre souligne la faiblesse relative du groupe des phanérophytes. Les géophytes sont, par contre, en progression, fait qu'il faut attribuer au nombre et à l'importance des hygrophytes rhizomateux (*Equisetum maximum*, *Carex acutiformis*, *Scirpus silvaticus*).

\*  
\*\*

La comparaison du spectre biologique de la frénaie à *Carex* avec celui d'autres groupements forestiers atlantiques souligne d'une façon très suggestive les particularités du *Cariceto remotæ-Fraxinetum*.

*Spectre biologique non pondéré.*

	Ph.	Ch.	Hc.	G.	Th.	Br.-ch.
<i>Cariceto remotæ-Fraxinetum</i> ... ..	16	17	44	9	4	10
<i>Alnetum cardaminetosum</i> (TUXEN 1937).	27	8	39	11	5	10
<i>Aln. typicum</i> (TUXEN 1937) ... ..	31	2	48	8,5	3,5	7
<i>Aln. macrophorbietum</i> (LEMÉE 1939) . ...	33	2	51	10	—	4
<i>Aln. Sphagnetum</i> (LEMÉE 1939) ... ..	22	2	48	2	—	26
<i>Quercetum atlant.</i> (LEBRUN 1949) ... ..	22	7	32	22	4	13
<i>Q.C. occid.</i> (LEMÉE 1939) ... ..	34	7	37	16	1	5

La frénaie à *Carex* apparaît comme un des groupements les plus pauvres en phanérophytes et les plus riches en chaméphytes, pour la plupart du type rampant. Comparée aux associations de l'*Alnion*, elle montre un spectre biologique assez voisin de l'*Alnetum cardaminetosum*, mais fort différent, par contre, des aulnaies tourbeuses et surtout de l'aulnaie oligotrophe à sphaignes.

Quant aux forêts mésophiles atlantiques du *Fraxino-Carpinion*, dont nous faisons mention dans le tableau ci-dessus, elles sont manifestement plus pauvres en chaméphytes et en hémicryptophytes et beaucoup plus riches en phanérophytes ligneux et surtout en géophytes.

### § 3. ASPECTS SAISONNIERS.

Le rythme des fonctions végétales : croissance et développement de la pousse aérienne, floraison et fructification, détermine des aspects saisonniers qui se succèdent au cours de l'année.

1° Aspect hivernal. — Pendant le repos hivernal, les strates herbacées paraissent complètement fanées et le sol est jonché des débris organiques. Néanmoins, sous la protection de cette litière, quelques espèces prostrées restent vertes. Tel est le cas de certains chaméphytes (*Ranunculus repens*, *Lamium galeobdolon*, *Glechoma hederacea*, *Ajuga reptans*, *Lysimachia nemorum*, *L.*

*nummularia*, *Veronica montana*, etc.) et de quelques hémicryptophytes rosettés ou cespiteux (*Melandrium dioicum* et *Carex strigosa*). La strate muscinale reste elle-même fonctionnelle.

2° Aspect printanier. — Dès le printemps et sous nos climats, à partir du mois de mars, on assiste au réveil de la végétation herbacée. C'est l'époque où fleurissent les géophytes printaniers (*Ficaria*, *Adoxa*, *Arum*, *Paris*) et quelques hémicryptophytes ou chaméphytes à vocation sylvatique (*Primula*, *Chrysosplenium*). Ces espèces accomplissent l'essentiel de leur cycle avant la fermeture du couvert et constituent la synusie printanière, principalement cantonnée dans la strate herbacée inférieure.

C'est également à cette époque que fleurissent les arbres et que sortent du sol les tiges sporifères d'*Equisetum maximum*.

3° Aspect estival. — Dès la fin du printemps, on assiste à l'épanouissement des grands héliophytes et les strates herbacées supérieures conquièrent définitivement leur place. Les floraisons s'y succèdent jusqu'en août, dans la lumière tamisée du sous-bois. Beaucoup de stations prennent à cette époque l'aspect de peuplements continus d'*Equisetum maximum*.

## CHAPITRE VI.

### SYNGÉNÉTIQUE ET SUCCESSION.

#### § 1. CONCEPTS SYNGÉNÉTIQUES.

L'évolution dynamique des groupements végétaux fait appel à de multiples notions que nous croyons utile d'exposer en tête de ce chapitre.

1° Transformations des associations. — Nous appliquons le terme général de succession à « tout changement qui aboutit au remplacement d'une population végétale par une autre, d'une association par une autre » (J. PAVILLARD, 1935).

Les modifications floristiques qu'implique toute succession, qu'elles soient spontanées ou provoquées par l'homme, sont en elles-mêmes des phénomènes complexes; elles reposent en ordre principal sur le « comportement dynamogénétique des espèces » (J. PAVILLARD, 1935). Suivant leurs exigences et leur plasticité écologiques, ces dernières réagissent, en effet, selon un mode propre, aux modifications du milieu. A côté des plantes indifférentes ou qui ne réagissent que tardivement, il en est d'autres, beaucoup plus sensibles et qui jouent,

pour cette raison, un rôle de premier plan dans la succession; ce sont les espèces « actives » qu'on appelle édificatrices ou pionnières, conservatrices et destructrices du groupement, termes suffisamment évocateurs pour que nous puissions nous dispenser de les définir ici-même.

Ainsi donc, l'association, malgré son apparente stabilité, n'est pas une communauté proprement statique; elle s'installe, se développe, s'altère, dégénère et disparaît, avec un rythme imposé par les modulations écologiques. On réserve le nom de phases à ces étapes évolutives (phases initiale, optimale et terminale); elles se traduisent soit par l'introduction ou la disparition de certaines espèces, soit encore par des variations quantitatives dans les espèces existantes (J. BRAUN-BLANQUET, 1928).

2° Évolution générale du tapis végétal. Séries évolutives et climax. — L'association elle-même, si stable qu'elle puisse paraître, peut ne constituer, dans la station envisagée, qu'un moment privilégié dans l'évolution du tapis végétal. Ce dernier tend, d'une façon foncière, vers un équilibre ultime et permanent, autrement dit, vers une association finale à laquelle on donne le nom de climax. On appelle stades, toutes les étapes de cette évolution qui s'extériorisent dans le bilan floristique lui-même; les uns seront fugaces et difficiles à saisir, d'autres plus durables et susceptibles, par cela même, de se définir comme unités sociologiques distinctes.

Ces dernières constituent des associations durables (Dauergesellschaften); leurs transformations, envisagées sous le 1°, ne représentent, somme toute, qu'un fragment isolé dans la longue chaîne des processus syngénétiques.

Quels que puissent être son rythme et les poses temporaires qu'elle manifeste, la succession des stades constitue une « série évolutive » (« sere » au sens de CLEMENTS, 1921); celle-ci est progressive ou normale, quand elle conduit la végétation vers son stade ultime et permanent (climax); on la dit en outre complète, si « elle se poursuit à partir d'un terrain neuf », et partielle si « elle se greffe sur la série normale à la suite d'une perturbation quelconque: incendie, inondation, etc. » (M.-A. REYNAUD-BEAUVERIE, 1936). La série évolutive est régressive quand elle ramène la végétation à un stade juvénile; elle est secondaire, ou anormale, quand elle l'oriente vers un état artificiel et permanent, conditionné par des facteurs extrinsèques, tels que l'intervention humaine.

Toute série évolutive complète comprend donc des stades initiaux, des stades intermédiaires et un stade terminal et permanent qu'on appelle le « climax ». Cette dernière notion comporte un sens à la fois dynamique et statique, et une portée écologique et floristique.

Elle désigne, en effet, le groupement floristique le plus évolué <sup>(22)</sup> et le plus stable, dans un territoire déterminé, « en équilibre avec le climat régnant »

(22) « The highest life-form possible in the climate considered » (CLEMENTS, 1921).

(M.-A. REYNAUD-BEAUVERIE, 1936) et « constituant en même temps l'expression et l'indicateur de ce dernier » (CLEMENTS, 1921). Le climax est donc essentiellement conditionné par le climat régional; de plus, il est installé sur des sols modelés, suivant un type régional, par le même climat.

C'est ce que J. PAVILLARD (1935) souligne dans sa formule si expressive : « Le climax végétal sur le sol mûr, symbole de l'équilibre parfait et critère de stabilité, sinon de permanence, tant que subsistera le régime climatique actuel ».

Dans les pages qui suivent, nous étudierons les phénomènes syngénétiques relatifs au *Cariceto remotæ-Fraxinetum*; nous envisagerons la façon dont il s'édifie et évolue, et les transformations qu'il est susceptible de subir dans les conditions naturelles et par l'action de l'homme.

## § 2. INSTALLATION ET ÉDIFICATION DU *CARICETO REMOTÆ-FRAXINETUM*.

L'association peut s'installer et s'édifier, dans les stations qui lui conviennent, suivant plusieurs voies génétiques :

1° Colonisation des aires fontinales. — Dans le territoire étudié, correspondant à la zone des plaines et des collines basses du domaine atlantique, le *Cariceto remotæ-Fraxinetum* succède habituellement au *Cardaminetum amaræ subatlanticum* (J. BRAUN-BLANQUET, 1926; R. TÜXEN, 1937). Cette dernière association colonise les aires fontinales ombragées, à substrat minéral mouillé en permanence par des suintements d'eaux vives, ainsi que les berges des ruisselets forestiers, en terrain argileux ou limoneux. L'écologie du *Cardaminetum amaræ* a pu être précisée dans le district picardo-brabançon (J. LEBRUN, A. NOIRFALISE, P. HEINEMANN et C. VAN DEN BERGHEN, 1949) : il colonise des sols à plan d'eau superficiel (1 à 10 cm de profondeur) et arrosés par des eaux courantes dont le pH varie de 6 à 7. On retrouve là des caractères édaphiques éminemment favorables à l'installation de la frênaie à Carex. Au point de vue floristique, la végétation fontinale comprend un noyau d'espèces de l'ordre des *Montio-Cardamine-talia* (PAWLOWSKI, 1928) : *Chrysosplenium oppositifolium*, *Ch. alternifolium*, *Cardamine amara*, *Brachythecium rivulare*, *Stellaria uliginosa*, *Mnium punctatum*, associées à des hygrophiles telles que *Ranunculus repens*, *Agrostis alba*, etc.

Très rapidement, cette association est envahie par les espèces de la frênaie des ruisseaux : *Carex strigosa*, *C. remota*, *Rumex sanguineus*, *Veronica montana* et *Fragaria excelsior*; cette dernière essence, qui s'installe en abondance lorsque des porte-graines se trouvent dans le voisinage, joue un rôle édificateur de premier ordre. Une flore herbacée très variée d'hygrophiles et de sylvatiques et des essences à rôle secondaire, telles que l'aulne, le coudrier, les saules et la viorne, viennent petit à petit s'adjoindre au groupe pionnier.

Les relevés suivants se rapportent à ce stade initial, de plus en plus évolué, du *Cariceto remotæ-Fraxinetum* :

	Relevé 1	Relevé 2	Relevé 3
	—	—	—
ESPÈCES FONTINALES :			
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i> ... ..	5.5	3.3	+3
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> . . . . .	1.2	—	—
CARACT. DE LA FRÉNAIE À CAREX :			
<i>Carex strigosa</i> ... ..	+	3.3	2.2
<i>Rumex sanguineus</i> . . . . .	1.1	1.1	+
<i>Carex remota</i> ... ..	—	2.2	3.3
<i>Veronica montana</i> . . . . .	—	3.3	3.3
<i>Lysimachia nemorum</i> ... ..	—	+2	—
<i>Fraxinus excelsior</i> . . . . .	+	+	—
ESPÈCES SYLVATIQUES :			
<i>Lamium galeobdolon</i> ... ..	+2	1.2	1.2
<i>Geranium robertianum</i> ... ..	+2	1.1	+
<i>Glechoma hederacea</i> ... ..	2.2	.	2.2
<i>Geum urbanum</i> ... ..	.	3.3	1.2
<i>Carex silvatica</i> . . . . .	.	2.2	1.2
<i>Circaea lutetiana</i> ... ..	.	+	4.4
<i>Stachys silvatica</i> ... ..	.	1.1	1.2
<i>Epilobium montanum</i> . . . . .	.	.	+
<i>Rubus</i> sp. ... ..	+	+2	+
HYGROPHILES :			
<i>Athyrium filix femina</i> . . . . .	.	1.2	2.1
<i>Ranunculus repens</i> . . . . .	.	.	3.3
<i>Polygonum hydropiper</i> ... ..	+	.	.
<i>Mnium undulatum</i> . . . . .	.	1.2	.
<i>Filipendula ulmaria</i> ... ..	+	.	.
<i>Ajuga reptans</i> ... ..	.	+	.

Relevé 1 (2607), forêt de Saint-Gobain (Aisne), 23.X.1946, 10 m<sup>2</sup>.

Relevé 2 (2603), forêt du Retz (Aisne), 22.X.1946, 20 m<sup>2</sup>. En outre : *Potentilla sterilis* (+2), *Oxalis acetosella* (+2), *Brachypodium silvaticum* (+2), *Eurynchium swartzii* (+).

Relevé 3 (2567), Boitsfort (forêt de Soignes), 9.X.1946, 80 m<sup>2</sup>. En plus : *Oxalis acetosella* (+2), *Milium effusum* (1.2), *Dryopteris spinulosa* (+2), *Atrichum undulatum* (+2), *Fagus silvatica* planté (1.1). Station occupée par un groupement fontinal à l'état pur en 1941.

Pour ce dernier relevé, les conditions édaphiques s'établissent comme suit :

	A <sub>1</sub> (10 cm de profondeur)	G <sub>1</sub> (échantillon à 20 cm)
	—	—
Sable . . . . .	59,5 %	62,5 %
Limon . . . . .	21,5 %	21,5 %
Argile . . . . .	10 %	9,5 %
Matières organiques . . . . .	8,8 %	6,9 %
Carbonates libres .. . . .	—	traces douteuses
pH . . . . .	5,6	5,6

On reconnaîtra ici les caractères édaphiques du *Cariceto remotæ-Fraxinetum*.

Dès que le stade initial du groupement est réalisé, il évolue insensiblement vers un facies forestier à flore de plus en plus riche et qui correspond au *Cariceto remotæ-Fraxinetum chrysosplenietosum*. Cette sous-association se maintient tant que les suintements fontinaux superficiels contribuent à maintenir un milieu favorable aux différentielles de cette variante.

L'assèchement par drainage conduit rapidement vers le *Cariceto remotæ-Fraxinetum typicum* et, ultérieurement, par l'intermédiaire de stades transitoires, vers la chênaie à charme à *Filipendula* et, plus tard, à *Stachys*, formes habituelles du climax sur les alluvions humides ou fraîches.

On peut donc schématiser comme suit la série végétale sur les aires fontinales et les replats d'alluvions arrosés par des suintements de sources :

*Cardaminetum amaræ subatlanticum*,  
Stade à *Carex strigosa* et *Fraxinus excelsior*,  
*Cariceto remotæ-Fraxinetum chrysosplenietosum*,  
*Cariceto remotæ-Fraxinetum typicum*,  
Chênaie à charme à *Stachys* ou à *Filipendula* (climax).

2° Colonisation des replats alluvionnaires moins humides. — Quand les dépôts alluvionnaires ne sont pas arrosés par des suintements fontinaux, l'installation de la frênaie se réalise directement, sans passer par le *Cardaminetum amaræ subatlanticum*. La succession conduit d'emblée au *Cariceto remotæ-Fraxinetum typicum* et par assèchement à la chênaie à charme à *Stachys*. Le frêne joue ici encore un rôle édificateur de premier ordre.

En voici un exemple : Relevé (2577). Ellezelles (Hainaut), 10.X.1946 — 20 m<sup>2</sup>. Replat alluvionnaire récemment déposé. Sol sablo-limoneux :

<i>Carex strigosa</i> ... .. .	2.2	<i>Lamium galeobdolon</i> ... .. .	1.2
<i>Ranunculus repens</i> . ... .. .	4.4	<i>Juncus effusus</i> ... .. .	+2
<i>Carex remota</i> ... .. .	2.3	<i>Athyrium filix femina</i> . ... .. .	+2
<i>Lysimachia nemorum</i> ... .. .	2.3	<i>Deschampsia cæspitosa</i> . ... .. .	1.2
<i>Fraxinus excelsior</i> (plantules d'un an) ...	+2	<i>Glyceria fluitans</i> ... .. .	2.3
<i>Circeæa lutetiana</i> ... .. .	1.1	<i>Mnium hornum</i> . ... .. .	+2

L'analyse pédologique pour ce relevé fournit : sable 70 %, limon 17 %, argile 8 %, matières organiques 5 %. pas de carbonates libres, pH 5,7.

Ce sont des données analogues à celles des stations du *Cariceto remotæ-Fraxinetum typicum*.

3° Colonisation des fonds d'étangs asséchés. — Le *Cariceto remotæ-Fraxinetum* peut également s'installer sur le fond des étangs brusquement asséchés par percement des digues. Ce cas est fréquent dans la forêt de Soignes et dans les bois aux environs de Bruxelles, et nous l'avons observé également dans la forêt de Saint-Gobain.

L'association succède ici à la *Magnocariçaie*, dont on retrouve diverses relictées qui différencient notre variante macrophorbiée (*Carex acutiformis*, *Cirsium oleraceum*, *Eupatorium cannabinum*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites*

*communis*); suivant la vigueur du drainage, la variante macrophorbiée s'apparente à la sous-association typique ou à la sous-association à dorine; une fois installée, elle évolue conformément à la sous-association à laquelle elle se rattache.

### § 3. ÉVOLUTION DU *CARICETO REMOTÆ-FRAXINETUM* VERS LE CLIMAX.

Association liée au réseau hydrographique, la frênaie à *Carex* constitue un groupement édaphique de longue durée, dont la disparition ne peut résulter que d'une profonde perturbation. Celle-ci peut résulter de l'évolution naturelle du profil des vallées, dont le creusement progressif a pour résultat d'assécher les dépôts alluvionnaires et les anciennes aires fontinales. Mais, dans beaucoup de cas, l'homme lui-même précipite cette évolution par des travaux de drainage; dans cette éventualité, la chênaie à charme se substitue rapidement à l'association.

Un exemple typique est fourni par le relevé 4 de notre tableau daté du 2.VI.1943. Ce plateau a été soumis depuis lors au drainage par fossés et s'est fortement asséché; en 1946, le cortège floristique était complètement remanié et les caractéristiques de la frênaie en pleine régression, ainsi qu'en témoigne la liste suivante :

	1943	1946
CARACTÉRISTIQUES DE LA FRÊNAIE À CAREX :	—	—
<i>Carex pendula</i> ... ..	2.3	1.1
<i>Carex strigosa</i> ... ..	+	—
<i>Equisetum maximum</i> ... ..	2.3	1.1
<i>Rumex sanguineus</i> ... ..	1.1	+
ESPÈCES SYLVATIQUES DU <i>Querceto-Carpinetum</i> :		
<i>Lamium galeobdolon</i> . ... ..	1.2	4.4
<i>Vinca minor</i> ... ..	1.3	2.2
Etc.		

Cette transformation se traduit également dans le sol : l'horizon gley s'abaisse profondément et l'horizon A ressuyé augmente en puissance jusqu'à 30 ou 40 cm (terre brune à gley profond, pédoclimax sous la chênaie à charme à *Stachys*).

## § 4. INFLUENCE DES COUPES FORESTIÈRES.

En modifiant brusquement le microclimat lumineux, les coupes forestières provoquent un développement exubérant des hygrophytes héliophiles, qui fleurissent sans exception et se propagent d'une façon massive.

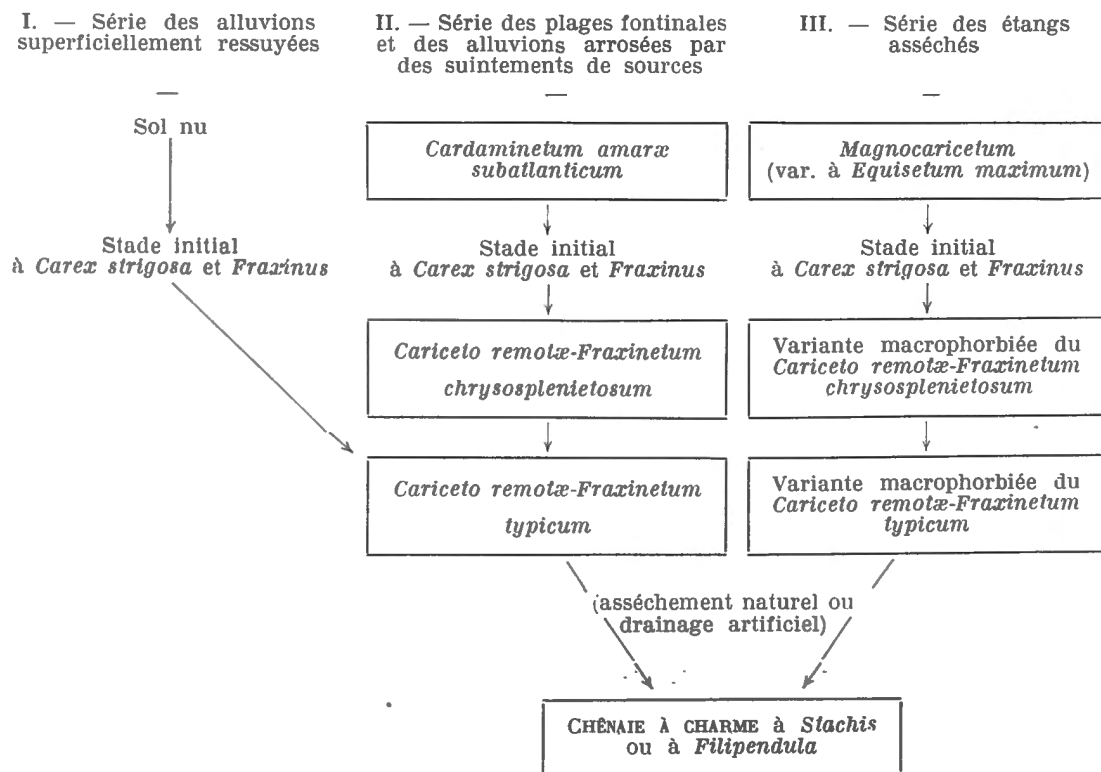
La végétation évolue ainsi vers un marais à hautes herbes où dominent les espèces suivantes :

*Equisetum maximum*,  
*Lysimachia vulgaris*,  
*Lythrum salicaria*,  
*Valeriana officinalis*,  
*Urtica dioica*,  
*Ajuga reptans*,

*Cirsium oleraceum*,  
*Filipendula ulmaria*,  
*Epilobium hirsutum*,  
*Eupatorium cannabinum*,  
*Angelica silvestris*,  
*Galium aparine*,

auxquelles s'associent des relictés sylvatiques, notamment *Circœa lutetiana*, *Anemone nemorosa*, *Primula elatior*, *Carex remota*, *Lamium galeobdolon*, *Carex pendula* et *C. strigosa*.

La recolonisation forestière se manifeste généralement par un abondant recrû de frêne, associé à des essences hygrophiles : *Alnus glutinosa*, *Viburnum opulus* et *Salix capræa*.

Schéma syngénétique de la frênaie à *Carex*.



Lorsque l'homme empêche la reforestation, la végétation évolue vers une variante particulière à *Equisetum maximum* du groupement à *Cirsium oleraceum* et *Angelica silvestris* (R. TÜXEN, 1937), association durable succédant à l'ablation définitive de la frênaie à Carex. C'est à cette dernière association que se rattachent les peuplements d'*Equisetum* si répandus au voisinage des villages, dans les vallons et les criques de sources, le plus souvent au contact des bosquets et dans les prairies fraîches, et qui jalonnent vraisemblablement l'aire de la frênaie à Carex, dans l'Ouest de la Moyenne-Belgique, le Bassin parisien et le Nord-Ouest de l'Allemagne.

## CHAPITRE VII.

### SYNCHOROLOGIE DE L'ASSOCIATION.

#### § 1. ASSOCIATION ET ÉLÉMENTS FLORISTIQUES <sup>(23)</sup>.

La plupart des espèces que l'on trouve dans le cortège du *Cariceto remotæ-Fraxinetum* appartient à l'élément-base eurosibérien-boréo-américain <sup>(24)</sup>. Quelques-unes seulement sont cosmopolites ou subcosmopolites : ce sont, soit des nitrophiles rudérales (*Geranium robertianum*, *Urtica dioica*, *Galium sparine*), soit encore des hydrophiles souvent liées aux phragmitaies (*Lythrum salicaria*, *Juncus effusus*, *Mentha aquatica*, *Phragmites communis*), soit encore des bryophytes à large distribution (*Brachythecium rutabulum*, *Mnium rostratum*).

Les espèces de l'élément-base n'ont cependant pas toute la même amplitude géographique et on peut les classer en plusieurs groupes distincts :

1. Certaines sont présentes à la fois dans la zone tempérée de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie et sont, par conséquent, des eurosibériennes-boréo-américaines dans le plein sens du terme, espèces anciennes et souvent polymorphes. Ce sont notamment :

*Equisetum maximum*,  
*Impatiens noli tangere*,  
*Circæa lutetiana*,  
*Rubus idæus*,  
*Polygonum hydropiper*,  
*Poa nemoralis*,

*Adoxa moschatellina*,  
*Milium effusum*,  
*Caltha palustris*,  
*Eurynchium Swartzii*,  
*Stellaria uliginosa*,  
*Carex acutiformis*,

<sup>(23)</sup> Nous ne tiendrons pas compte ici des espèces accidentelles, observées moins de quatre fois sur l'ensemble des relevés.

<sup>(24)</sup> Cet élément-base caractérise la Région eurosibérienne-boréo-américaine au sens de J. BRAUN-BLANQUET (1925).

*Phalaris arundinacea*,  
*Carex silvatica*,  
*Athyrium filix femina*,  
*Cardamine pratensis*,  
*Brachythecium rivulare*,  
*Atrichum undulatum*,  
*Mnium hornum*,  
*Myosotis scorpioides*,

*Scirpus silvaticus*,  
*Deschampsia cæspitosa* <sup>(25)</sup>,  
*Dryopteris spinulosa*,  
*Oxalis acetosella*,  
*Pellia epiphylla*,  
*Chrysosplenium alternifolium* <sup>(26)</sup>,  
*Equisetum palustre*,  
*Polygonatum multiflorum*.

On remarquera que ce groupe phytogéographique comporte surtout des hygrophiles, un petit nombre d'espèces sylvatiques de l'ordre des *Fagetalia* et seulement une caractéristique de l'association.

2. Un deuxième groupe phytogéographique comprend les espèces *eurasiatiques* répandues à la fois dans l'Europe et l'Asie tempérée avec des pénétrations ou des irradiations dans la région méditerranéenne et dans les massifs montagneux qui encadrent la région irano-touranienne. Certaines atteignent même la Mandchourie, la Chine et le Japon méridional, comme *Humulus lupulus*, *Angelica silvestris*, *Solanum dulcamara*, *Viburnum opulus* et *Lysimachia vulgaris*.

Espèces eurasiatiques .

*Salix capræa*,  
*Cardamine amara*,  
*Stachys silvatica*,  
*Carex pendula*,  
*Filipendula ulmaria*,  
*Angelica silvestris*,  
*Epilobium hirsutum*,  
*Mnium undulatum*,  
*Paris quadrifolia*,  
*Scrophularia nodosa*,  
*Salix cinerea*,  
*Alnus glutinosa*,  
*Cirsium palustre*,  
*Orchis maculata*,  
*Valeriana officinalis*,  
*Lysimachia vulgaris*,

*Solanum dulcamara*,  
*Fissidens taxifolius*,  
*Epilobium montanum*,  
*Humulus lupulus*,  
*Viburnum opulus*,  
*Cirsium oleraceum*,  
*Eupatorium cannabinum*,  
*Glechoma hederacea*,  
*Melandrium rubrum*,  
*Festuca gigantea*,  
*Brachypodium silvaticum*,  
*Ranunculus repens*,  
*Scrophularia alata*,  
*Geum urbanum*,  
*Carex remota*.

A l'encontre des eurosibériennes-boréo-américaines, principalement cantonnées chez nous, dans les formations marécageuses (phragmitaies, cariçaies), les espèces eurasiatiques sont notamment représentées dans les forêts hygrophiles du *Fraxino-Carpinion* et de l'*Alnion*, tantôt comme caractéristiques, tantôt comme compagnes habituelles. Elles constituent un lot important au sein du cortège du *Cariceto remotæ-Fraxinetum*.

(25) Espèce transgressant assez loin vers le Sud, en suivant principalement les axes montagneux (chaînes africaines, himalayennes et andines) et revêtant de ce fait un caractère subcosmopolite.

(26) Variété « octandrum » J. BRAUN-BLANQUET. Distribution principalement septentrionale.

3. Un troisième groupe phytogéographique comporte les espèces *médio-européennes*. Bien que leur aire optimale coïncide avec le domaine médio-européen, dont elles constituent le sous-élément caractéristique, elles en transgressent presque toujours les limites vers l'Ouest, dans le domaine atlantique, et vers le Sud, dans la région méditerranéenne. Vers l'Est, elles contournent habituellement le bassin hongrois par les Carpathes et se prolongent jusque dans le Caucase et le Nord de la Perse, où elles sont généralement représentées par des sous-espèces ou races particulières. Vers le Nord, elles ne dépassent pas la zone subarctique. Plusieurs de ces espèces, telles que *Viola silvestris*, *Primula elatior*, *Anemone nemorosa*, sont relayées par des vicariantes (espèces ou tout au moins sous-espèces) en Asie orientale et parfois en Amérique du Nord.

Espèces médioeuropéennes :

<i>Fraxinus excelsior</i> ,	<i>Anemone nemorosa</i> ,
<i>Quercus robur</i> ,	<i>Poa trivialis</i> ,
<i>Acer pseudoplatanus</i> ,	<i>Gallium palustre</i> ,
<i>Corylus avellana</i> ,	<i>Ajuga reptans</i> ,
<i>Primula elatior</i> ,	<i>Rosa arvensis</i> ,
<i>Arum maculatum</i> ,	<i>Hedera helix</i> ,
<i>Lysimachia nummularia</i> ,	<i>Fagus silvatica</i> ,
<i>Ranunculus ficaria</i> ,	<i>Melica uniflora</i> ,
<i>Cornus sanguinea</i> ,	<i>Stellaria holostea</i> ,
<i>Carpinus betulus</i> ,	<i>Lamium galeobdolum</i> ,
<i>Salix aurita</i> ,	<i>Viola silvestris</i> .
<i>Rumex sanguineus</i> ,	

La plupart de ces espèces sont les compagnes habituelles de la forêt de chêne-charme et de la hêtraie. Les plus hygrophiles d'entre elles sont largement représentées dans notre groupement.

4. Un dernier groupe phytogéographique réunit les espèces à distribution atlantique, tributaires du climat maritime, doux et pluvieux, qui règne tout le long des côtes européennes, depuis le Portugal jusqu'en Norvège.

Ces espèces ont occupé autrefois une aire beaucoup plus vaste, vers l'intérieur du continent; aussi, nombre d'entre elles présentent encore des irradiations médio-européennes, témoins d'une ancienne expansion, et se comportent plutôt comme des *euryatlantiques* ou des *subatlantiques*, par opposition aux *euatlantiques*, strictement cantonnées dans les territoires soumis aux influences maritimes.

Espèces subatlantiques :

<i>Carex strigosa</i> ,	<i>Eurynchium Stokesii</i> <sup>(27)</sup> ,
<i>Veronica montana</i> ,	<i>Potentilla sterilis</i> ,
<i>Lysimachia nemorum</i> ,	<i>Lonicera periclymenum</i> ,
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i> ,	<i>Holcus mollis</i> .

(27) Également présent en Amérique du Nord, à Terre-Neuve, mais localisé en Europe dans le domaine atlantique.

Les trois premières espèces sont des caractéristiques du groupement, la quatrième en est une différentielle. Ces quatre espèces lui confèrent de la sorte une teinte atlantique très nette; les autres ne sont que des accidentelles, transgressant des groupements atlantiques du *Quercion*.

#### SPECTRE GÉOGRAPHIQUE DU GROUPEMENT.

Si l'on envisage l'ensemble du cortège de l'association, tel qu'il ressort de notre tableau, on constate que l'immense majorité de ses espèces appartiennent à l'élément-base eurosibérien-boréo-américain, la part des cosmopolites étant très réduite. Dans le groupe de l'élément-base lui-même figurent un certain nombre d'espèces subatlantiques, dont plusieurs caractéristiques de l'association. On peut donc considérer la frênaie à Carex comme teintée d'un cachet atlantique bien marqué; c'est ce qui ressort de l'examen de son spectre géographique.

#### Spectre géographique de l'association.

(D'après notre tableau floristique I.)

Eurosibériennes-boréoaméricaines	... ..	28 %
Eurasiatiques	.. .. .	31 %
Médioeuropéennes	. ... .	23 %
Subatlantiques et euryatlantiques	... ..	8 %
Subcosmopolites	... ..	9 %

### § 2. AIRE GÉOGRAPHIQUE DES CARACTÉRISTIQUES.

L'aire géographique des espèces les plus représentatives de l'association, les caractéristiques, est particulièrement intéressante à étudier.

1. *Equisetum maximum* est une espèce eurosibérienne-boréo-américaine dont l'aire déborde largement celle de la frênaie à Carex.

L'espèce est signalée un peu partout en Amérique du Nord, en Europe tempérée, en Asie boréale et dans l'Ouest du Bassin méditerranéen (COSTE, 1901-1906; G. HEGI, 1906-1931); elle paraît extraordinairement variable, et de nombreuses formes ou écotypes ont été distingués, dont la valeur systématique est difficile à apprécier.

En Belgique, É. DE WILDEMAN et Th. DURAND (1900-1907) lui assignent comme distribution le district picardo-brabançon (surtout le Brabant, le Hainaut et la Flandre limoncuse, où elle paraît liée à la frênaie à Carex), le Pays de Herve, la Thiérache argileuse (Momignies) et la partie méridionale du district jurassique (fig. 5).

2. *Carex remota*, espèce eurasiatique, et *Fraxinus excelsior*, espèce médio-européenne, sont largement répandus en Europe tempérée, mais ne dépassent

guère l'altitude de 1.000 à 1.500 m (G. HEGI, 1906-1931). Ils transgressent dans la région méditerranéenne.

Dans notre pays, ils sont communs dans la plupart des territoires.

3. *Rumex sanguineus*, espèce eurasiatique, est assez rare dans notre pays et paraît surtout répandu en plaine. On ne dispose d'ailleurs que d'une liste

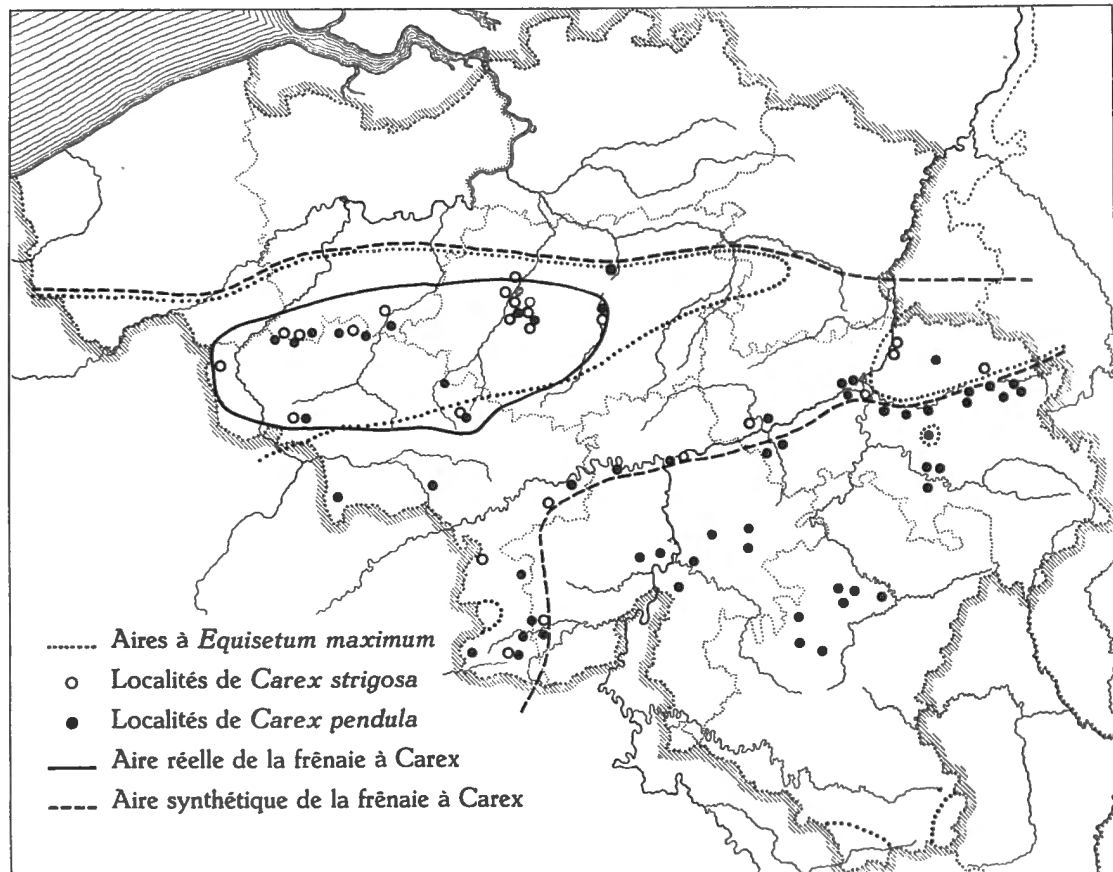


FIG. 5.

apparemment fort incomplète de ses localités belges (É. DE WILDEMAN et Th. DURAND, 1900-1907); caractéristique électorale de l'association, elle est pratiquement cantonnée dans cette dernière, ce qui explique la rareté des indications positives à son égard.

4. *Carex pendula*. Espèce à distribution eurasiatique (voir fig. 7) très répandue dans les collines et les montagnes de l'Europe centrale (G. HEGI, 1906-1931; P. ASCHERSON et P. GRÄBNER, 1902-1904).

Vers le Nord, l'espèce devient plus rare; elle pénètre néanmoins au Danemark (Jutland, Schleswig-Holstein), dans les îles de la Baltique (RÜGEN), dans

le Brandebourg (Spreewald, Spandau, Francfort-sur-Oder) et la Silésie (Vorgebirge), où elle atteint sa limite septentrionale. Elle paraît totalement manquer dans les territoires baltiques proprement dits (Poméranie, Pologne, Pays baltes) (G. KUKENTHAL, 1909).

Vers l'Ouest, *Carex pendula* est rare en Hollande et dans le Nord-Ouest de l'Allemagne; P. ASCHERSON et P. GRÄBNER (1902-1904) le signalent même comme douteux dans la plaine hanovrienne. Par contre, il est répandu dans les Iles Britanniques, en Belgique et à peu près partout en France, à l'exception des territoires les plus méridionaux. On le retrouve également autour des Pyrénées ( Lourdes), en Catalogne et dans les Landes, où il serait même commun.

Vers le Sud, dans la région méditerranéenne, *Carex pendula* pénètre jusqu'en Espagne et au Portugal (M. WILKOMM, 1893); il est répandu partout en Italie, en Corse, en Sardaigne, dans le Nord de l'Afrique (Alger) et jusqu'à Madère.

Vers l'Est, l'espèce s'étend jusqu'en Hongrie, dans la presqu'île des Balkans, en Asie Mineure, en Syrie, pour atteindre finalement la Crimée, le Caucase et le Nord de la Perse. D'après P. ASCHERSON et P. GRÄBNER (1902-1904) on le retrouverait même en Afrique du Sud.

L'aire totale montre bien qu'on a affaire à une espèce eurasiatique transgressant largement dans la région méditerranéenne et dans le domaine atlantique, où elle paraît surtout localisée dans la frênaie à Carex. On notera son absence totale dans les territoires baltiques.

En Belgique, *Carex pendula* est répandu dans l'Ouest du district picardo-brabançon, dans le district calcaire mosan et sur le versant atlantique des Ardennes (fig. 5).

5. *Lysimachia nemorum* et *Veronica montana* sont des espèces subatlantiques. La première est surtout répandue dans les plaines atlantiques, depuis la Norvège jusqu'au Portugal, dans les Açores et la Sicile (G. HEGI, 1906-1931).

Elle tend à se raréfier vers l'intérieur du continent et s'y localise dans les territoires à climat doux et humide; elle est totalement absente des aires xérotiques. Toutefois, G. HEGI (1906-1931) la signale encore dans les Carpathes et jusque dans le Caucase. En altitude, elle paraît présente dans tout l'étage du hêtre. Nous en ferons donc plutôt une euryatlantique.

*Veronica montana* atteint sa plus haute fréquence dans le Sud-Ouest et l'Ouest de la France et en Moyenne-Belgique; elle s'étend néanmoins vers le centre du continent jusqu'au pied des Alpes et ne peut guère être considérée que comme une euryatlantique, localisée surtout dans les territoires de basse altitude. Son comportement en Belgique est assez typique; fréquente dans le district picardo-brabançon, elle serait rare en Haute-Belgique et dans le Grand-Duché de Luxembourg (E. PAQUE, 1902; E. J. KLEIN, 1897).

6. *Carex strigosa*. Espèce subatlantique (voir fig. 6) qui atteint manifestement son optimum dans le secteur boréo-atlantique du domaine, où elle paraît assez répandue, encore que très spécialisée quant au choix des stations. Les

auteurs s'accordent à la localiser dans les forêts au voisinage des sources et dans les vallons humides; nous en avons fait une caractéristique exclusive de la frénaie à *Carex*.

L'aire de dispersion optimum englobe le Sud des Iles Britanniques, le Bassin de Paris, la Moyenne-Belgique, la Westphalie et le Hanovre, l'Ouest du Meck-

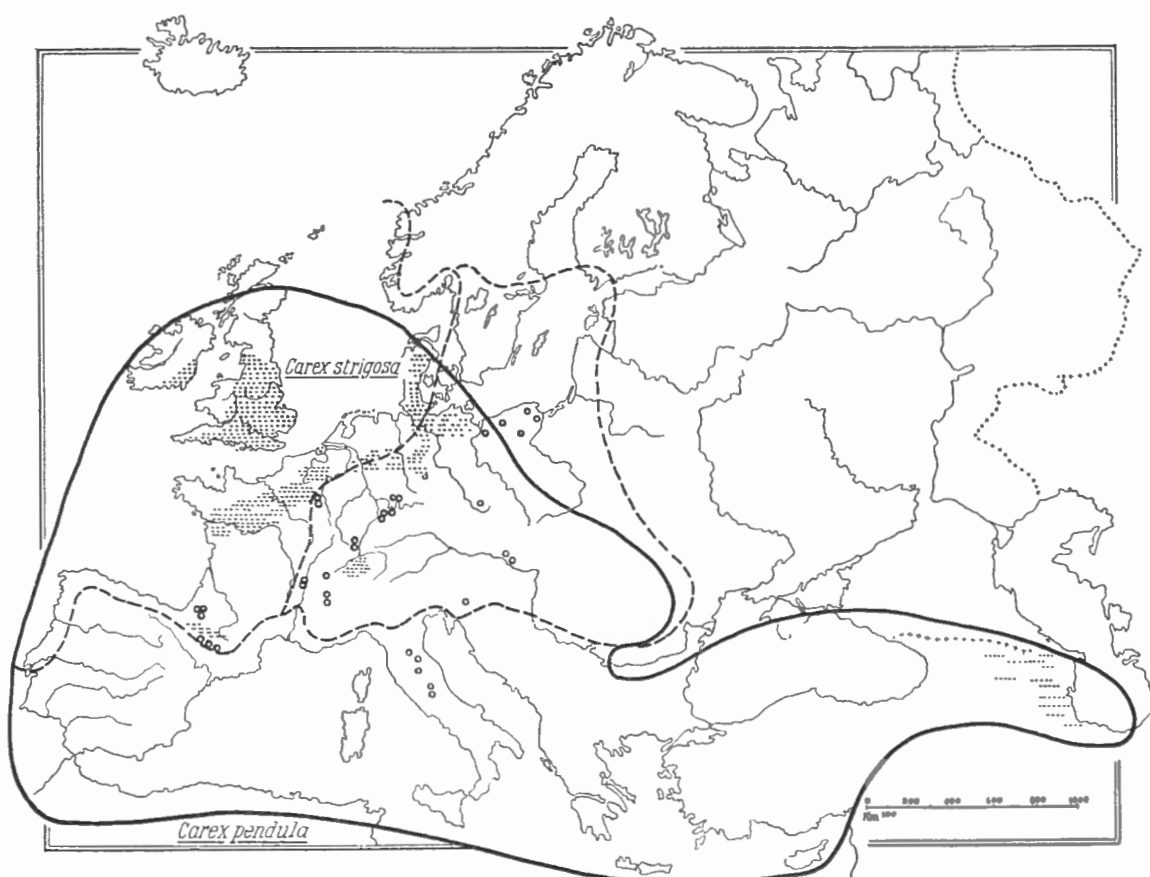


FIG. 6. — Distribution géographique de *Carex strigosa* HUDS et *Carex pendula* HUDS.

- ..... *Carex strigosa* fréquent.
- o Stations isolées de *Carex strigosa*.
- Limites de l'aire de *Carex pendula*.

lembourg, le Schleswig-Holstein et le Jutland, soit un ensemble de territoires qu'on rapporte communément au secteur boréo-atlantique (J. BRAUN-BLANQUET, 1923).

L'espèce est relativement fréquente dans la partie sud-orientale de l'Irlande (J. ROY, 1936) et dans toute l'Angleterre, y compris l'île de Wight (H. C. WATSON, 1883). Dans le Bassin de Paris, on la retrouve dans beaucoup de forêts des collines tertiaires, et elle est signalée dans les départements suivants : Loire-Inférieure, Maine-et-Loire, Sarthe, Orne, Eure, Seine-et-Oise, Oise, Aisne et Nord (région

d'Avesnes) (A. BOREAU, 1857; G. ROUY, 1912; P. ALLORGE, 1922; G. LEMÉE, 1937). En Belgique, elle occupe, suivant les données de É. DE WILDEMAN et Th. DURAND (1900-1907) et des exsiccata du Jardin Botanique de l'État, l'Entre-Sambre-et-Meuse, tout l'Ouest du district picardo-brabançon, jusqu'à la Dyle, avec quelques stations avancées dans la région de Namur (Bonneville), de Huy (Bas-Oha) et un foyer secondaire autour de Liège et du Pays de Herve (Housse, Argenteau, Welkenraedt, la Gileppe) (fig. 5). Ces dernières localités rattachent l'aire picardo-brabançonne à celle de la Basse-Rhénanie, où l'espèce est signalée aux environs de Juliers, Dusseldorf, Bonn, Neuwied et Gerresheim (P. ASCHERSON et P. GRÄBNER, 1902, 1904).

L'espèce est, en outre, assez répandue dans toute la Westphalie, notamment dans les territoires environnant Dortmund, Herford et Darup, ainsi que dans les collines du Hanovre (Deister, Süntel, Ith, collines de Hameln et de Hildesheim), d'où elle atteint quasi la base du Harz à Stauffenburg (P. ASCHERSON et P. GRÄBNER, 1902-1904).

Le foyer hanovrien se rattache vers le Nord aux nombreuses stations signalées aux abords de la Baltique occidentale, notamment au Danemark, dans le Schleswig-Holstein, et aux environs de Hambourg (Ahrenburg et Dannenberg) (P. ASCHERSON et P. GRÄBNER, 1902-1904).

Signalons encore, comprise dans l'aire optimum de dispersion, les rares stations néerlandaises confinées aux environs de Nimègue, Rotterdam et Delft (H. HEUKELS, 1915).

L'aire de dispersion optimum envoie dans le domaine médio-européen quelques irradiations suivant trois voies de pénétration.

La première longe les rivages de la Baltique : l'espèce apparaît de-ci de-là dans le Mecklembourg (environs de Rostock, Doberan, Dammholz et Schwerin) et jusqu'en Poméranie (Stettin), où elle atteint sa limite orientale dans le secteur baltique (P. ASCHERSON et P. GRÄBNER, 1902-1904).

La seconde voie emprunte, à partir du centre rhéno-westphalien, la vallée du Rhin et disperse ses avant-postes jusqu'aux environs de Heidelberg et de Weinheim, ainsi que dans les collines de Hesse-Nassau (Wetterau, vallée de la Nister).

La troisième voie paraît se détacher du centre parisien; elle est jalonnée par quelques rares stations disséminées dans le département français des Ardennes (Les Cendrières, Longwé l'Abbaye, Maison-Rouge, Boult-au-Bois, La Cassine) (A. CALLAY, 1900); dans la Lorraine (D. A. GODRON, 1883; G. KUKENTHAL, 1909), où sont signalées les localités de Pont-à-Mousson, Clermont, Beaulieu; dans le Haut-Rhin, au pied des Vosges (E. ISSLER, 1924). Les points extrêmes de pénétration sont situés dans les collines du Beaujolais (environs de Thizy, Dardilly et Avenas), dans la Savoie (A. BINZ et E. THOMMEN, 1941), dans le Doubs (Cubrial) (P. ASCHERSON et P. GRÄBNER, 1902-1904) et dans le Nord de la Suisse, où l'espèce est assez répandue aux environs de Bâle (M. MOOR, 1944), dans le bassin de l'Aar et de ses affluents (Rheinfelden, Laufenburg, Hausen), aux environs de Zurich



et Gütsch, aux environs de Lucerne, ainsi que dans la plaine de la Linth (P. ASCHERSON et P. GRÄBNER, 1902-1904; W. KOCH, 1927).

En dehors de l'aire que nous venons de décrire et qui paraît constituer avec ses avant-postes un bloc unique, *Carex strigosa* forme des *enclaves relictuelles* disséminées en quelques rares territoires de l'Europe centrale et méridionale. Tel est notamment le *centre pyrénéen*, où l'espèce apparaît en quelques localités des collines du Pays basque (Saint-Bertrand de Comminges, Larramet, Auferi) (G. ROUY, 1912; P. ALLORGE, 1942), de la Catalogne pyrénéenne (M. WILLKOMM, 1893) et des Landes (environs de Dax et de Tercis) (E. LAPEYRÈRE, 1902). Ce centre est complètement séparé de l'aire boréo-atlantique par un large hiatus où l'espèce n'est pas connue (Ch. LEGENDRE, 1922; G. ROUY, 1912, etc.).

Tel est également le cas du *centre apenninien* avec les rarissimes stations italiennes des environs de Florence, Pise, Scopa et Rome (G. HEGI, 1906-1931).

L'Europe centrale elle-même compte quelques stations isolées et d'ailleurs discutées comme celles de Hongrie et de Pensylvanie <sup>(28)</sup>. Plus sûres sont les localités signalées en Basse-Autriche (Hainbach), en Styrie (Cilli) (G. HEGI, 1906-1931; G. KUKENTHAL, 1909) et récemment en Bohême par J. KLIKA (1945) (une seule localité connue).

Ces îlots excentriques jalonnent peut-être une ancienne aire beaucoup plus étendue qui englobait la Transcaucasie et le Nord de la Perse, où l'espèce est encore connue de nos jours, notamment dans la région d'Asterabad (J. KUKENTHAL, 1909; V. L. KOMAROV, 1935).

\*  
\*\*

De ces considérations sur l'aire géographique des caractéristiques, nous retiendrons que la plupart de ces dernières débordent l'aire de l'association et ne peuvent, en aucune façon, en constituer un réactif géographique, quel que soit par ailleurs leur degré de fidélité par rapport à la frênaie à *Carex* dans les territoires où cette dernière est répandue. On ne peut donc les considérer qu'au titre de caractéristiques régionales, territoriales ou locales, comme nous l'avons déjà proposé au chapitre III.

Il en est autrement pour *Carex strigosa*, dont l'aire optimum concorde pratiquement avec celle du *Cariceto remotæ-Fraxinetum*.

Nous pouvons donc considérer cette espèce comme une caractéristique quasi absolue, tant au point de vue géographique qu'au point de vue écologique. Elle paraît constituer le réactif idéal de la frênaie à *Carex* et en jalonne, selon toute vraisemblance, l'aire synthétique.

---

<sup>(28)</sup> Pour ce qui concerne la Pensylvanie, les stations doivent être rapportées à *Carex silvatica* (P. ASCHERSON et P. GRÄBNER, 1902-1904).

### § 3. AIRE ET VARIANTES GÉOGRAPHIQUES DE L'ASSOCIATION.

Nous avons établi dans le chapitre premier (voir fig. 1) quelle était, d'après les données bibliographiques, l'aire qu'on pouvait assigner à la frénaie à Carex et nous avons fait de cette dernière une association à distribution atlantique, dont l'optimum se situe dans le secteur boréo-atlantique du domaine, c'est-à-dire dans le Bassin parisien, la Moyenne-Belgique, le Nord-Ouest de l'Allemagne et très probablement aussi l'Irlande et l'Angleterre. On peut supposer que dans ces territoires, l'association a été, autrefois, plus répandue qu'elle ne l'est aujourd'hui, et l'on peut considérer avec vraisemblance comme autant de stations virtuelles les groupements relictuels à *Equisetum maximum* (Moyenne-Belgique, Pays de Herve, Bassin parisien, Pays-Bas) et les localisations de *Carex strigosa* (Pays-Bas, Entre-Sambre-et-Meuse, vallée mosane, Pays de Herve, Basse-Rhénanie). On peut de la sorte tracer l'aire synthétique de la frénaie à Carex, comme nous l'avons fait sur la figure 7, 1.

En particulier pour ce qui concerne notre pays, on remarquera que l'association se concentre en fait dans la partie occidentale du district picardo-brabançon, mais que son aire synthétique comprend, en outre, le Pays de Herve et la partie occidentale de l'Entre-Sambre-et-Meuse, par laquelle elle se rattache aux stations bien connues de la Thiérache française (Hirson, Le Nouvion) (fig. 5).

Dans l'ensemble de ces territoires, l'association apparaît avec une composition floristique très constante et constitue une unité bien individualisée pour laquelle nous proposons la dénomination de *Cariceto remotæ-Fraxinetum atlanticum*.

C'est incontestablement à ce dernier qu'il faut également rapporter l'enclave pyrénéenne (P. ALLORGE, 1941) et probablement asturienne (CHERMEZON, 1920), séparée du noyau boréo-atlantique par l'hiatus aquitain (fig. 7, 1 a), ainsi que les stations médio-européennes localisées dans le bassin du Rhin (fig. 7, 1 b).

Les détails écologiques et floristiques consignés à leur sujet dans les travaux que nous avons passé en revue (chapitre I) autorisent en effet une assimilation pure et simple à la frénaie à Carex atlantique <sup>(29)</sup>.

Il serait erroné d'ailleurs de voir dans ces stations rhénanes une véritable enclave sans aucune liaison avec le centre de dispersion atlantique. On sait, en effet, que la délimitation respective des domaines atlantique et médio-européen est fort difficile à tracer dans le Nord-Est de la France. En fait, les stations rhénanes se relient aux stations atlantiques par des jalons disséminés de la frénaie à Carex, ou, tout au moins, par des localités de *Carex strigosa* (fig. 7, 3 b). Il

(29) La présence de quelques espèces médio-européennes supplémentaires dans le cortège floristique des relevés du Bassin rhénan et du Nord-Ouest de l'Allemagne ne suffit pas pour faire de ces dernières une variante géographique particulière.

est donc probable que la pénétration de la frénaie à Carex vers le Bassin du Rhin s'est effectuée par les passes vosgiennes; celles-ci ont d'ailleurs constitué, selon toute vraisemblance, une des voies principales de l'expansion de l'élément atlantique tout entier vers le centre de l'Europe.

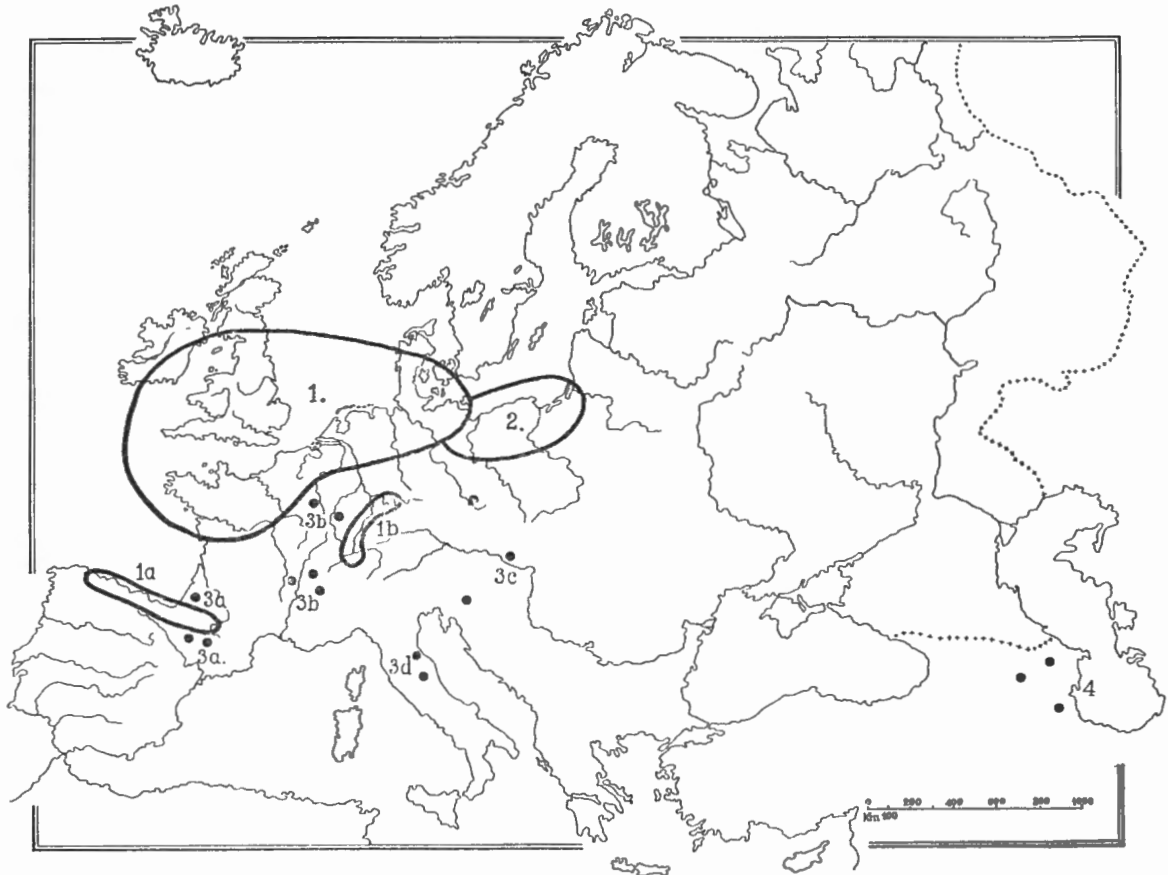


FIG. 7. — Distribution de la frénaie à Carex en Europe.

1. Aire optimale (boréo-atlantique) du *Cariceto remotæ-Fraxinetum atlanticum*.
  - 1a. Enclave pyrénéo-asturienne de la frénaie atlantique.
  - 1b. Enclave rhénane de la frénaie atlantique.
2. Aire du *Cariceto remotæ-Fraxinetum occidento-balticum*.
3. Localités isolées de *Carex strigosa*.
  - 3a. Essaim landais et catalonais.
  - 3b. Essaim ardennes-lorrain et rhodanien.
  - 3c. Stations relictuelles d'Europe centrale.
  - 3d. Stations relictuelles des Apennins.
4. Stations caucasiennes de *Carex strigosa*.

A notre connaissance, la frénaie à Carex n'est pas signalée ailleurs que dans les stations rhénanes dont nous venons de parler. Sa présence en Saxe, dans le bassin de l'Elbe, reste douteuse (M. KÄSTNER, 1940); néanmoins, il serait du plus haut intérêt de vérifier la position sociologique de quelques colonies de *Carex*

*strigosa* (fig. 7, 3 b, 3 c, 3 d), connues dans les Apennins, le Bassin du Rhône, le Bassin du Neckar, la Basse-Autriche, la Styrie et la Tchécoslovaquie <sup>(30)</sup>.

Il n'est pas impossible que ces dernières correspondent sociologiquement à des prolongements relictuels et forcément appauvris de la frênaie à *Carex* atlantique. On peut, en tous cas, considérer les colonies orientales et méridionales de *Carex strigosa* comme les jalons d'une ancienne transgression de la végétation atlantique.

\*  
\*\*

Nous avons également souligné (chapitre I) que l'association se prolonge dans la plaine baltique, depuis l'Elbe jusqu'à la Vistule, en perdant de proche en proche ses meilleures caractéristiques, notamment *Carex pendula* et *Carex strigosa*, dont l'aire ne s'étend pas sur ces territoires. L'appauvrissement qui frappe le noyau des espèces les plus fidèles nous paraît suffisant pour justifier le point de vue de E. PREISING (1943), qui englobe les prolongements baltiques de la frênaie atlantique dans une association vicariante distincte : le *Cariceto remotæ-Fraxinetum occidentobalticum* (fig. 7, 2).

\*  
\*\*

Les limites altitudinales de l'association paraissent faciles à préciser à travers la littérature. Les auteurs s'accordent à la situer dans l'étage du chêne-charme; elle remonte jusqu'à la base de l'étage du hêtre. Vers 400 m, elle s'appauvrit floristiquement, ainsi qu'en témoignent les données de E. ISSLER (1926), de R. TÜXEN (1937), J. et M. BARTSCH (1940), M. KÄSTNER (1942).

En résumé, le *Cariceto remotæ-Fraxinetum* peut être considéré comme une association de l'élément atlantique, dont l'optimum de développement se situe dans les territoires boréo-atlantiques du domaine; elle est propre à l'étage des chênaies. Elle se prolonge par une succession de jalons jusque dans le graben rhénan, son principal, sinon unique foyer médio-européen. Dans la plaine baltique, elle est relayée par une association vicariante appauvrie.

\*  
\*\*

Il n'est pas sans intérêt de rechercher dans quelle mesure cette distribution peut concorder avec des aires climatiques déterminées.

Les territoires où la frênaie à *Carex* est typiquement réalisée jouissent en effet d'un climat fort uniforme, à hiver doux et pluviosité suffisante. Le frêne lui-même, espèce dominante dans les conditions naturelles, est connu comme

---

<sup>(30)</sup> Signalons que J. KLIKA (1939) assigne à l'unique station de *Carex strigosa*, connue en Tchécoslovaquie, un groupement du *Fraxino-Carpinion* désigné comme une forêt mixte de frêne, d'aulne et d'érable-sycomore. L'auteur souligne d'ailleurs le caractère relictuel de cette formation.

une essence sensible aux froids rigoureux et aux gelées tardives, recherchant les climats océaniques, et principalement répandu en Europe occidentale (K. RÜBNER, 1934); dans la plaine baltique, il souffre fréquemment des froids trop rudes; en altitude il ne transgresse pas la zone optimale des feuillus.

Les données suivantes, relatives aux territoires où l'association est bien individualisée, fournissent une idée de son climat optimum :

	Collines du pays basque	Collines de l'Aisne, du Vexin et du Perche	Brabant et Hainaut	Basses-Vosges rhénanes Environs de Bâle
Température moyenne de janvier ... ..	3 à 4°	3 à 4°	2,5 à 3,5°	0 à 2°
Température moyenne de juillet . ... ..	18 à 20°	16 à 20°	16 à 18°	16 à 20°
Nombre de jours de gelée par an ... ..	40 à 60	60 à 70	60 à 70	80 à 100
Pluviosité annuelle en mm.	1.000-1.200	600-800	800	800-1.000
Indice d'aridité annuel (DE MARTONNE) . ... ..	30 à 40	25 à 40	40	30

C'est la rigueur des hivers et l'intensité des gelées tardives qui limitent l'extension du groupement et de ses caractéristiques subatlantiques vers l'Est, dans le domaine médio-européen, vers le Nord, dans la plaine baltique, et en altitude, dans l'étage montagnard. Ainsi, les territoires baltiques, la Saxe et le Jura souabe, où l'association apparaît déjà fort appauvrie ou atypique, ont des hivers plus rigoureux et reçoivent moins de précipitations, comme le montrent les chiffres suivants :

	Mecklembourg Poméranie	Plaine de la Vistule	Collines de Saxe	Jura Souabe
Température moyenne de janvier ... ..	0 à -2°	-1 à -3°	0 à -2°	0 à -2°
Pluviosité annuelle en mm.	500-800	400-600	400-600	600-800

Aux confins méridionaux de l'aire, la sécheresse du climat est un facteur limitatif absolu; la frênaie à Carex, non seulement ne transgresse pas dans la plaine méditerranéenne, mais elle est absente dans les aires les plus chaudes et les plus sèches du domaine atlantique, notamment dans le Bassin d'Aquitaine.

Il nous semble donc que si la distribution de la frênaie à Carex à l'intérieur de son aire est avant tout conditionnée par des circonstances édaphiques, les limites mêmes de son aire s'expliquent plutôt par des circonstances climatiques. On remarque donc que la distribution des associations végétales obéit aux mêmes lois chorologiques fondamentales que la distribution des espèces.

## CHAPITRE VIII.

AFFINITÉS SOCIOLOGIQUES ET POSITION SYSTÉMATIQUE  
DE L'ASSOCIATION.§ 1. L'ASSOCIATION ET LE GROUPE DU *FRAXINO-CARPINION*.

Les auteurs s'accordent, depuis R. TÜXEN (1937), pour incorporer la frênaie à Carex dans l'ordre des *Fagetalia* et dans l'alliance du *Fraxino-Carpinion*.

Cette opinion se justifie par le nombre et l'importance des représentants de ces groupes supérieurs dans le cortège normal de l'association <sup>(31)</sup>.

En France, les groupements que nous avons identifiés à la frênaie à Carex sont habituellement désignés sous le nom d'aulnaies; cette interprétation nous paraît reposer sur des considérations physiologiques (présence d'*Alnus glutinosa*) ou écologiques (caractère hygrophile du groupement). Toutefois, nous avons vu que les aulnaies basiques de P. ALLORGE (1922-1941), les aulnaies à *Carex strigosa* et *Carex pendula* de P. JOUANNE (1917), l'*Alneto-Caricetum strictosæ* de G. LEMÉE (1939), de même que certaines aulnaies à *Carex pendula* et *Carex strigosa* de Grande-Bretagne (A. G. TANSLEY, 1939) et des Vosges (E. ISSLER, 1926), s'apparentent étroitement, tant au point de vue floristique qu'au point de vue écologique, au *Cariceto remotæ-Fraxinetum* et qu'on ne peut, en aucun cas, les confondre avec un *Alnetum* ou l'une de ses variantes.

La notion d'*Alnetum* reste, il est vrai, assez confuse dans l'école française. Les auteurs suisses et allemands ont, par contre, plus nettement défini les caractéristiques floristiques et la position systématique de ce groupement. R. TÜXEN (1937) et W. KOCH (1944) le considèrent comme acidiphile et propre aux sols pauvres et très humides, généralement tourbeux. Le cortège floristique de l'*Alnion* ne se retrouve de fait qu'à l'état très fragmentaire dans beaucoup d'aulnaies neutrophiles à *Carex pendula* et *Carex strigosa*, décrites par les Français. De plus, comme nous l'avons signalé, le frêne est loin d'être régulièrement absent

---

<sup>(31)</sup> Dans un travail dont nous n'avons eu connaissance que pendant l'impression de notre mémoire, R. KNAPP (« Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas ») incorpore la frênaie à Carex dans l'alliance nouvelle de l'*Alno-Padion* (alias *Alneto-Ulmion* TCHON). A la lumière des connaissances phytosociologiques acquises à ce jour, cette solution nous paraît parfaitement justifiée.

et la florule, dans son ensemble, traduit la prédominance du *Fraxino-Carpinion*. C'est donc à cette dernière alliance qu'il convient de les rattacher; cette opinion est déjà pressentie par P. ALLORGE (1922), qui compare les aulnaies neutrophiles du Vexin à l'*Alnetum incanæ* de R. SIEGRIST (1930), seule association du *Fraxino-Carpinion* décrite à l'époque.

Comment, dès lors, expliquer en France la fréquence du facies d'aulnaie ? Elle résulte, dans une certaine mesure, de l'intervention humaine. Le traitement en taillis, soumis à de courtes révolutions, ne peut que favoriser l'aulne glutineux, qui rejette abondamment de souche, au détriment d'espèces plus délicates, telles que le frêne. Ailleurs, les individus du *Caricetum remotæ-Fraxinetum* sont inclus dans des futaies aménagées en cultures pures de chênes ou de hêtres et dont le frêne est pour ainsi dire absent; la réinstallation de cette essence dans les stations qu'elle affectionne est impossible, faute de porte-graine.

Néanmoins, il ne faut pas perdre de vue que dans certaines stations, la dominance de l'aulne glutineux peut résulter des conditions naturelles elles-mêmes. Les aulnaies à *Carex pendula* et *Carex strigosa* relevées par les auteurs français ne sont pas toujours absolument typiques; elles accusent dans certains territoires une transgression assez marquée des espèces de l'*Alnion* (*Salix cinerea*, *Solanum dulcamara*, *Humulus lupulus*). C'est le cas de beaucoup d'aulnaies neutrophiles signalées par P. ALLORGE (1922), R. GAUME (1924), P. CHOUARD (1924) et E. ISSLER (1926). Il est vraisemblable qu'en l'occurrence le substrat édaphique lui-même s'écarte quelque peu des conditions typiques qui caractérisent le *Cariceto remotæ-Fraxinetum* et que des espèces telles que le frêne soient éliminées par concurrence au profit de l'aulne. Nous avons affaire, ainsi, à toute une gamme possible de formes plus ou moins complexes, dans lesquelles se manifeste une tendance progressive vers l'aulnaie.

## § 2. L'ASSOCIATION ET LE GROUPE DE L'ALNION.

Si l'association doit se rattacher incontestablement au *Fraxino-Carpinion*, on ne peut toutefois nier qu'elle ne comporte en commun avec l'*Alnion*, tout au moins à première vue, certains traits écologiques ou physiologiques. Tout comme ce dernier, le *Cariceto remotæ-Fraxinetum* est une association franchement hygrophile, dans laquelle l'aulne glutineux peut dominer sous l'influence d'un traitement forestier adéquat.

Ces affinités ne sont pourtant qu'apparentes; il n'est pas malaisé de le démontrer par des arguments floristiques et écologiques.

Sur le plan floristique, si l'on compare l'importance relative du groupe spécifique des *Alnetea* et des *Querceto-Fagetea*, suivant la méthode proposée par

R. TÜXEN et H. ELLENBERG (1937) <sup>(32)</sup>, on constate que le bilan s'établit d'une façon très nette en faveur du second groupe. C'est ce que nous avons fait pour ce qui concerne le tableau d'association que nous publions dans ce travail (tableau floristique n° 1).

	<i>Cariceto-Fraxinetum</i> <i>typicum</i>	<i>Cariceto-Fraxinetum</i> <i>chrysosplenietosum</i>	Variante macrophorbiée
<i>Querceto-Fagetea</i> ... ..	14,9	13,5	9,4
<i>Alnetea</i> .. ... ..	0,2	0,4	0,6

On remarquera l'incidence très modeste du groupe floristique de l'*Alnion* dans les diverses formes floristiques de l'association. Seule la variante macrophorbiée est légèrement plus teintée d'*Alnetum*, comme nous l'avons déjà signalé au chapitre III.

Au point de vue écologique, la frênaie à Carex nous paraît se distinguer fondamentalement de l'*Alnetum* par la nature du substrat et les conditions de la pédogenèse. Alors que dans la première association le sol est une terre brune à gley superficiel, caractérisée par une humification aérobie et complète, le substrat de l'*Alnetum* est un sol hydro-organique généralement noyé, anaérobie et donnant lieu de ce fait à une accumulation de matières organiques dont l'humification ralentie ou nulle doit se dérouler suivant des processus tout différents de ceux qui prévalent dans la frênaie à Carex. Cette dernière, au même titre que les groupements hygrophiles du *Fraxino-Carpinion*, est donc une association des sols minéraux, à l'encontre de l'*Alnetum*, association propre aux sols organiques.

Nous croyons qu'il faut voir dans cette particularité le trait décisif qui sépare les deux alliances du *Fraxino-Carpinion* et de l'*Alnion*; l'acidité du milieu et sa nature plus ou moins oligotrophe, invoquées par R. TÜXEN (1937) pour caractériser l'*Alnetum*, ne nous paraissent pas fondamentales. On sait depuis lors que ce groupement se rencontre également en milieu franchement eutrophe et même calcaire, comme c'est le cas de l'*Alneto-Macrophorbietum* de G. LEMÉE (1939).

<sup>(32)</sup> D'après ces auteurs, la valeur systématique d'un groupe phytosociologique (Systematische Gruppenwert) se calcule par la formule :

$$\frac{(S.g)^2}{St.z.n} 100,$$

dans laquelle :

*g* désigne le nombre d'espèces du groupe présentes dans un relevé déterminé;

*S.g* désigne le nombre d'espèces du groupe présentes dans l'ensemble des relevés du tableau d'association;

*t* désigne le nombre total d'espèces figurant dans un relevé déterminé;

*S.t* désigne le nombre total d'espèces figurant dans l'ensemble des relevés du tableau;

*n* désigne le nombre de relevés;

*z* représente le nombre d'espèces du groupe phytosociologique envisagé.



Il est donc illusoire de chercher des affinités sociologiques et écologiques entre la frênaie à *Carex* et les groupements typiques de l'*Alnion*. Il n'en est plus de même si l'on considère certaines formes particulières des *Alneta*, liées aux sources et aux eaux courantes en milieu oligotrophe et auxquelles on a donné le nom d'*Alnetum cardaminetosum amaræ* (MEYER-DREES, 1936) et le nom d'*Alnetum caricetosum remotæ* (SCHWICKERATH, 1944). Le premier a été observé aux Pays-Bas, sur des suintements de sources en terrain limoneux, probablement alcalique, et comporte les mêmes différentielles fontinales que le *Cariceto remotæ-Fraxinetum chrysosplenietosum*. Il s'en distingue néanmoins par l'absence complète des caractéristiques de ce dernier et par une disparition presque totale des espèces mésophiles de *Fagetalia*; de même, le substrat de l'*Alnetum cardaminetosum amaræ* révèle un profil minéral à gley superficiel mais recouvert d'une couche tourbeuse (A<sub>0</sub>) qui manque régulièrement dans la frênaie à *Carex* <sup>(33)</sup>. On ne peut donc considérer le groupement de E. MEYER-DREES (1936) comme une forme vicariante du *Cariceto remotæ-Fraxinetum*. La question se pose néanmoins au sujet d'un relevé unique à *Equisetum maximum*, cité par l'auteur, et qui paraît davantage teinté de *Fraxino-Carpinion*; peut-être faut-il y voir un individu de la variante macrophorbiée du *Cariceto remotæ-Fraxinetum chrysosplenietosum* ?

L'*Alnetum caricetosum remotæ* (SCHWICKERATH, 1944) est un groupement des pentes suintantes et des ruisselets eifeliens en milieu généralement acide et siliceux. Il offre, d'après l'auteur, des formes à *Carex pendula*. Toutefois, *Carex strigosa* et *Equisetum maximum* manquent régulièrement.

Dans ce groupement, dont l'écologie n'est pas encore précisée, le groupe spécifique des *Fagetalia* est très faiblement représenté et l'interprétation de M. SCHWICKERATH (1944) nous paraît justifiée. L'aulnaie à *Carex remota* et *Carex pendula* est connue également en Haute-Belgique : nous l'avons observée localement dans la vallée de la Meuse et dans la vallée de la Vesdre, et elle est probablement plus fréquente qu'on ne le croit dans l'étage du chêne-charme et peut-être aussi dans l'étage du hêtre.

Elle colonise des substrats plutôt siliceux et ne présente aucune analogie écologique avec la frênaie à *Carex* atlantique, qu'elle paraît relayer dans les territoires de moyenne altitude, dépourvus de formations argilo-limoneuses. Il est probable que cette association se retrouve fréquemment en Europe centrale et il n'est pas impossible qu'elle ait été confondue dans quelques cas avec des formes appauvries du *Cariceto remotæ-Fraxinetum*. Nous croyons, pour notre part, que certains relevés de M. KÄSTNER (1942), de J. et M. BARTSCH (1940), de J. KLIKA (1942), auxquels manquent *Carex strigosa* et *Equisetum maximum*, montrent des affinités plus nettes avec l'aulnaie à *Carex remota* qu'avec la frênaie atlantique.

---

<sup>(33)</sup> Si l'on excepte la variante macrophorbiée, légèrement teintée d'*Alnetum* et dans laquelle il existe habituellement un A<sub>0</sub> très réduit (1 cm environ).

## § 3. L'INTERPRÉTATION DE KÄSTNER.

Si l'opinion classique fait du *Cariceto remotæ-Fraxinetum* un groupement forestier du *Fraxino-Carpinion*, M. KÄSTNER (1940) en propose, par contre, une interprétation toute nouvelle, que nous ne pouvons passer sous silence. Se basant sur des observations faites en Saxe, l'auteur fait remarquer que si l'on délimite d'une façon précise les stations de l'association, dans les fonds de vallons et sur les aires fontinales, celles-ci ne contiennent aucune essence ligneuse mésophile, à l'exception de celles qui ont pu prendre pied sur des îlots plus secs; il considère par conséquent le *Cariceto remotæ-Fraxinetum* décrit par W. KOCH et R. TÜXEN comme une mosaïque de deux groupements: l'un correspond à la forêt mésophile ambiante et peuple les ressauts les plus secs; l'autre doit s'interpréter comme un groupement fontinal particulier, installé sur les parties marécageuses et pour lequel il propose le nom générique de « Waldsumpfgesellschaft ».

Suivant l'altitude, l'auteur distingue à ce propos plusieurs associations des marécages forestiers; ce sont: le *Caricetum fuscae* dans l'étage de l'*Epicea*, le *Caricetum remotæ montanum*, dans l'étage du hêtre-sapin (*Carex remota*, *Carex pendula*, *Chrysosplenium oppositifolium* et *alternifolium*, *Impatiens noli-tangere*, *Veronica montana*, *Lysimachia nemorum*, etc.) et le *Caricetum remotæ-collinum*, dans l'étage du chêne-charme (mêmes caractéristiques). Ces deux derniers constituent ensemble le *Caricetum remotæ-hercynicum*, homologue d'un *Caricetum remotæ-subatlanticum*, dans lequel viendrait se ranger la frênaie à *Carex* décrite par R. TÜXEN, dans le Nord-Ouest de l'Allemagne.

Enfin, l'auteur réunit dans une alliance nouvelle le *Caricion remotæ*, l'ensemble des groupements que nous venons de citer et les incorpore au titre d'associations fontinales forestières dans l'ordre des *Montio-Cardaminetalia* de PAWLOWSKI (1928) ou, d'après sa propre dénomination, dans l'ordre des *Cardamino amaræ-Caricetalia remotæ*.

Cette façon d'envisager les choses aboutit en fait au démembrement et à la négation du *Cariceto remotæ-Fraxinetum*, en tant qu'association forestière autonome.

L'opinion de M. KÄSTNER nous paraît toutefois appeler de sérieuses réserves:

a) Sa conception est, en effet, basée sur des observations relatives à la Saxe, territoire médio-européen, situé en dehors du domaine euro-atlantique et en bordure du district baltique, c'est-à-dire en dehors de l'aire où l'association a été le plus fréquemment décrite. Du seul point de vue phytogéographique, il nous paraît peu licite, à priori, d'étendre à la frênaie à *Carex* du domaine atlantique une interprétation basée sur des données locales, recueillies dans un territoire géobotanique entièrement différent.

b) En outre, les marais forestiers décrits par l'auteur ne sont dépourvus de plantes ligneuses qu'en raison du soin qu'a mis ce dernier à les exclure des relevés.

Ses propres données montrent d'ailleurs que diverses essences sont susceptibles de s'installer en pionnières dans les marais proprement dits : tel est le cas de l'aulne et du frêne; une abondante florule proprement sylvatique s'y mêle d'ailleurs aux hygrophiles, et nous retrouvons fréquemment, en compagnie des *Carex*, *Primula elatior*, *Anemone nemora*, *Paris quadrifolia*, *Milium effusum*, *Mercurialis perennis*, *Epilobium montanum*, *Lamium galeobdolon*, *Glechoma hederacea*, *Scrophularia nodosa*, *Ranunculus ficaria*, *Arum maculatum*, *Stachys silvaticus*, *Lysimachia nemorum*, *Circœa lutetiana*, *Festuca gigantea*, *Geranium robertianum*, *Oxalis acetosella*, *Viola silvestris*, etc. L'auteur lui-même concède que le *Caricetum remotæ* peut évoluer spontanément vers des formations ligneuses, par exemple vers une aulnaie ou encore vers des taillis mélangés. Il semble donc que les « Waldsumpf gesellschaften » de M. KÄSTNER correspondent plutôt à des stades herbacés initiaux, qui succèdent immédiatement au *Cardaminetum amaræ* et précèdent l'installation d'une association à espèces ligneuses.

Des facies herbacés analogues se retrouvent d'ailleurs un peu partout dans l'aire du *Cariceto remotæ-Fraxinetum* lui-même. Ainsi, dans le groupement de H. ROLL (1939), la strate ligneuse se réduit à quelques pieds de *Cornus sanguinea*. G. LEMÉE (1939) signale à son tour des individus linéaires dépourvus d'arbres ou d'arbustes, ombragés par la forêt ambiante; le *Caricetum strigosæ* de P. JOUVE (1936) et P. JOUANNE (1928) et le *Caricetum pendulæ* (JOUANNE, 1928) peuvent également former des îlots herbacés; ils colonisent, en outre, les laies forestières humides.

Aussi, nous basant sur les considérations qui précèdent, nous continuerons, avec l'immense majorité des phytosociologues, à considérer le *Cariceto remotæ-Fraxinetum*, tel qu'il apparaît dans son aire géographique, comme une véritable association à strate ligneuse, dont les facies purement herbacés constituent soit des stades initiaux, soit encore des formes fragmentaires ou secondaires.

c) Les réserves que nous avons formulées ci-dessus sur les interprétations de M. KÄSTNER ne signifient pas que l'on doive rejeter en bloc l'ensemble de ses observations. Nous croyons, pour notre part, qu'en dehors de l'aire du *Cariceto remotæ-Fraxinetum*, on peut rencontrer au voisinage des sources et des ruisselets, notamment dans l'étage du hêtre, des groupements apparentés à la synusie herbacée de la frênaie à *Carex* (présence de *Carex remota*, *Lysimachia nemorum*, *Veronica montana*, *Chrysosplenium*, etc.).

Qu'on réserve à de tels groupements une interprétation toute nouvelle nous paraît assez naturel; par contre, l'extension d'une telle interprétation à l'ensemble des frênaies à *Carex* nous semble injustifiée et contraire aux données unanimes des phytosociologues suisses, allemands et français.

## DEUXIÈME PARTIE

### Périodicité synécologique de la Frênaie à Carex.

La première partie de ce travail a été consacrée à l'analyse des caractères floristique, écologique, syngénétique et synécologique de l'association dont nous poursuivons l'étude. Nous avons défini, de la sorte, dans ses traits fondamentaux, une biocénose végétale, largement répandue dans le domaine atlantique et, du reste, parfaitement individualisée.

A l'instar de toute autre, la biocénose végétale est le siège d'une vie interne qui se manifeste par la périodicité des fonctions et par des oscillations saisonnières du complexe écologique. C'est ainsi que l'activité radiculaire, la croissance et l'assimilation, la floraison et la fructification, les processus biologiques et physico-chimiques du sol se déroulent suivant un rythme dont les pulsations épousent celles du climat lui-même.

Dans cette seconde partie, nous nous proposons d'aborder ce nouvel aspect de l'étude des associations, qui consiste à préciser leur périodicité synécologique, à en rechercher les causes extérieures et les liens internes. Force est, dans un travail de ce genre, de limiter les investigations à un individu d'association concret, dont nous préciserons tout de suite la situation et les particularités. Il nous a paru, en outre, intéressant de comparer la frênaie à Carex avec d'autres biotopes forestiers, généralement situés en Brabant, au voisinage immédiat du *Cariceto remotæ-Fraxinetum*. Cette façon de faire nous permettra de mieux saisir l'originalité synécologique de ce dernier.

Les résultats que nous livrons ci-après, reconnaissons-le tout de suite, n'épuisent pas le sujet. Bien des traits ont été laissés dans l'ombre et nous ne nous sommes attaché qu'à quelques aspects fondamentaux du problème.

L'étude de la périodicité synécologique des associations pose d'ailleurs des problèmes complexes de méthodologie; elle exige des observations prolongées, périodiquement répétées, qui nécessitent un travail en équipe. A tous ceux qui ont participé à ces travaux, d'une façon régulière ou occasionnelle, nous adressons ici nos vifs remerciements.

Notre étude est basée sur des observations échelonnées depuis le 26 décembre 1940 jusqu'au 2 janvier 1942, à savoir des observations décadaires (en principe les 2, 12 et 22 de chaque mois), des observations mensuelles (en principe

le 12 de chaque mois) et quatre journées d'observations saisonnières : 12 mars, 12 mai, 12 juillet et 12 septembre. D'innombrables mesures ont été faites : 37 relevés décadaires des températures maxima et minima, environ 750 mesures de température de l'air, 450 mesures de l'humidité atmosphérique et du déficit de saturation en sous-bois, 600 mesures de température du sol, 150 mesures du pH du sol et une trentaine de mesures du pH et de la teneur en calcaire des eaux. La phénologie de la plupart des espèces de la frênaie à Carex a fait l'objet d'un bon millier de notations. Cinquante-trois graphiques enregistreurs hebdomadaires de la température et de l'humidité de l'air ont été dépouillés. Le grand nombre de données dont nous disposons de la sorte nous ont permis de calculer avec suffisamment de sécurité des valeurs moyennes significatives, que nous discuterons dans les chapitres ultérieurs.

## CHAPITRE PREMIER.

### MÉTHODOLOGIE DES OBSERVATIONS.

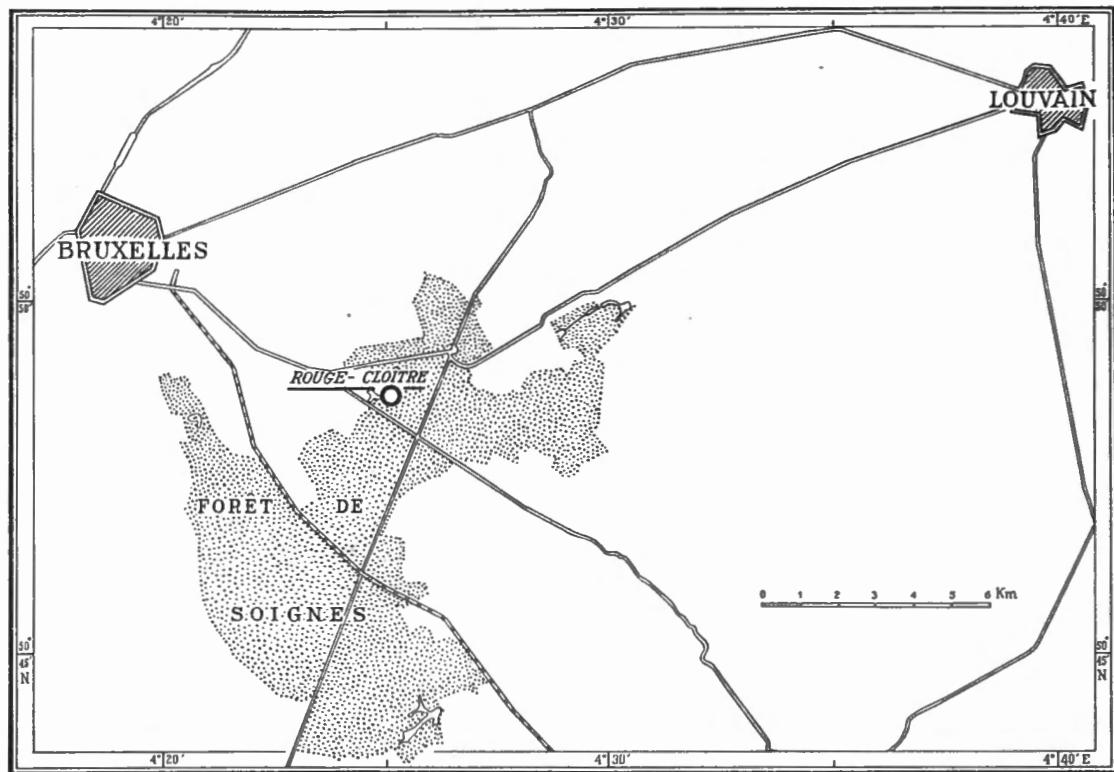
#### 1. CHOIX ET DESCRIPTION DES STATIONS.

L'étude comparée de périodicité synécologique exige la mise en parallèle de séries simultanées d'observations exécutées dans les diverses associations qu'on se propose de comparer. Puisque cette périodicité dépend des fluctuations du climat, il importe en tout premier lieu que les stations soumises aux investigations soient situées au voisinage l'une de l'autre, de telle sorte qu'elles bénéficient de conditions météorologiques identiques et parfaitement connues. Ce principe a guidé le choix des placeaux. Ces derniers sont situés dans le vallon des Grandes-Flosses (Rouge-Cloître), en forêt de Soignes, à 6 km de l'Observatoire météorologique d'Uccle-Bruxelles. Nous connaissons avec précision, grâce aux données de ce dernier, l'allure du climat régional qui règne au-dessus de la forêt de Soignes, et dont nous reprenons ci-après les données essentielles pour l'année 1941.

Les trois placeaux correspondent à trois individus d'association bien définis : la variante à *Carex acutiformis* du *Cariceto remotæ-Fraxinetum chrysosplenietosum*, la chênaie à charme à *Stachys* et la hêtraie acidiphile, facies sylvicole du *Querceto sessilifloræ-Betuletum*, très répandu en forêt de Soignes sur les sables bruxelliens et les limons dégradés.

1. L'individu de *Cariceto remotæ-Fraxinetum* (C.-F.) occupe le replat du vallon, d'une largeur d'environ 50 m; il est installé sur le fond d'un étang du

Rouge-Cloître, colmaté et drainé. Il comportait, à l'époque des observations (1941), une strate arborescente de densité moyenne (60 %) et d'une hauteur de 15 à 18 m, où dominaient le frêne et l'aulne glutineux; une strate arbustive, d'une hauteur de 3 à 6 m et d'un recouvrement d'environ 40 %, formée de buissons d'aulne glutineux, de saule marsault, de viorne et de saule cendré; une strate herbacée comportant un étage supérieur de 1 m de hauteur, où domi-



CARTE. — Situation de la localité explorée (Rouge-Cloître) dans la Forêt de Soignes.

naient *Equisetum maximum*, *Filipendula ulmaria* et *Urtica dioica*, avec un recouvrement de 100 %, et un étage inférieur de 25 cm de hauteur et d'un recouvrement de 80 % (relevé n° 33 de notre tableau floristique; voir première partie).

Le sol, gorgé d'eau jusqu'en surface, montre un profil fort hétérogène, formé de lits alternés de vase et d'alluvionnements sablo-limoneux. Le pH oscille aux environs de 7 et la teneur en carbonates libres, d'environ 5 % dans les couches supérieures, augmente avec la profondeur.

2. L'individu de *Querceto-Carpinetum stachyotosum* (Q.-C.) est installé sur les berges qui bordent l'ancien étang. La strate arborescente, d'une hauteur de

10 à 15 m et d'un recouvrement de 70 %, comportait, à l'époque des observations, le chêne pédonculé, le charme et le frêne. La strate arbustive variait de 1 à 4 m de hauteur; son recouvrement atteignait 40 %; le charme, le noisetier, le frêne, le cornouiller sanguin, le hêtre et le sorbier en étaient les essences principales. Le sol était recouvert d'une strate herbacée continue, de 10 à 20 cm, où dominait le lierre (*Hedera helix*), associé en ordre principal à *Rubus* sp., *Carex silvatica*, *Deschampsia cæspitosa*, *Milium effusum*, *Lamium galeobdolon*, *Festuca gigantea*, *Geum urbanum* et *Geranium robertianum*.

Le sol de ce groupement est un sol colluvial sablo-limoneux, frais et pourvu d'un horizon gley en profondeur, vers 50 à 60 cm. Sa réaction est neutre et sa teneur en calcaire relativement faible (1 à 2 % de CaCO<sub>3</sub>).

3. La hêtraie (Q.-B.), installée sur un socle de sable bruxellien, domine le vallon de 7 m. Elle comporte une strate ligneuse unique de hêtres d'environ 25 m de hauteur et d'un recouvrement de 100 %. La strate arbustive y est nulle et la strate herbacée et muscinale faiblement développée et discontinue. Le sol de la hêtraie est un sol podsolique à horizon B caractérisé; sa réaction oscille aux environs de pH 4 et sa teneur en carbonates est absolument nulle.

## 2. MÉTHODES D'OBSERVATIONS.

L'observation continue n'étant pas possible, on a eu recours à des mesures périodiques, qui se sont déroulées durant l'année 1941. Celles-ci se répartissent comme suit :

a) Observations décadaires. — Relevé des maxima et minima décadaires; mesure de la température de l'air à 13 h GMT, aux niveaux suivants : 5 cm, 1 m, 1,50 m et 4 m; mesure du degré hygrométrique et du déficit de saturation de l'air, à 13 h GMT à 1,50 m.

Mesure de la température du sol aux profondeurs suivantes : 0, 5 cm, 10 cm, 20 cm, 30 cm et 50 cm.

Observations phénologiques sur le développement de la végétation.

b) Observations mensuelles. — Mesures du pH du sol aux niveaux suivants : dans la frénaie à *Carex* : litière, couche superficielle du sol, 2 cm, 5 cm, 10 cm; dans le *Querceto-Carpinetum* et la hêtraie : litière, couche superficielle du sol et 10 cm.

Mesure du pH et de la teneur en calcaire des eaux de sources et des ruisselets, dans la frénaie à *Carex*.

c) Observations saisonnières. — 12 mars, 12 mai, 12 juillet et 12 septembre. Pendant ces journées, on a suivi l'évolution de la température et

de l'humidité de l'air à divers niveaux. On a, en outre, mesuré, à ces époques, l'importance relative des colonies bactériennes et mycéliennes du sol.

d) Observations permanentes. — Enregistrement par thermohydrographe de la température et du degré hygrométrique dans le *Cariceto remotæ-Fraxinetum*, au voisinage du sol.

### 3. INSTRUMENTATION ET APPRÉCIATION DES MESURES.

1° Le relevé des températures maxima et minima a été fait au moyen de thermomètres à maxima et de thermomètres à minima Füss, à graduation sur verre, placés en permanence au contact du sol, dans les trois groupements. La graduation de ces thermomètres permet aisément l'appréciation à 1/10 de degré et l'erreur de lecture ne dépasse certainement pas  $\pm 0,2^\circ$ .

L'abandon quasi complet des instruments en station, durant une année, dans un endroit accessible au public, assujettit les observations à des aléas malencontreux : bris ou vol d'instruments, bulles dans la colonne thermométrique, etc. De ce fait existaient dans les tableaux d'observations des lacunes qu'il importait de combler. Les mesures manquantes ont été calculées en se basant sur la corrélation générale qui existe entre les maxima et les minima observés au cours d'une même décade dans le *Cariceto-Fraxinetum*, le *Querceto-Carpinetum*, la hêtraie et sur terrain découvert (Uccle). Un exposé des calculs qu'a nécessités l'application de cette méthode des corrélations sortirait du cadre de ce travail.

2. La température et le degré hygrométrique de l'air ont été mesurés simultanément au moyen du psychromètre à aspiration. Les données fournies par cet appareil ont permis en outre de calculer le déficit de saturation, expression plus adéquate que le degré hygrométrique pour les travaux d'écologie.

3° La température du sol a été prise au moyen de thermomètre à cuvette courte et graduation sur verre. Les instruments étaient descendus jusqu'à la profondeur voulue dans les cavités cylindriques forées dans le sol au moyen d'une tige de fer graduée. Les erreurs de lecture sont de l'ordre de 1/10 de degré.

4° Pour la détermination du pH du sol et de la teneur des eaux en carbonates, on a adopté les modes opératoires exposés dans la première partie du mémoire (chapitre IV). Il en est de même pour les observations relatives à la teneur en eau et l'activité microbiologique du sol.

5° Les observations phénologiques de la végétation ont fait l'objet de graphiques et de blocs schémas dont la technique sera exposée plus loin.



## 4. CARACTÈRES CLIMATOLOGIQUES ESSENTIELS DE L'ANNÉE 1941.

Si le climat constitue l'élément déterminant de la périodicité synécologique des groupements végétaux, il importe de se remémorer les particularités météorologiques de l'année au cours de laquelle les observations se sont déroulées. Le tableau suivant, basé sur les données de l'Observatoire d'Uccle, montre que les mois printaniers de l'année 1941 furent relativement secs et froids, à l'exception du mois de mars; le début de l'été connut un déficit de pluviosité qui se renouvelle en septembre. L'année fut au total plus sèche que d'habitude.

TABLEAU VII. — Température et pluviosité moyennes à Uccle en 1941.

Mois	Température (1 <sup>m</sup> 50)			Pluies (mm)		
	1941	1901-1930	Ecart	1941	1901-1930	Ecart
Janvier . . . . .	- 1,6	+ 2,7	-4,3	44	67	- 23
Février ... ..	+ 2,8	+ 3,1	-0,3	41	50	- 9
Mars . . . . .	+ 6,1	+ 5,5	+0,6	104	60	+ 44
Avril ... ..	+ 7,5	+ 8,2	-0,7	23	63	- 40
Mai . . . . .	+10,1	+12,8	-2,7	49	63	- 14
Juin . . . . .	+17,3	+14,9	+2,4	41	65	- 24
Juillet ... ..	+19,2	+16,8	+2,4	75	90	- 15
Août . . . . .	+15,3	+16,4	-1,1	112	75	+ 37
Septembre ... ..	+14,9	+14,0	+0,9	25	66	- 41
Octobre . . . . .	+ 9,7	+10,0	-0,3	123	76	+ 47
Novembre ... ..	+ 5,5	+ 5,2	+0,3	34	78	- 34
Décembre ... ..	+ 4,2	+ 3,4	+0,8	71	82	- 11
Année ... ..	9,8	9,4	+0,4	722	835	-113

## CHAPITRE II.

## CARACTÈRES ET ÉVOLUTION DES MICROCLIMATS DANS LES TROIS INDIVIDUS D'ASSOCIATION.

L'organisation floristique et la stratification des masses végétales, qui caractérisent respectivement les trois placeaux mis en observation, modifient d'une façon sélective les éléments du climat régional et engendrent en sous-bois des microclimats autonomes propres à chaque type phytosociologique. Cette constatation ressort de toutes les observations que nous allons analyser ci-après, à travers lesquelles nous nous efforcerons de caractériser le niveau microclimatique des trois placeaux et ses fluctuations journalières et saisonnières.

### § 1. LE RÉGIME THERMIQUE EN SOUS-BOIS.

#### 1. ROLE THERMOPROTECTEUR DES MASSES VÉGÉTALES.

On connaît l'influence modératrice des masses végétales sur les variations et les écarts de la température au niveau du sol (R. GEIGER, 1942; GESLIN, 1947). Ce pouvoir-tampon dépend de la composition et de la stratification de la végétation et présente en conséquence un taux caractéristique pour chaque type d'association. C'est bien ce que révèle, en effet, l'allure des maxima et des minima décadaires au cours de l'année 1941 dans les trois individus d'association du Rouge-Cloître.

Les données du tableau ci-après soulignent d'une façon remarquable le rôle modérateur de la forêt sur l'amplitude des écarts thermiques; ces derniers apparaissent le plus amortis sous la forêt-climax (*Querceto-Carpinetum*). La hêtraie, par contre, dépourvue de stratification, et malgré son dôme très serré, connaît des écarts thermiques nettement plus élevés que les autres groupements.

TABLEAU VIII. — Maxima et minima décadaires au niveau du sol (1941).  
(37 relevés décadaires.)

	<i>Cariceto Fraginetum</i>	<i>Querceto- Carpinetum</i>	Hêtraie	Uccle à 1 <sup>m</sup> 50 au-dessus d'un sol gazonné
Moyenne des maxima décadaires .....	14°7	13°5	16°1	19°2
Moyenne des minima décadaires .....	1°2	2°	0°7	0°3
Amplitude moyenne annuelle .....	13°5	11°5	15°4	18°9
Amplitude par rapport à Uccle (1 <sup>m</sup> 50).	71 %	61 %	82 %	100 %

La frênaie à Carex, en raison de la faible proportion d'essences d'ombre, occupe une place intermédiaire.

On remarquera, en outre, que le rôle modérateur des écrans forestiers est plus actif à l'égard des pointes de réchauffement diurne qu'à l'égard des pointes de refroidissement nocturne. En ce qui concerne le *Querceto-Carpinetum* et le *Cariceto remotæ-Fraxinetum*, cette particularité résulte pour une part de la topographie locale : ces groupements sont situés dans un vallon où l'air frais tend à s'accumuler au cours de la nuit; il est à présumer que dans une situation plus favorable les minima nocturnes y seraient moins marqués.

Néanmoins, le fait qu'en forêt les minima nocturnes se font davantage sentir que les maxima diurnes n'est qu'une conséquence normale du mode des échanges thermiques qui prévalent dans les groupements sylvatiques.

Durant la journée, l'échauffement est plus intense dans le dôme qu'en sous-bois; il en découle une grande stabilité dans l'ordonnance des couches d'air, dont les plus froides et les plus denses sont situées au voisinage du sol. Durant la nuit, par contre, le refroidissement par rayonnement est particulièrement marqué au niveau du dôme; le gradient thermique est inversé et les couches d'air les plus chaudes et les moins denses sont situées au voisinage du sol; l'instabilité qui caractérise une telle ordonnance ne tarde pas, au cours de la nuit, à engendrer des processus de turbulence qui tendent à égaliser la température dans toute la profondeur du sous-bois.

Au cours de l'année 1941, le mois de janvier s'est révélé plus froid et le mois de juillet plus chaud que d'habitude. Un intérêt particulier s'attache à la comparaison des maxima et des minima absolus enregistrés durant ces deux mois.

TABLEAU IX. — Maxima et minima absolus en 1941.

	<i>Cariceto-Fraxinetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie
Minimum absolu (décade du 2 au 12.I.1941) ... ..	-11°1	-12°2	-13°8
Maximum absolu (décade du 2 au 12.VII.1941) ... ..	24°6	21°5	34°8
Amplitude absolue . . . . .	35°7	33°7	48°6
Amplitude absolue en % ... ..	73 %	69 %	100 %

De même, les périodes allant du 22 décembre 1940 au 22 mai 1941 et du 2 novembre 1941 au 1<sup>er</sup> janvier 1942 sont caractérisées par des minima décennaires au-dessous de 0°.

Ce sont donc des périodes à gelées fréquentes et parfois intenses, qui se manifestent principalement dans la hêtraie, ainsi que l'indiquent les minima moyens afférents à ces périodes.

TABLEAU X. — Moyenne des minima décadaires du 22 décembre 1940 au 22 mai 1941.

	<i>Cariceto-Fraxinetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie
Période hivernale (22.XII.1940 au 2.IV.1941) . . . . .	—7°4	—6°4	—9°3
Période printanière (2.IV.1941 au 22.V.1941) .. . . .	—1°7	—0°5	—2°2

\*  
\*\*

Les moyennes dont nous faisons état ci-dessus ne font pas ressortir les fluctuations saisonnières du taux de thermoprotection des masses végétales. Or, ce dernier varie dans une large mesure avec l'état du feuillage; c'est ce que montrent les données suivantes relatives à quatre tranches saisonnières :

- I. 26.XII.1940 au 2.IV.1941. — Phase de dénudation.
- II. 2.IV.1941 au 22.VI.1941. — Phase de développement du feuillage.
- III. 22.VI.1941 au 2.X.1941. — Phase de pleine feuillaison.
- IV. 2.X.1941 au 2.XII.1941. — Phase de chute du feuillage.

TABLEAU XI.

	<i>Cariceto-Fraxinetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie	Uccle 1 <sup>m</sup> 50
I. Moyenne des maxima décadaires.	7°7	7°1	6°8	9°4
Moyenne des minima décadaires ...	—7°4	—6°4	—7°9	—7°4
Amplitude moyenne . . . . .	15°1	13°5	14°7	16°8
Amplitude par rapport à Uccle (1 <sup>m</sup> 50).	90 %	80 %	87 %	100 %
II. Moyenne des maxima décadaires.	18°6	17°3	21°7	22°1
Moyenne des minima décadaires ...	1°6	2°3	1°1	1°5
Amplitude moyenne . . . . .	17°	15°	20°6	20°6
Amplitude par rapport à Uccle (1 <sup>m</sup> 50).	82 %	72 %	100 %	100 %
III. Moyenne des maxima décadaires.	21°2	17°8	23°7	31°3
Moyenne des minima décadaires ...	9°5	9°4	9°3	7°5
Amplitude moyenne . . . . .	11°7	8°4	14°4	23°8
Amplitude par rapport à Uccle (1 <sup>m</sup> 50).	50 %	35 %	60 %	100 %
IV. Moyenne des maxima décadaires.	11°8	11°2	12°7	16°
Moyenne des minima décadaires ...	1°1	2°6	—0°15	—1°
Amplitude moyenne . . . . .	10°7	8°6	12°85	—17°
Amplitude par rapport à Uccle (1 <sup>m</sup> 50).	63 %	50 %	75 %	100 %

A. NOIRFALISE. -- LA FRÉNAIE A CAREX

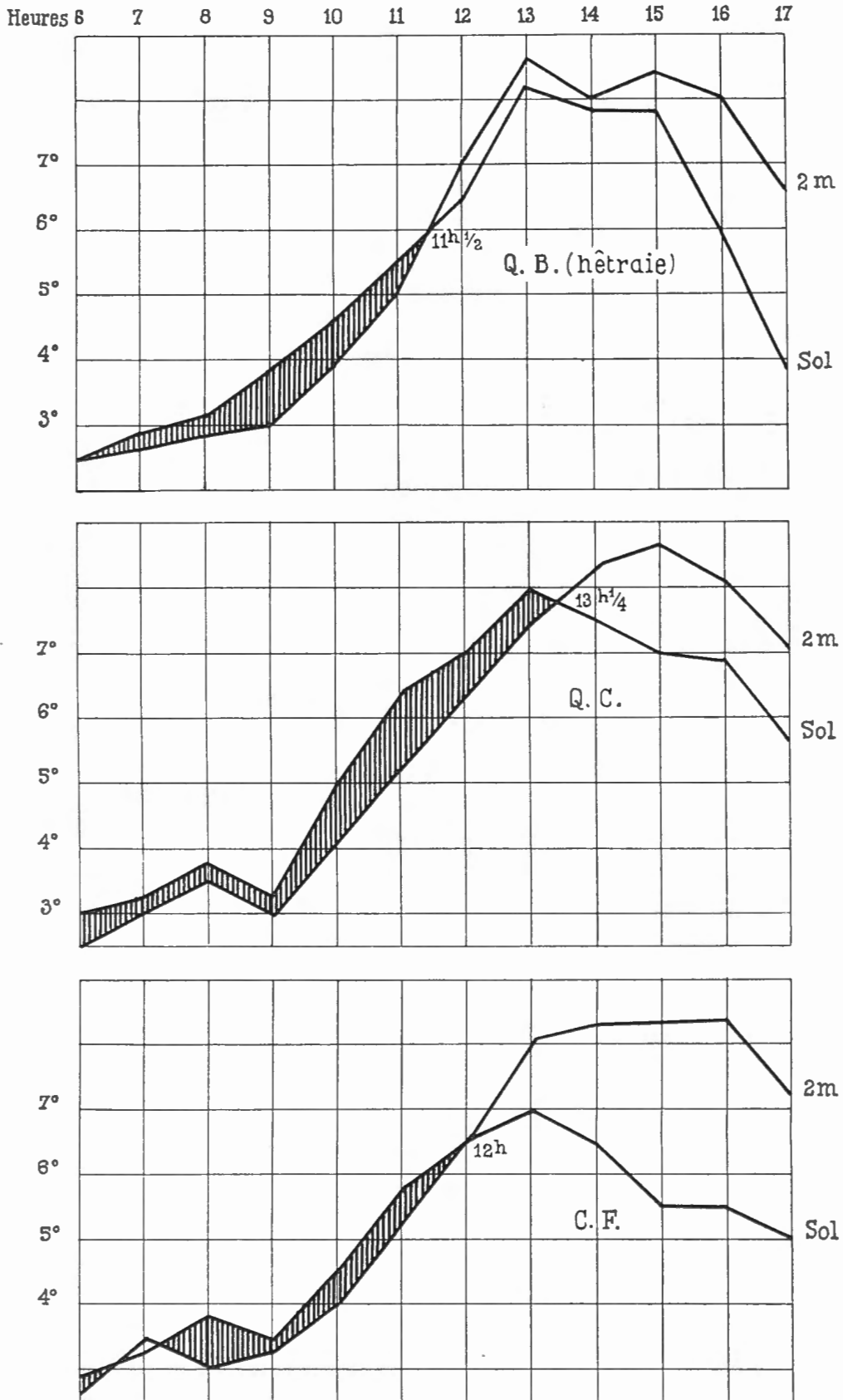


FIG. 8. -- Evolution du gradient thermique le 12 mars 1941.

Ces chiffres soulignent qu'en période de feuillaison la protection assurée par les masses végétales contre les écarts thermiques est pratiquement deux fois plus efficace qu'en période de dénudation. Elle atteint son maximum en toutes saisons dans le groupement-climax (*Querceto-Carpinetum*); le sol de la hêtraie est de tous le moins protégé à l'égard des écarts thermiques, sauf au cœur de l'hiver, où le *Cariceto remotæ-Fraxinetum* est plus sensible encore, ce fait résultant vraisemblablement de sa situation topographique au fond d'un vallon.

## 2. STRATIFICATION DES COUCHES THERMIQUES ET GRADIENT DE TEMPÉRATURE.

On sait que les strates végétales constituent autant d'écrans susceptibles non seulement de réfléchir et d'absorber une notable partie de la radiation, mais encore de s'opposer au rayonnement nocturne. On conçoit dès lors qu'à la stratification végétale corresponde une stratification des couches thermiques, dont la disposition se reflète dans le gradient de température.

a) Gradient diurne et gradient nocturne. Évolution journalière du gradient. — En sous-bois, durant la journée, et notamment vers 13 h, le gradient de température, par temps stable, est généralement positif : autrement dit, les températures sont de plus en plus élevées à mesure qu'on s'éloigne du sol. Ce type caractérise la phase de réchauffement du sous-bois, qui est de règle au cours de la journée.

Par contre, durant une partie de la nuit, le gradient est habituellement négatif; les températures les plus élevées se localisent au niveau du sol. Ce type caractérise les phases de refroidissement du sous-bois.

Dans l'évolution du gradient pendant une période de 24 heures, on constate donc habituellement une double inversion qui débute dans les strates dominantes pour se propager vers le sol. Cette inversion a lieu le matin, généralement peu de temps après le lever du soleil, et dans la soirée, après le coucher du soleil. Toutefois, le moment précis de l'inversion varie avec la saison (phase de feuillaison ou de dénudation), avec le type de végétation et l'état général de l'atmosphère.

A titre d'exemple, nous donnons (fig. 8 et 9) l'évolution du gradient thermique dans les 3 placeaux observés le 12 mars 1941, en phase de dénudation, et le 12 juillet 1941, en phase de feuillaison, par temps stable. Afin de ne pas nuire à la clarté des graphiques, nous n'avons reproduit que les courbes thermiques au niveau du sol et à 2 m de hauteur. On remarquera d'abord qu'en mars l'inversion est beaucoup plus tardive qu'en juillet. En outre, bien que l'air froid tende à s'accumuler la nuit dans le vallon, l'inversion est presque aussi hâtive l'hiver et plus hâtive l'été dans la frênaie à Carex que dans la hêtraie. Le comportement particulier de la chênaie à charme doit être mis sur le compte de

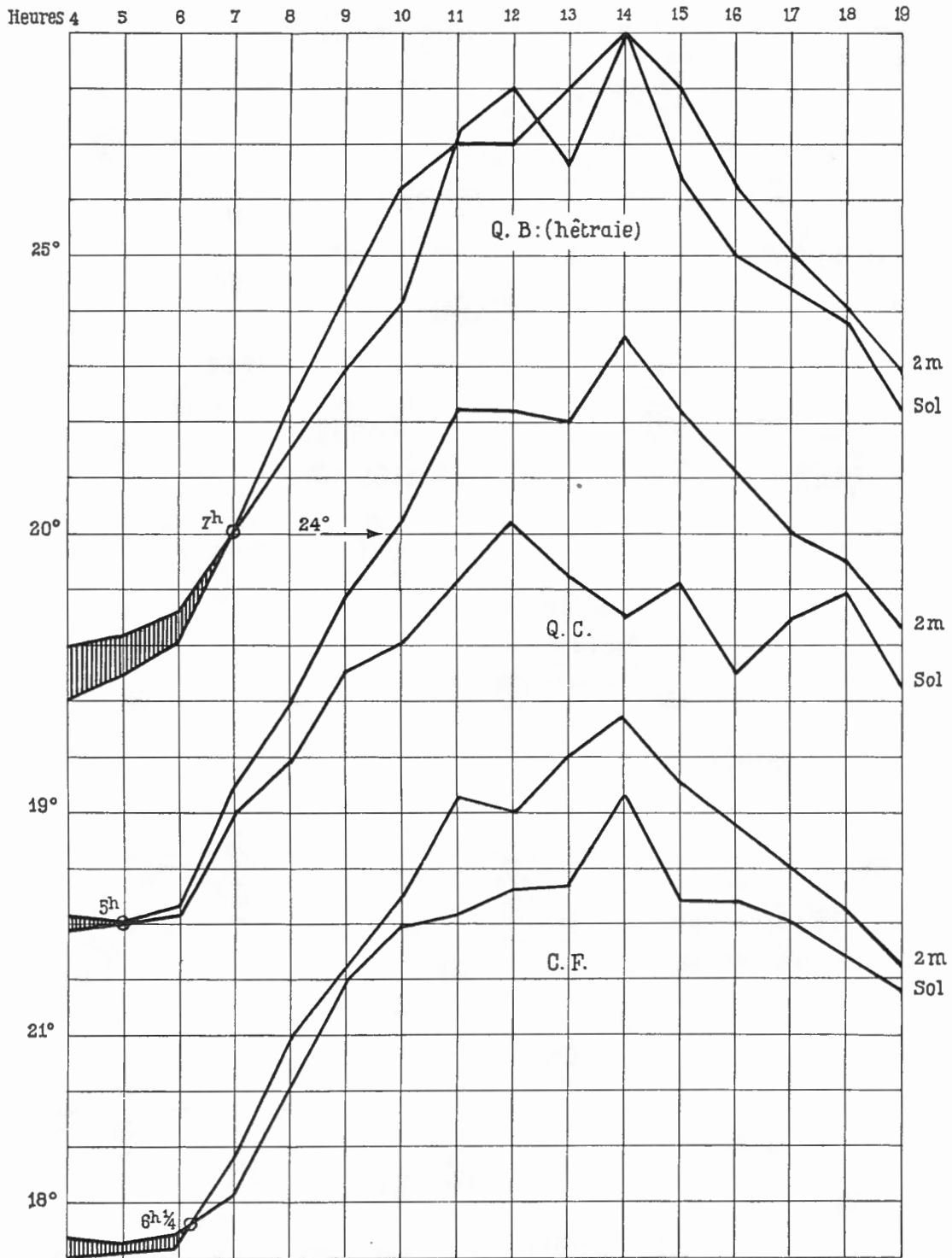


FIG. 9. — Evolution du gradient thermique le 12 juillet 1941.

l'exposition : celle-ci occupe en effet un replat en contre-bas d'une falaise sablonneuse orientée vers le Nord et soustraite de ce fait, en période printanière, aux bienfaits de l'insolation matinale.

b) Gradient estival et gradient hivernal. Évolution saisonnière du gradient. — Le gradient thermique des groupements végétaux ne varie pas seulement au cours de la journée, mais il subit aussi, d'une saison à l'autre, des modifications notables qui sont évidemment dues à la présence ou à l'absence de feuillage. Alors que l'inflexion du gradient à 13 h GMT est quasi nulle en phase de dénudation, elle est nettement plus marquée en phase d'ombre, comme le montre le tableau ci-après. La valeur moyenne annuelle du gradient n'est que le compromis de ces types extrêmes et sa signification écologique est donc toute relative.

TABLEAU XII. — Gradient thermique moyen à 13 h GMT (observations décadaires).

Niveau	Gradient moyen annuel (37 observations)			Gradient moyen en phase de feuillaison 12.VI.1941 au 12.IX.1941			Gradient moyen en phase de dénudation 26.XII.1940 au 2.VI.1941 et 12.IX.1941 au 22.XII.1941		
	<i>Cariceto- Frazinetum</i>	<i>Querceto Carpinetum</i>	Hétraie	<i>Cariceto- Frazinetum</i>	<i>Querceto- Carpinetum</i>	Hétraie	<i>Cariceto- Frazinetum</i>	<i>Querceto- Carpinetum</i>	Hétraie
Uccle :									
1 <sup>m</sup> 50 .....	12°6	12°6	12°6	23°4	23°4	23°4	9°9	9°9	9°9
4 m .....	11°7	11°7	—	21°2	21°	—	9°	9°1	—
1 <sup>m</sup> 50 .....	11°6	11°6	11°7	20°9	20°8	21°2	8°9	9°	8°9
1 m .....	11°4	11°6	11°6	20°6	20°7	21°1	8°8	9°	8°9
5 cm .....	11°	11°4	11°6	19°4	19°5	21°1	8°6	9°	8°9
Ecart :									
5 cm à 1 <sup>m</sup> 50 .	0°6	0°2	0°1	1°5	1°3	0°1	0°3	0°	0°

c) Influence du type de temps sur le gradient. — Le gradient de température ne fait que traduire les échanges thermiques qui s'opèrent entre les divers niveaux du sous-bois et l'atmosphère elle-même; les variations de cette dernière entraînent donc des remaniements continuels dans le gradient. L'allure et l'inflexion de ce dernier, à un moment précis de la journée, peuvent varier considérablement d'une journée à l'autre. En voici quelques exemples, tirés d'observations faites à 13 h GMT :

12 juillet 1941. — Temps stable et typique pour l'été.

12 décembre 1941. — Temps stable typique pour l'hiver.

12 avril 1941. — Journée de refroidissement du temps.



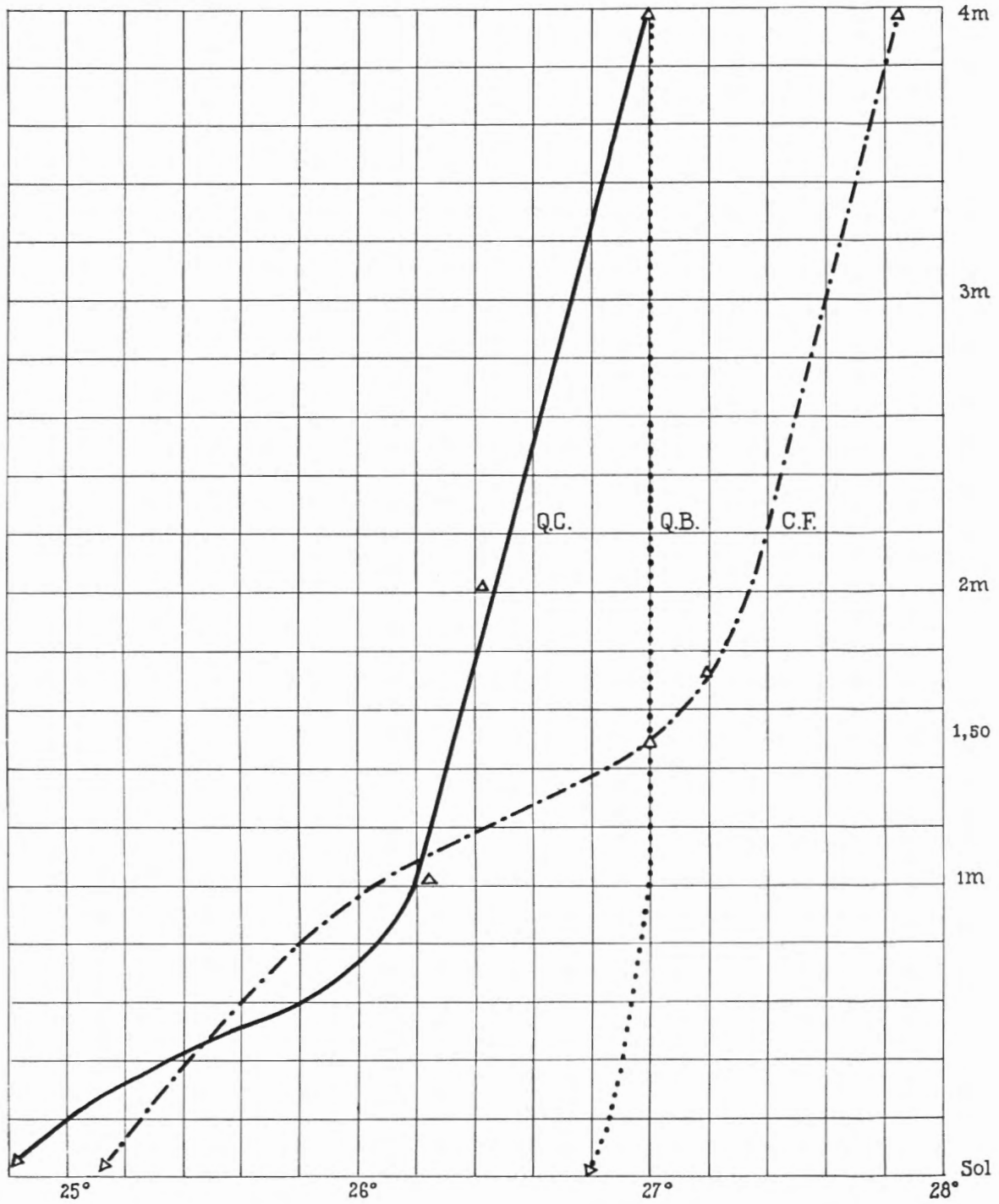


FIG. 10. — Allure du gradient thermique dans les trois groupements.  
(21 juillet 1941 à 13 h GMT.)

On assiste, durant cette journée, à une inversion du gradient, phénomène fréquent au printemps.

TABLEAU XIII.

Niveau	12 juillet 1941			12 décembre 1941			12 avril 1941		
	<i>Cariceto-Fraginetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie	<i>Cariceto-Fraginetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie	<i>Cariceto-Fraginetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie
Uccle :									
1 <sup>m</sup> 50 .....	31°2	31°2	31°2	11°4	11°4	11°4	14°3	14°3	14°3
4 m .....	27°8	27°	27°	11°	11°2	11°	15°2	14°2	15°
1 <sup>m</sup> 50 .....	27°	26°3	27°	11°	10°9	10°9	15°1	14°	14°9
1 m .....	26°	26°2	27°	10°9	11°1	10°9	15°3	14°1	14°5
5 cm .....	25°2	24°8	26°8	10°7	10°9	10°8	16°	15°6	15°1
Écart :									
5 cm à 4 m .	2°6	2°2	0°2	0°3	0°3	0°2	-0°8	-1°4	-0°1

d) Comparaison de l'allure du gradient dans les 3 placaux observés. — D'un individu d'association à l'autre on observe des différences notables dans la valeur du gradient thermique. Ce fait ressort déjà des chiffres moyens consignés au tableau XII; ceux-ci révèlent, entre les niveaux 5 cm et 4 m du sous-bois, des écarts moyens nettement plus élevés dans la frênaie à Carex et le *Querceto-Carpinetum* que dans la hêtraie. Ces écarts sont maxima dans le premier groupement, dont le sous-bois comporte, outre la strate buissonneuse, une strate herbacée étagée et luxuriante. Le degré d'inflexion du gradient thermique dépend donc étroitement des modalités de stratification.

Cette constatation ressort davantage encore si l'on envisage, non plus les chiffres moyens, mais une situation concrète, comme celle du 21 juillet 1941, en phase d'ombre (fig. 10). On remarquera, dans la frênaie à Carex, une inflexion soutenue à partir de 1,50 m, niveau atteint par la strate herbacée dominante (*Equisetum maximum*). Dans le *Querceto-Carpinetum*, l'inflexion ne se marque nettement qu'à faible hauteur sous les buissons et à hauteur de la strate herbacée unique, tandis qu'elle est nulle dans la hêtraie, totalement dépourvue de sous-bois. On doit en conclure que les échanges thermiques se font pratiquement sans entrave dans la hêtraie, où les températures du sous-bois s'uniformisent presque à chaque instant; il en est tout autrement dans la forêt de chêne-charme et dans la frênaie à Carex, où la présence d'écrans végétaux superposés engendre une hétérogénéité correspondante du microclimat.

3. PARALLÉLISME ET DÉCALAGE DU RÉGIME THERMIQUE MICROCLIMATIQUE  
ET MACROCLIMATIQUE.

Réserve faite de l'influence thermique des masses végétales sur les écarts et le gradient, on peut affirmer que l'évolution journalière des températures en sous-bois reflète, avec un certain décalage et une certaine atténuation, celle du macroclimat lui-même.

Voici, par comparaison avec Uccle (observations à 1,50 m et au sol), les données que nous fournit le dépouillement des températures enregistrées au thermographe, dans le C.-F. au niveau du sol :

TABLEAU XIV.

Évolution journalière moyenne de la température dans le *Cariceto-Fraxinetum* et à Uccle  
(terrain découvert).

(Entre parenthèses, heure à laquelle s'établissent en moyenne le maximum et le minimum thermiques.)

	Période estivale (13.VII.1941 au 7.IX.1941)			Période automnale (7.IX.1941 au 31.X.1941)			Période hivernale (1.XI.1941 au 1.I.1942)		
	<i>Cariceto-Fraxinetum</i> 10 cm	Uccle sol	Uccle 1 <sup>m</sup> 50	<i>Cariceto-Fraxinetum</i> 10 cm	Uccle sol	Uccle 1 <sup>m</sup> 50	<i>Cariceto-Fraxinetum</i> 10 cm	Uccle sol	Uccle 1 <sup>m</sup> 50
Température moyenne de la saison.	14°6	—	16°3	10°3	—	12°	3°5	—	4°8
Température maximum moyenne.	16°5 (13 h 20)	22° (13 h 50)	20° (14 h 50)	12°7 (13 h 10)	15° (13 h 40)	16° (13 h)	5° (13 h)	6°6 (13 h)	6°3 (13 h)
Température minimum.	12°9 (2 h 50)	11°1 (2 h 40)	13°1 (3 h 40)	8°5 (3 h 50)	6°6 (4 h 10)	8°9 (4 h 20)	2°6 (5 h)	1°1 (5 h)	3°9 (5 h)
Amplitude moyenne.	3°6	10°9	6°9	4°2	8°4	7°1	2°4	5°5	2°4

Ce tableau appelle les remarques suivantes :

1° L'amplitude moyenne journalière est fortement réduite en sous-bois, surtout durant l'été, mais cette réduction résulte davantage d'une baisse des maxima que d'un relèvement des minima. Cette constatation confirme parfaitement les données fournies par les observations décadaires que nous avons discutées précédemment.

2° Les moments auxquels se produisent les maxima et les minima journaliers, en forêt ou en terrain découvert, ne coïncident pas exactement. Le décalage est d'autant plus prononcé que le feuillage est plus complet; il est nul en phase de dénudation.

## § 2. RÉGIME THERMIQUE DU SOL.

Le sol est en général moins chaud que l'atmosphère durant l'été et moins froid durant l'hiver. En forêt il échappe dans une mesure appréciable aux variations thermiques journalières qui se jouent dans les couches d'air du sous-bois; celles-ci n'influencent guère que les niveaux superficiels du sol, c'est-à-dire tout au plus les 20 ou 30 premiers centimètres; seules les variations saisonnières sont enregistrées en profondeur.

Ces conclusions que nous sommes amené à formuler sur la base des observations décennales faites en 1941 à Rouge-Cloître cadrent avec celles de tous les auteurs qui ont étudié la question (DEMOLON, 1937; R. GEIGER, 1942); elles soulignent, d'autre part, la mesure dans laquelle le pédoclimat peut différer d'un sol à l'autre et d'un groupement forestier à l'autre, au point d'en constituer une caractéristique écologique.

### 1. CONDUCTIBILITÉ GLOBALE DU SOL ET SENSIBILITÉ AUX VARIATIONS THERMIQUES.

Si l'on envisage la température moyenne diurne (13 h GMT) dans les horizons profonds du sol, telle qu'elle ressort des observations décennales de l'année 1941, on constate que le niveau thermique du *Cariceto-Fraxinetum* est légèrement plus élevé que dans le *Querceto-Carpinetum* et la hêtraie, comme l'indique le tableau ci-dessous.

TABLEAU XV. — Moyenne des températures décennales du sol à 13 h GMT.

	<i>Cariceto-Fraxinetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie
Température du sous-bois à 1 <sup>m</sup> 50.	11°6	11°6	11°7
Température du sol :			
0 cm ... ..	10°4	11°4	11°6
2 cm ... ..	9°7	9°7	10°1
5 cm ... ..	9°4	8°8	9°1
10 cm ... ..	9°1	8°4	8°7
20 cm ... ..	9°	8°4	8°5
30 cm ... ..	9°	8°4	8°4
50 cm ... ..	8°9	8°3	8°3

On peut donc admettre que le sol de la frénaie à Carex manifeste une propension plus marquée à enregistrer en profondeur les variations thermiques de l'atmosphère, et notamment le réchauffement méridien. Ce fait n'est que la conséquence logique d'une teneur plus élevée en eau du substrat, d'où résulte une meilleure conductibilité globale du sol.

S'il en est ainsi, il faut s'attendre à constater qu'au cœur de l'été, durant les journées les plus chaudes, et au cœur de l'hiver, durant les journées les plus froides, le sol du *Cariceto remotæ-Fraxinetum* sera respectivement plus chaud et plus froid que celui des deux autres groupements. C'est bien ce que confirme la

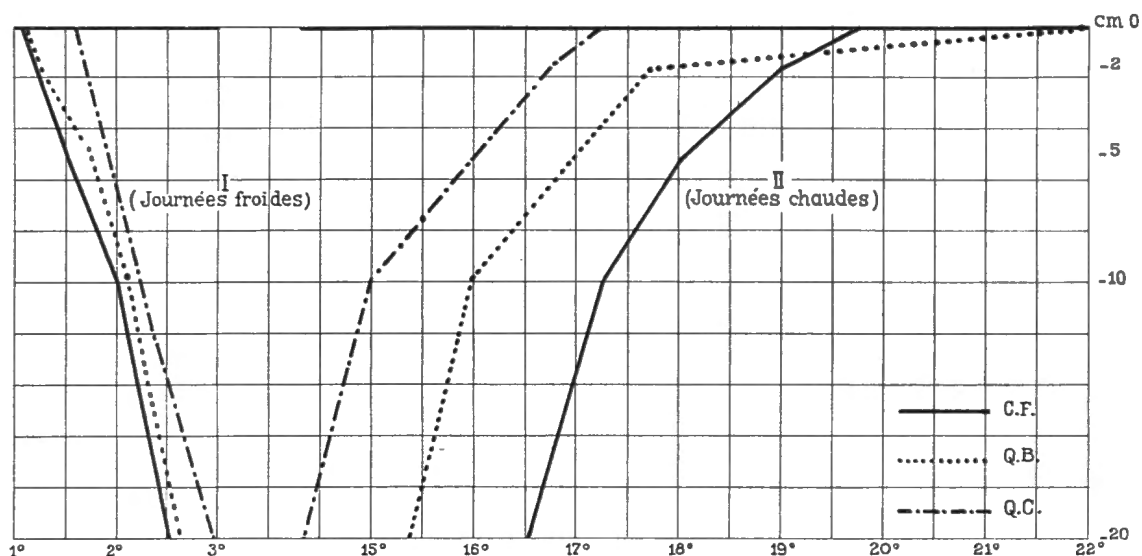


FIG. 11. — Gradient thermique du sol à 13 h GMT en période hivernale et période estivale.

figure 11. On remarque en outre que l'écart entre les courbes est nettement plus marqué en été qu'en hiver, période durant laquelle l'humidité des sols est plus uniforme.

Du fait même de sa haute teneur en eau, le sol de la frénaie à Carex réagit donc avec une amplitude et une promptitude plus grandes aux variations périodiques du régime thermique de l'atmosphère, dans les horizons profonds.

## 2. PROFIL THERMIQUE DES DIVERS SOLS.

L'analyse du profil thermique du sol et de ses variations nous permettra de caractériser dans ses grandes lignes l'allure et la périodicité du pédoclimat des trois groupements envisagés.

a) Variations saisonnières du profil thermique. — Si l'on ne tient pas compte des horizons superficiels, dans lesquels se reflètent les variations thermiques journalières, on peut admettre que le sol est le siège d'un

gradient de température caractérisé de la surface vers les couches profondes par des températures croissantes en hiver et décroissantes en été (DEMOLON, 1937). Cette loi se vérifie également dans les sols forestiers, et la figure 12, sur laquelle nous reproduisons le gradient moyen de quelques journées hivernales et estivales, l'illustre à souhait.

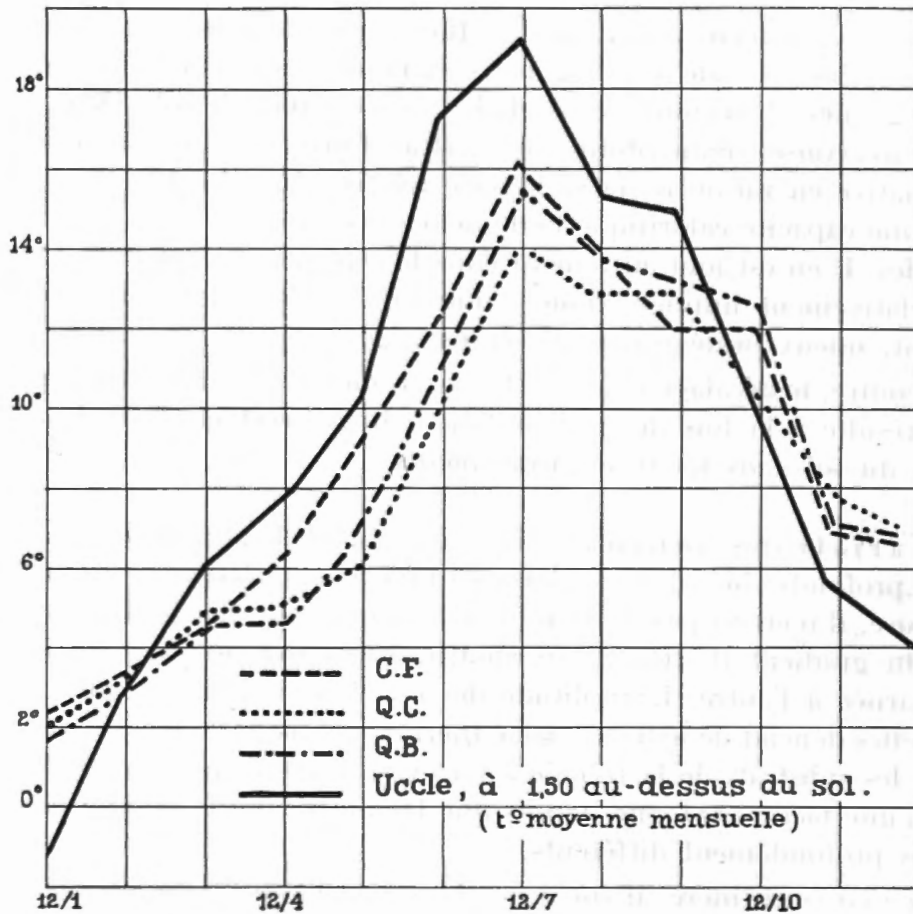


FIG. 12.

Courbe de la température du sol à 50 cm de profondeur (Rouge-Cloître) et de la température moyenne mensuelle de l'air (Uccle).

On assiste donc au cours de l'année à une double inversion du gradient thermique du sol, qui s'est située en 1941, au mois de mars et vers la fin de septembre, comme le suggère déjà la figure 12. En fait, l'ensemble des profils thermiques décadaires à 13 h GMT permet de préciser que l'inversion printanière a eu lieu avant le développement du feuillage et qu'elle s'est produite à peu près simultanément au début de mars, dans les 3 groupements, tandis que l'inversion automnale paraît plus hâtive dans la hêtraie (vers le 12 septembre), milieu à sous-bois nul et mal protégé, intermédiaire dans la frénaie à Carex

(vers le 2 octobre), peuplée d'essences de lumière, et tardive dans le groupement très ombragé du *Querceto-Carpinetum* (vers le 12 octobre).

Cette constatation paraît en contradiction avec les données relatives à la conductibilité globale du sol, d'après lesquelles nous avons assigné à la frênaie à *Carex* une sensibilité plus grande aux variations thermiques qu'à la hêtraie et surtout au *Querceto-Carpinetum*.

En fait, le moment de l'inversion thermique ne dépend pas seulement de la conductibilité globale du sol, mais également du pouvoir protecteur des masses végétales et surtout de la chaleur spécifique du sol. Dans la hêtraie, malgré la mauvaise conductibilité du substrat, l'inversion automnale du gradient est plus hâtive en raison de la sécheresse relative du sol, qui lui vaut, à la fin de l'été, une capacité calorifique nettement plus faible que dans les associations hygrophiles. Il en est tout autrement dans le *Querceto-Carpinetum* et la frênaie, au sol relativement humide, doué d'une capacité calorifique très élevée et, au demeurant, mieux protégé par les écrans végétaux.

Par contre, le décalage tend à s'effacer au moment de l'inversion printanière, fait qui résulte à la fois de la dénudation du couvert et d'une humidité plus uniforme du sol dans les trois groupements.

b) Variations journalières du profil thermique. — Si les horizons profonds du sol sont peu sensibles aux variations journalières de la température, il n'en est pas de même des horizons superficiels. Dans ces derniers, le sens du gradient thermique se modifie constamment du jour à la nuit et d'une journée à l'autre. L'amplitude des oscillations induites dans les couches superficielles dépend de leur propriété thermo-conductrice; à cet égard, il semble bien que les substrats de la frênaie à *Carex* et du *Querceto-Carpinetum* se comportent d'une façon analogue, tandis que le substrat de la hêtraie manifeste des caractères profondément différents.

Pour s'en convaincre, il suffit de choisir au hasard deux profils thermiques concrets, par exemple ceux du 22 janvier 1941 et du 22 juillet 1941, à 13 h GMT (fig. 13). On notera, en outre, que l'inflexion du gradient dans ces mêmes couches est beaucoup plus accentuée dans la hêtraie que dans les deux autres groupements. Il faut donc admettre que les horizons superficiels du sol possèdent dans les deux cas des propriétés thermo-conductrices très différentes.

Ce fait trouve son explication dans la nature même des couches superficielles du sol. Dans la hêtraie, celles-ci comportent un horizon d'humus brut et feutré, tandis que dans les deux autres groupements, elles sont constituées de terre minérale mélangée à de l'humus doux et de bonne structure grumeleuse. Alors que dans la hêtraie, l'horizon d'humus brut paraît constituer un véritable isolant thermique, il en est tout autrement dans la frênaie à *Carex* et dans le *Querceto-Carpinetum*. Il faut donc admettre que dans les sols podsoliques l'horizon d'humus brut offre un sérieux obstacle aux échanges thermiques, du moins pendant

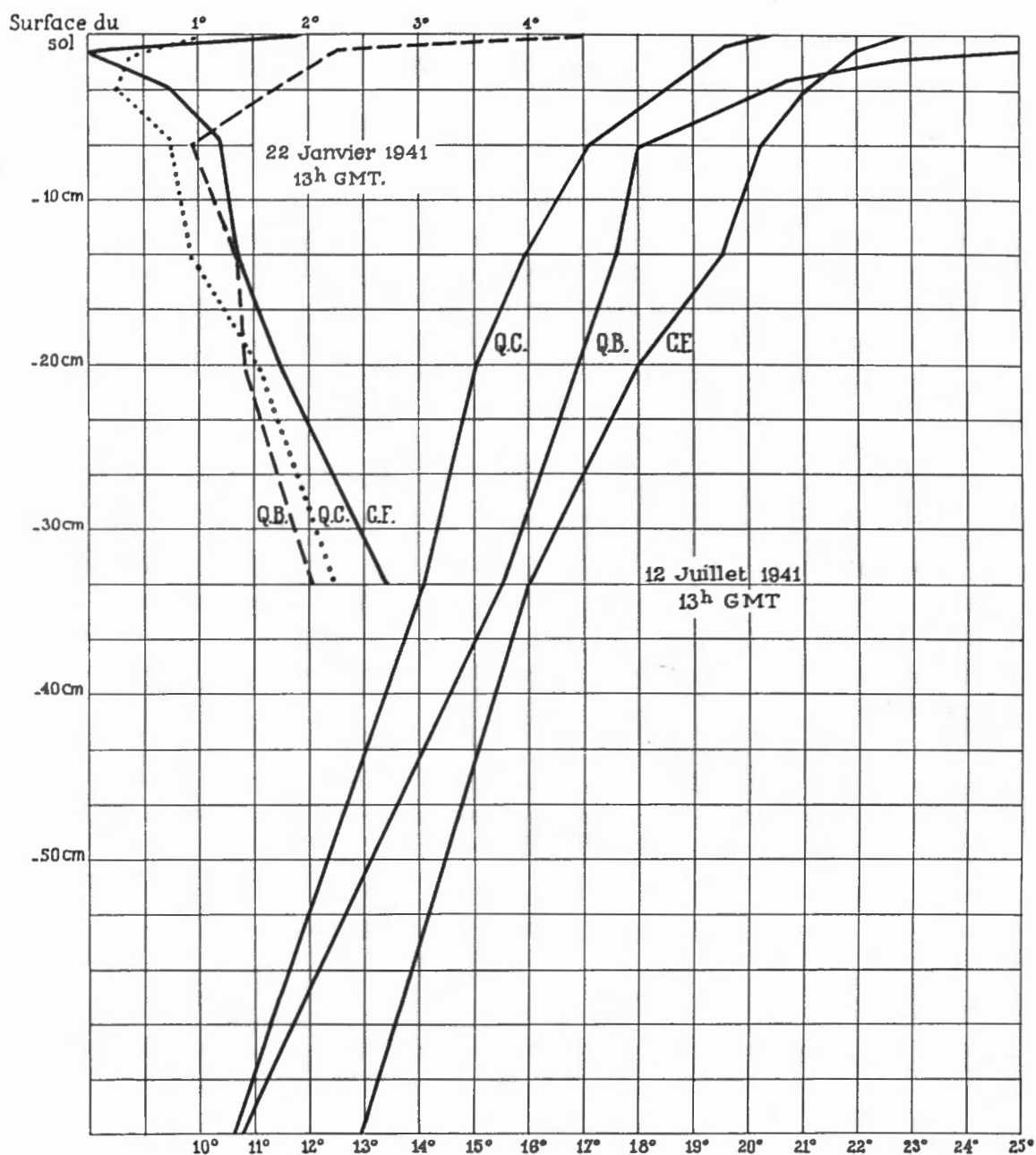


FIG. 13. — Gradient thermique du sol en hiver et en été.

les périodes sèches. Cet obstacle paraît s'estomper durant les périodes suffisamment humides.

De ces considérations, il résulte à nouveau que le degré d'humidité joue un rôle important dans la conductibilité des différents horizons du sol. Faible dans les sols sablonneux et podsoliques, cette dernière est manifestement plus prononcée dans le *Querceto-Carpinetum* et surtout dans la frêne à Carex.



### § 3. L'HUMIDITÉ ATMOSPHÉRIQUE EN SOUS-BOIS.

Le microclimat des trois individus d'association ne diffère pas seulement au point de vue thermique, mais il est également caractérisé par des divergences notables en ce qui concerne l'humidité atmosphérique. Ce fait est dû à deux circonstances conjuguées : d'une part, à la densité et à la stratification des masses végétales qui isolent sous elles des milieux confinés et font obstacle aux échanges; d'autre part, à l'humidité naturelle du substrat et, par le fait même, à son pouvoir évaporant. Aussi, faut-il s'attendre à trouver dans la frênaie à Carex, et à un degré moindre dans le *Querceto-Carpinetum*, un microclimat relativement plus humide que dans la hêtraie, installée sur des sables secs, dépourvue de sous-bois et balayée par les vents.

Ces conditions sont corroborées par l'ensemble des observations faites au Rouge-Cloître et que nous passerons rapidement en revue.

1. Une première série de données nous est fournie par le dépouillement des observations permanentes enregistrées par thermohydrographe dans la frênaie à Carex (à 20 cm au-dessus du sol) et que nous comparerons aux données équivalentes fournies par la station d'Uccle (terrain découvert à 1,50 m du sol) (fig. 14 et 15).

On constatera qu'en phase de pleine feuillaison (du 13 juillet au 7 septembre) les variations d'humidité atmosphérique de la frênaie à Carex, dans le sous-bois, sont insignifiantes, alors qu'en phase de dénudation elles suivent plus fidèlement celles du milieu atmosphérique.

Nous saisissons directement, dans le cas présent, l'influence des masses végétales sur l'humidité du microclimat et leur pouvoir modérateur sur ses variations.

2. Nous possédons, dans les observations saisonnières (12 mars, 12 mai, 12 juillet et 12 septembre), des données beaucoup plus complètes qui nous permettront tout au moins de situer et de comparer le microclimat des trois groupements (tableau XVI).

TABLEAU XVI. — Humidité relative à différents niveaux dans les trois groupements.

	<i>Cariceto-Fraxinetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie
Au niveau du sol . . . . .	87 %	81 %	72 %
A 5 cm au-dessus du sol . . . . .	83 %	74 %	70 %
A 1 m au-dessus du sol . . . . .	71 %	67 %	64 %
A 2 m au-dessus du sol . . . . .	67 %	66 %	63 %

On observe, d'après ces sondages particuliers, l'existence d'un gradient d'humidités décroissantes depuis le sol jusqu'à 2 m, dont l'inflexion est particulièrement accusée dans la frênaie à Carex. En outre, si l'on met en parallèle les chiffres relatifs à un niveau quelconque, on constate que l'atmosphère de la frênaie à Carex est plus humide que dans les autres groupements. Sous ce rapport, le sous-bois de la hêtraie paraît connaître des conditions particulièrement xériques, notamment au voisinage du sol.

Par contre, l'écart entre les chiffres d'humidité est relativement moins prononcée à 1 m de hauteur qu'au niveau du sol. Ce fait ressort à nouveau des données suivantes, relatives à l'humidité relative moyenne mesurée à 13 h GMT de 10 en 10 jours durant toute l'année 1941 :

Humidité relative moyenne à 1<sup>m</sup>50 à 13 h GMT en 1941.  
(Observations décadaires.)

Uccle ... ..	71 %
Hêtraie . ... ..	73 %
<i>Querceto-Carpinetum</i> ... ..	74 %
<i>Cariceto-Frazinetum</i> ... ..	77 %

3. Le déficit de saturation revêt une valeur écoclimatologique beaucoup plus significative que l'humidité relative et nous y avons prêté une attention plus spéciale.

Voici, pour les 4 journées du 12 mars, 12 mai, 12 juillet et 12 septembre 1941, la moyenne des valeurs relevées dans les divers groupements, de deux en deux heures, durant la journée :

TABLEAU XVII. — Déficit de saturation moyen pour quatre journées d'observations.

	<i>Cariceto-Frazinetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie
Au niveau du sol ... ..	1,3 mm	1,9 mm	3,5 mm
A 5 cm au-dessus du sol ... ..	1,8 mm	2,9 mm	3,8 mm
A 1 m au-dessus du sol ... ..	3,2 mm	3,7 mm	4,5 mm
A 2 m au-dessus du sol ... ..	3,8 mm	4,2 mm	4,5 mm

Ces chiffres, mis en parallèle avec ceux qui se rapportent à l'humidité relative pour les mêmes périodes, montrent que le caractère xérique de la hêtraie est plus marqué encore que ne semblent l'indiquer les chiffres d'humidité relative. En effet, si l'on choisit comme base de comparaison l'humidité relative

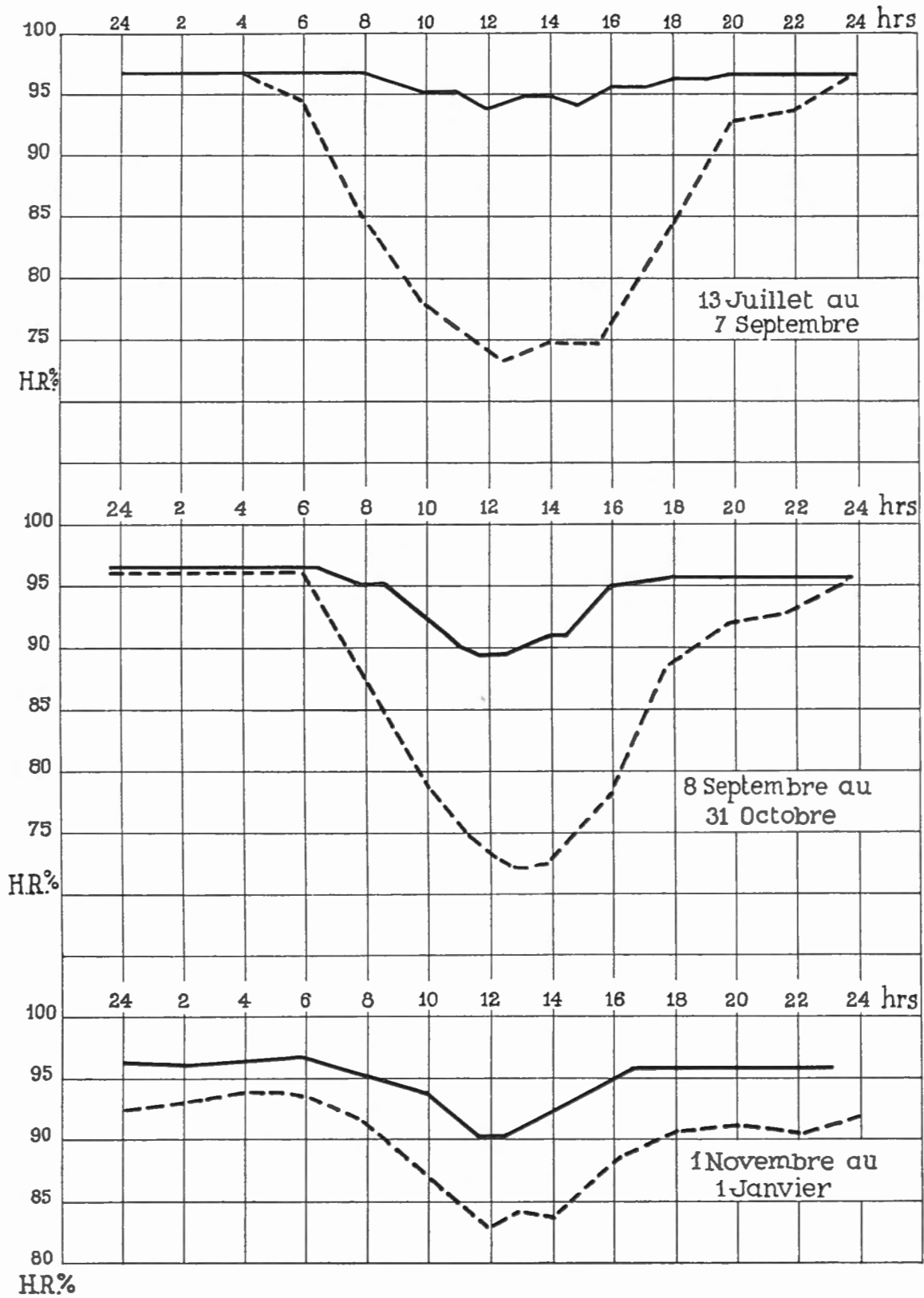


FIG. 14. — Variation diurne de l'humidité relative.

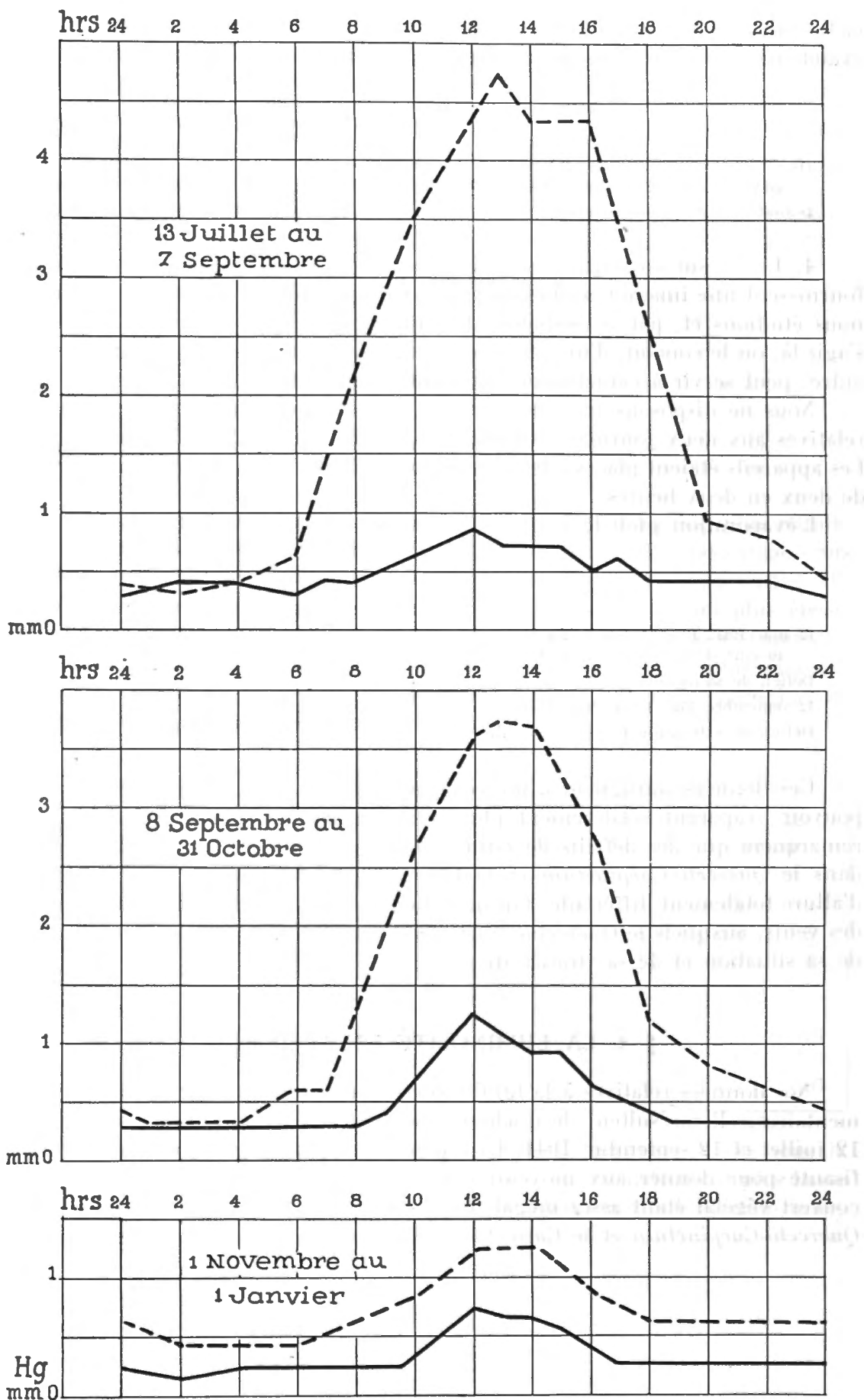


FIG. 15. — Variation diurne du déficit de saturation.

et le déficit de saturation dans le *Cariceto-Fraxinetum*, il apparaît alors que ces grandeurs atteignent dans les autres groupements les valeurs suivantes :

	<i>Cariceto-Fraxinetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie
Humidité relative au niveau du sol en % de l'humidité relative observée dans le <i>Cariceto-Fraxinetum</i> ...	100 %	93 %	83 %
Déficit de saturation : mêmes conditions . ...	100 %	146 %	270 %

4. Les mesures comparatives réalisées au moyen de l'évaporomètre de Piche fournissent une image tangible du pouvoir évaporant des différents milieux que nous étudions et, par conséquent, de leur caractère plus ou moins xérique. Il s'agit là, on le conçoit, d'une donnée écologique primordiale qui, plus que toute autre, peut servir à caractériser l'humidité d'un microclimat.

Nous ne disposons malheureusement que de données fort peu nombreuses relatives aux deux journées d'observation du 12 mai et du 12 septembre 1941. Les appareils étaient placés à proximité du sol (5 cm) et les lectures ont été faites de deux en deux heures.

L'évaporation globale pour les journées considérées s'établit comme suit :

	<i>Cariceto-Fraxinetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie
12 mai 1941. Evaporation totale de la journée (pour 10 cm <sup>2</sup> de surface évaporante) ...	1,4 cm <sup>3</sup>	1,62	1,99
Déficit de saturation moyen ...	3,8 mm	5,3	5,2
12 septembre 1941. Evaporation totale . ...	0,25	0,6	1,1
Déficit de saturation moyen ...	1,1	2,4	2,55

Ces données soulignent à nouveau le caractère assez sec de la hêtraie et le pouvoir évaporant relativement plus faible du microclimat de la frênaie. On remarquera que des déficits de saturation identiques (journée du 12 mai 1941) dans le *Querceto-Carpinetum* et la hêtraie se traduisent par une évaporation d'allure totalement différente, fait qu'il faut sans aucun doute imputer à l'action des vents, auxquels le *Querceto-Carpinetum* est partiellement soustrait en raison de sa situation et de sa stratification.

#### § 4. LA LUMINOSITÉ EN SOUS-BOIS.

Nos données relatives à la luminosité qui règne en sous-bois sont fort fragmentaires; elles résultent de quelques mesures effectuées les 12 mars, 12 mai, 12 juillet et 12 septembre 1941. La répétition des mesures a toutefois été insuffisante pour donner aux moyennes une valeur démonstrative indiscutable; le couvert végétal étant assez inégal, du moins dans des groupements tels que le *Querceto-Carpinetum* et le *Cariceto-Fraxinetum*, il faudrait, pour en définir la

luminosité moyenne, un nombre considérable de mesures simultanées, qu'il n'a pas été possible de réaliser, en raison d'un appareillage insuffisant. Tels quels, nos résultats permettent toutefois de noter l'influence des strates et des groupements sur le gradient lumineux en sous-bois.

1° En phase de dénudation (12 mars 1941) la luminosité est sensiblement égale dans les 3 groupements aux différents niveaux envisagés; la luminosité, exprimée en % de l'intensité totale du rayonnement, ne varie guère dans l'ensemble des strates du sous-bois. Elle correspond sensiblement à 25-30 % de l'intensité en terrain découvert.

*Luminosité en sous-bois (12 mars 1941) en % de l'intensité totale.*  
(Moyenne des mesures répétées de 2 en 2 h, durant toute la journée.)

	5 cm	1 m	2 m	Terrain découvert
<i>Cariceto-Fraxinetum</i> . . . . .	22,4	21,1	34,6	100
<i>Querceto-Carpinetum</i> . . . . .	28,2	26,3	34,3	100
Hêtraie . . . . .	30,9	28,5	38,5	100

2° En phase d'ombre, la luminosité est au total beaucoup plus réduite dans l'ensemble du sous-bois; l'influence des strates se marque davantage dans le gradient lumineux lui-même, ainsi qu'il résulte des données suivantes. On remarquera, en outre, que la luminosité du sous-bois est toujours plus élevée dans la hêtraie que dans les groupements naturels (frênaie à Carex, *Querceto-Carpinetum*). De cette particularité résulte un régime thermique plus excessif, un déficit de saturation et une évaporation plus grands, ainsi que nous l'avons reconnu précédemment, dans le cas de la hêtraie.

*Luminosité en sous-bois en % de l'intensité totale.*  
(Moyenne des mesures répétées de 2 en 2 h, durant toute la journée.)

	12 mai 1941			12 juillet 1941			12 septembre 1941		
	<i>Cariceto-Fraxinetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie	<i>Cariceto-Fraxinetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie	<i>Cariceto-Fraxinetum</i>	<i>Querceto-Carpinetum</i>	Hêtraie
5 cm .....	12,3	8,4	16,9	0,65	0,65	1,68	3,20	3,50	5,33
1 m .....	12,9	17,3	19,9	1,43	0,8	2,25	4,93	4,30	7,55
2 m .....	17,6	13,9	20,4	7,7	2,33	9,9	8,83	7,91	11,47

La luminosité, en pleine phase d'ombre (juillet), ne dépasse pas sous la hêtraie 10 % en sous-bois et 2 % au voisinage du sol; elle est nettement plus basse dans le *Querceto-Carpinetum*; le *Cariceto-Fraxinetum* occupe une position intermédiaire.

## CHAPITRE III.

## PÉRIODICITÉ ÉDAPHIQUE DE LA FRÊNAIE A CAREX.

§ 1. VARIATION DES QUALITÉS CHIMIQUES DE L'EAU COURANTE  
DANS LA FRÊNAIE A CAREX.

Durant l'année 1941, des mesures mensuelles (en principe le 12 de chaque mois) de la teneur en  $\text{CaCO}_3$  et du pH des eaux courantes ont été exécutées dans un ruisseau latéral et dans le ruisseau principal qui traversent le plateau du *Cariceto-Fraxinetum*.

1. Le ruisseau latéral dérive d'une source unique, située en bordure du plateau. La qualité de ses eaux est celle de la source même. Elle ne subit, au cours de l'année, que des fluctuations chimiques sans importance, si ce n'est un léger fléchissement de la teneur en calcaire coïncidant avec les mois d'hiver (février, mars) et avec les mois pluvieux d'août et d'octobre. Le pH lui-même paraît d'une constance remarquable, avec une seule pointe au mois de mai, qui concorde vraisemblablement avec un minimum de débit et, par conséquent, une aération plus active du ruisseau (<sup>34</sup>) (fig. 16).

2. Le ruisseau principal, qui traverse la frênaie à Carex, est alimenté par de nombreuses sources situées en amont du plateau et, en outre, par les eaux de ruissellement qui dévalent les pentes acalciques du vallon. Suivant leur volume, ces dernières influencent d'une façon plus ou moins nette la teneur globale en calcaire du ruisseau collecteur.

On remarque en effet, dans ce dernier, un fléchissement de la teneur en calcium qui coïncide avec les mois pluvieux d'août et d'octobre, tandis que durant les périodes sèches la teneur s'élève et se rapproche de celle des eaux de source (330 à 360 mg par litre) (fig. 16).

---

(<sup>34</sup>) On sait que les eaux de source, à leur sortie de terre, ont un pH relativement bas, dû à leur richesse en acide carbonique. Au contact de l'air les eaux perdent leur excès de  $\text{CO}_2$  et leur pH se relève en proportion. Ce phénomène est d'autant plus actif que les eaux épanchées par la source forment une nappe moins profonde et que leur écoulement est plus bouillonnant.

Le pH du ruisseau principal subit lui-même des oscillations plus ou moins nettes. On notera, entre autres, l'élévation du pH qui caractérise la période sèche de mars à juin et de novembre à décembre, élévation qu'il faut mettre sur le compte d'une aération plus active en rapport avec une baisse d'étiage.

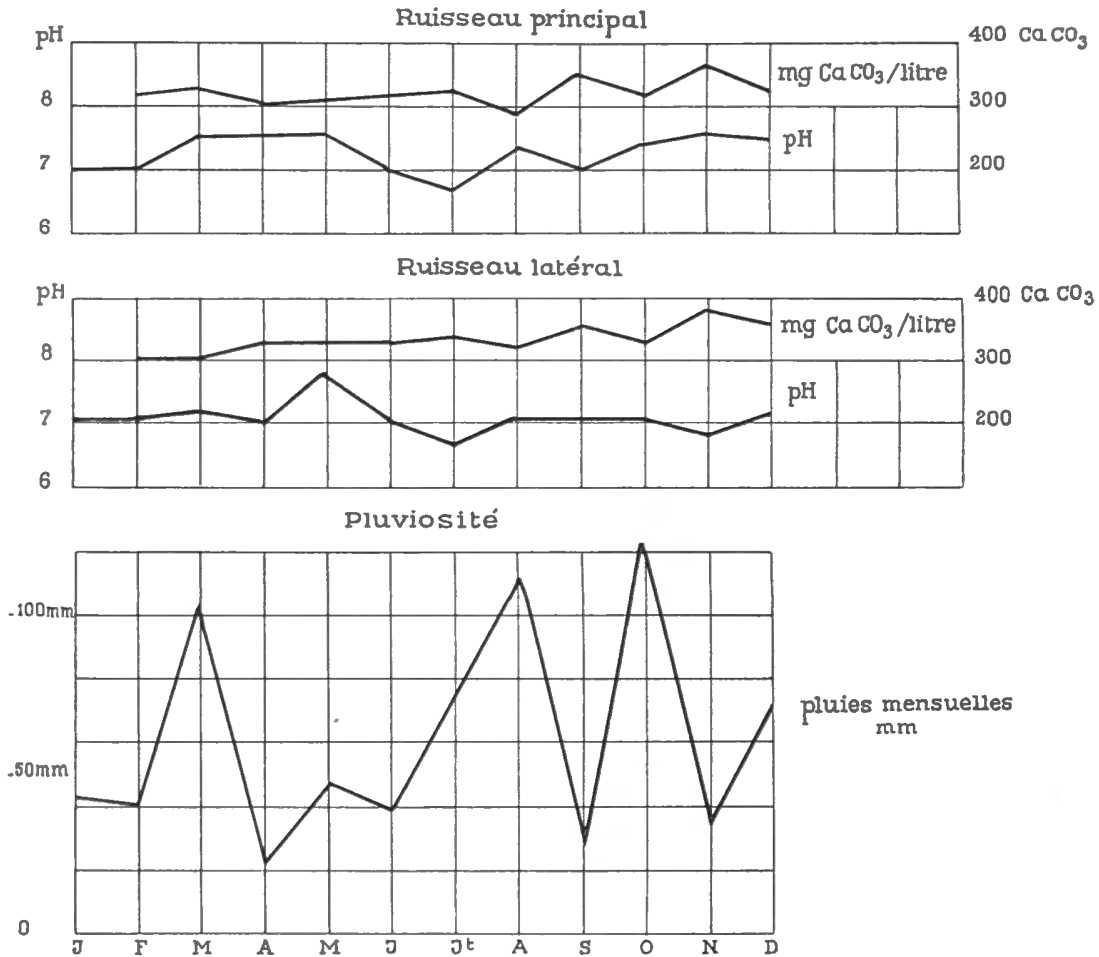


FIG. 16. — Variation de la teneur en calcaire des eaux courantes dans la frénaie à Carex.

3. Nous ne possédons, sur l'eau du sol elle-même, qu'une seule mesure, révélant une teneur en calcaire de 310 mg par litre et au pH de 6,8. Il est à noter qu'à teneur égale en Ca, l'eau du sol, plus riche en  $\text{CO}_2$ , montre un pH un peu inférieur à celui des eaux de sources ou de ruisselets.



## § 2. LES VARIATIONS DU pH.

Au cours de l'année 1941, on a procédé à des mesures mensuelles (en principe le 12 de chaque mois) de l'acidité de différents horizons du sol, dans le but d'en déceler la variabilité. Les résultats obtenus font l'objet de la figure 17.

Nous soulignerons, dès maintenant, qu'il ne faut pas attacher à ces données plus de précisions qu'elles n'en peuvent comporter. On sait, en effet, que le pH

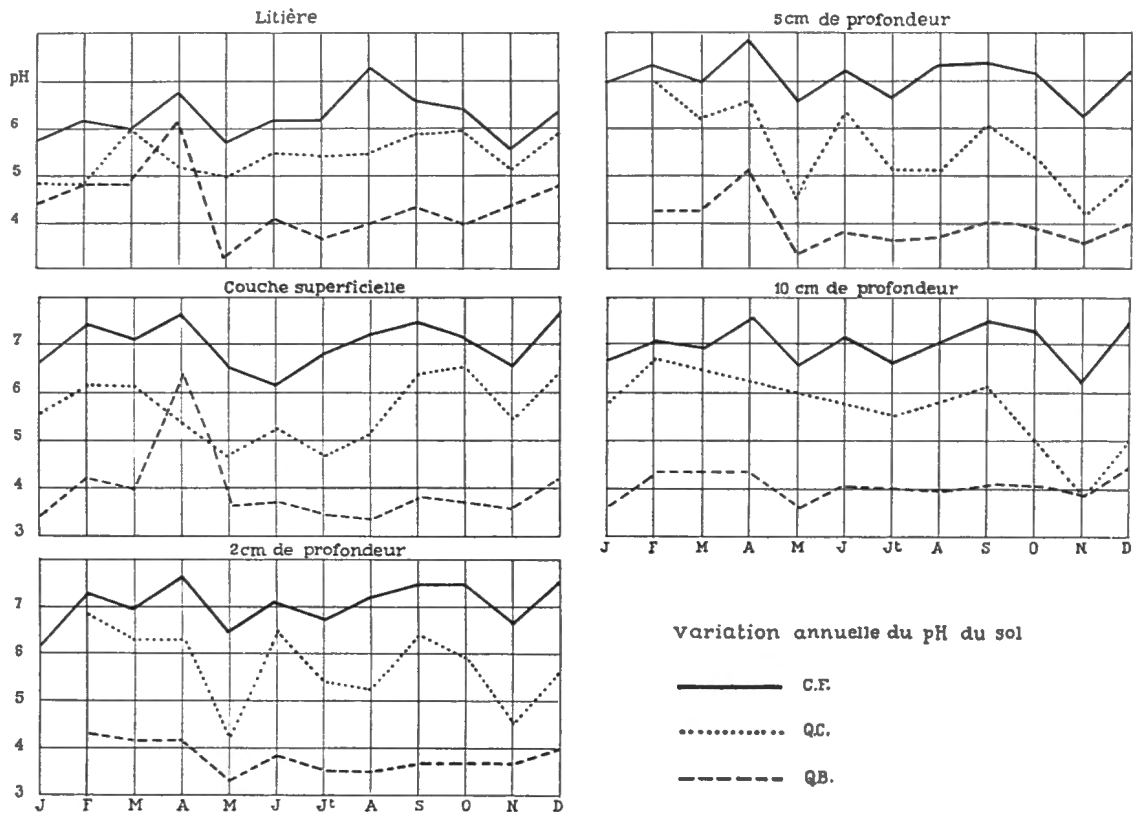


FIG. 17.

d'un sol peut varier non seulement d'une saison à l'autre, mais également d'un jour à l'autre, et qu'il peut manifester au même moment et dans le même horizon des écarts importants au sein d'un même individu d'association. C'est ainsi que dans la frênaie à Carex, le 12 mars 1941, 15 mesures du pH dans la couche superficielle du sol ont donné des valeurs échelonnées en 6,8 et 7,7, avec une moyenne 7,16; le même jour, 6 mesures exécutées dans la couche superficielle du sol de la hêtraie ont fourni des valeurs comprises entre 3,75 et 4,30, avec une moyenne de 4.

On conçoit, dès lors, que les sondages le plus souvent individuels auxquels on a procédé chaque mois sont nécessairement entachés d'une erreur moyenne qui peut dépasser l'amplitude des variations observées d'un mois à l'autre; on n'accordera par conséquent de signification à ces dernières que pour autant qu'elles approchent ou dépassent une unité.

La variabilité du pH que l'on observe dans les horizons superficiels, d'un point à l'autre, au sein d'un même individu d'association, correspond, selon toute vraisemblance, à une diversité correspondante des conditions locales du milieu édaphique : micro-variations de la teneur en eau, de la teneur en CO<sub>2</sub> et en calcaire, de l'activité microbienne et de la nitrification, etc.

Il faut reconnaître d'ailleurs que les sols envisagés dans cette étude sont, par essence, hétérogènes. Celui de la frênaie à Carex est un sol de colmatage drainé par des fossés plus ou moins comblés; celui du *Querceto-Carpinetum* résulte de colluvionnements successifs; celui de la hêtraie, en bordure du vallon, est lui-même sujet à des remaniements fréquents par érosion superficielle. C'est donc avant tout l'allure générale des courbes que nous allons discuter ci-après.

1. Le pH des litières. — Dans le *Querceto-Carpinetum*, le pH des litières demeure toute l'année compris entre 5 et 6, avec tendance au relèvement pendant l'été et l'automne. C'est durant cette période que s'achève la destruction des feuilles mortes, dont les débris, en se souillant progressivement de matières minérales, finissent par présenter la même réaction que celle des couches minérales.

La chute des feuilles, qui se situe en novembre, se traduit par un apport brusqué de litière fraîche, dont le pH est sensiblement inférieur, apport qui se traduit par une dépression momentanée de la courbe de pH.

L'évolution des pH dans la frênaie à Carex présente exactement la même allure; on notera toutefois que le maximum s'établit plus tôt et qu'il coïncide exactement avec le pH du sol sous-jacent (7,4). Ce fait dénote que l'humification est à la fois plus hâtive et plus complète que dans le *Querceto-Carpinetum*.

D'une façon générale, on peut conclure que dans les sols bruns forestiers comme celui de la frênaie et du *Querceto-Carpinetum*, l'humification des litières va de pair avec un relèvement du pH; la courbe annuelle présente en conséquence un minimum au moment de la chute des feuilles et un maximum dès la fin de l'été.

Il en est tout autrement dans la hêtraie à sol podsolique, où le pH des litières ne montre pas de variations significatives au cours de l'année. Cette particularité s'explique par la lenteur considérable de l'humification, dont les progrès sont à peine perceptibles au cours d'une même année.

On ne manquera pas de noter, dans nos graphiques, le relèvement anormal du pH en mars (pour le *Querceto-Carpinetum*) et en avril (pour la frênaie à Carex et la hêtraie). Cette anomalie nous paraît attribuable à une souillure fortuite des litières au cours des averses de mars et d'avril.

2. Le pH de la couche superficielle du sol. — Si l'on excepte l'aberration relative au mois d'avril (hêtraie) on constate, dans la couche superficielle du sol, un léger abaissement du pH qui paraît coïncider, d'une part, avec le développement de la végétation (mai-juin-juillet) et, d'autre part, avec une période de sécheresse relative. Il serait osé, toutefois, de voir dans ces concordanances une relation de cause à effet. Nous manquons, en effet, pour ce qui concerne les sols forestiers, des précisions les plus élémentaires quant à l'influence du développement printanier sur la garniture ionique du sol et des sécheresses transitoires sur les phénomènes biochimiques et notamment sur le taux de nitrification.

3. Le pH des couches minérales (2 cm, 5 cm et 10 cm). — Les couches minérales du sol paraissent échapper dans une mesure beaucoup plus large aux variations saisonnières et leur stabilité ionique augmente avec la profondeur. La seule variation significative nous paraît se situer en novembre, au moment de l'apport de litière fraîche, dont le caractère plus acide se fait sentir jusqu'à 10 cm, tout au moins dans les sols bruns forestiers.

Remarquons toutefois dans le *Querceto-Carpinetum*, beaucoup moins tamponné que la frênaie, une tendance générale à l'abaissement du pH au cours de la période active de végétation.

#### CHAPITRE IV.

### PÉRIODICITÉ FONCTIONNELLE DE LA FRÊNAIE A CAREX.

#### § 1. COURBES ET TYPES PHÉNOLOGIQUES.

Nous envisagerons, dans ce dernier chapitre, la périodicité de quelques fonctions végétales, à savoir le développement de l'appareil végétatif, la floraison et la fructification. Ces fonctions s'accomplissent suivant un certain rythme propre à chaque espèce, dont on cherche à définir la chronologie, en se basant sur des observations phénologiques périodiquement répétées. Ces dernières ont eu lieu tous les 10 jours, les 2, 12 et 22 de chaque mois. La plupart des espèces de l'association y ont été observées.

Les données phénologiques permettent, grâce à leur précision, de traduire graphiquement le rythme fonctionnel des espèces, suivant la méthode des blocs-schémas de GAMS; les espèces caractérisées par un bloc-schéma analogue, c'est-à-dire par un synchronisme fonctionnel, constituent un *type phénologique*

(fig. 18). Les espèces observées à Rouge-Cloître en 1941 peuvent se classer comme suit :

A. — *Synusie vernale précoce.*

Type 1 (*Ranunculus ficaria*, *Adoxa moschatellina*, *Arum maculatum*).

Espèces de la strate herbacée inférieure, à développement printanier et courte période de végétation (150 jours environ). La floraison coïncide avec le début de la période d'assimilation.

Type 2 (*Primula elatior*).

Espèce de la strate herbacée inférieure, à développement printanier et période de végétation plus longue (200 jours environ). La floraison est hâtive et coïncide à peu près avec celle du premier type.

Type 3 (*Cardamine pratensis*, *Chrysosplenium oppositifolium*, *Lamium galeobdolon*, *Stellaria holostea*, *Ranunculus repens*).

Espèces de la strate herbacée inférieure, à période de végétation très longue et floraison relativement précoce. Cette dernière est suivie d'un léger déclin des fonctions assimilatrices; la reprise estivale et automnale coïncide avec le développement des stolons.

Ces trois types, exclusivement localisés dans la strate herbacée inférieure, constituent une première synusie vernale, caractérisée par une vague de floraison précoce.

B. — *Synusie vernale tardive.*

Type 4 (*Paris quadrifolia*).

Espèce de la strate herbacée inférieure, à floraison vernale tardive et période d'assimilation prolongée jusqu'en automne.

Type 5 (*Alliaria officinalis*).

Espèce de la strate herbacée moyenne, à période de développement et d'assimilation, courant du printemps à la fin de l'été, à floraison vernale tardive.

Type 6 (*Glechoma hederaceum*, *Veronica montana*, *Ajuga reptans*, *Carex strigosa*, *Carex silvatica*, *Carex remota*).

Espèces de la strate herbacée inférieure ou moyenne, à floraison printanière tardive et assimilation pratiquement continue.

Les espèces que nous venons de citer constituent, au point de vue de la floraison, avec les types 4 et 5, la synusie printanière tardive.

C. — *Synusie estivale précoce.*

Cette synusie ne comporte qu'un nombre restreint d'espèces des strates herbacées inférieure et moyenne et se confond quasi avec la synusie précédente.

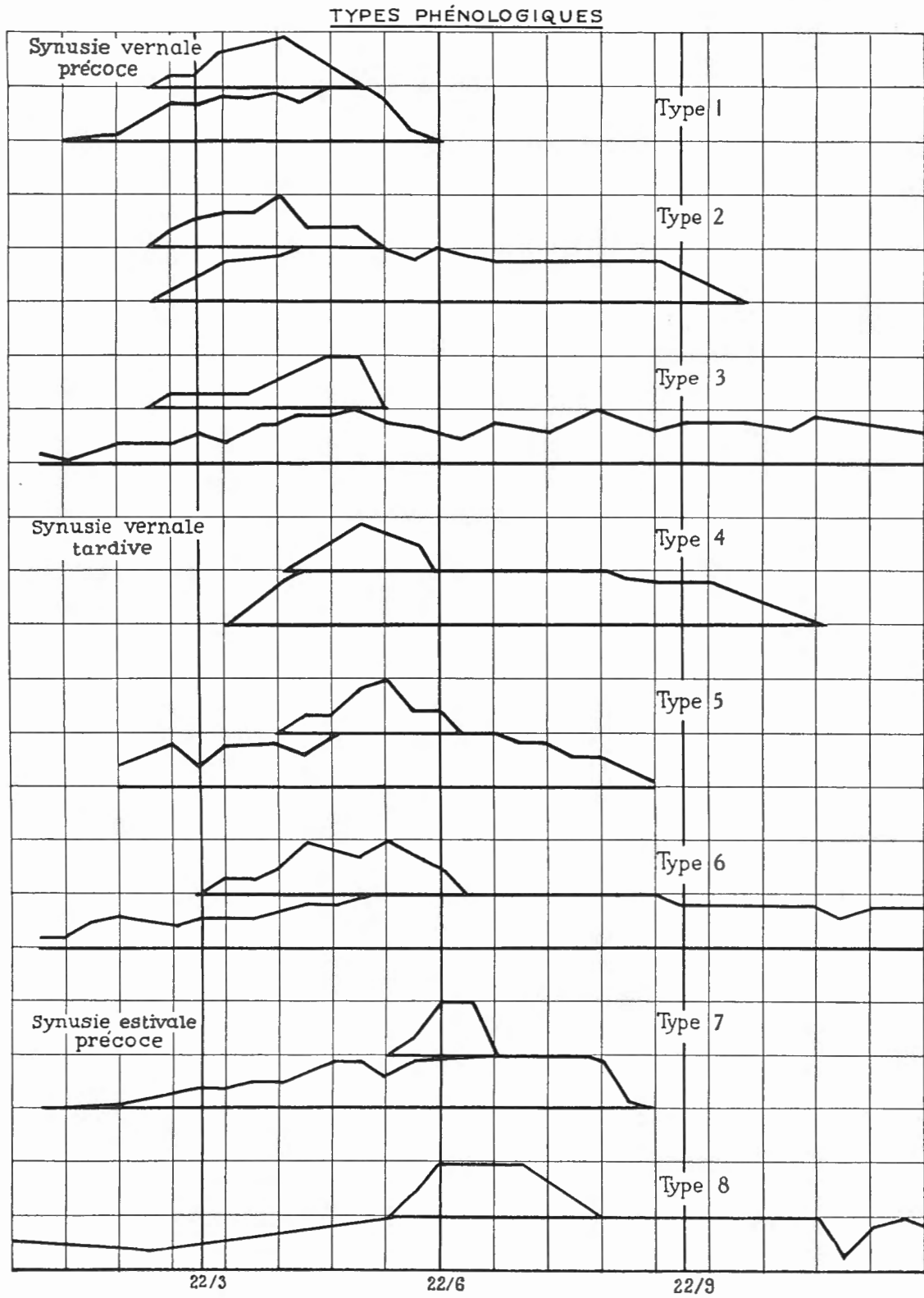


FIG. 18.

TYPES PHENOLOGIQUES.

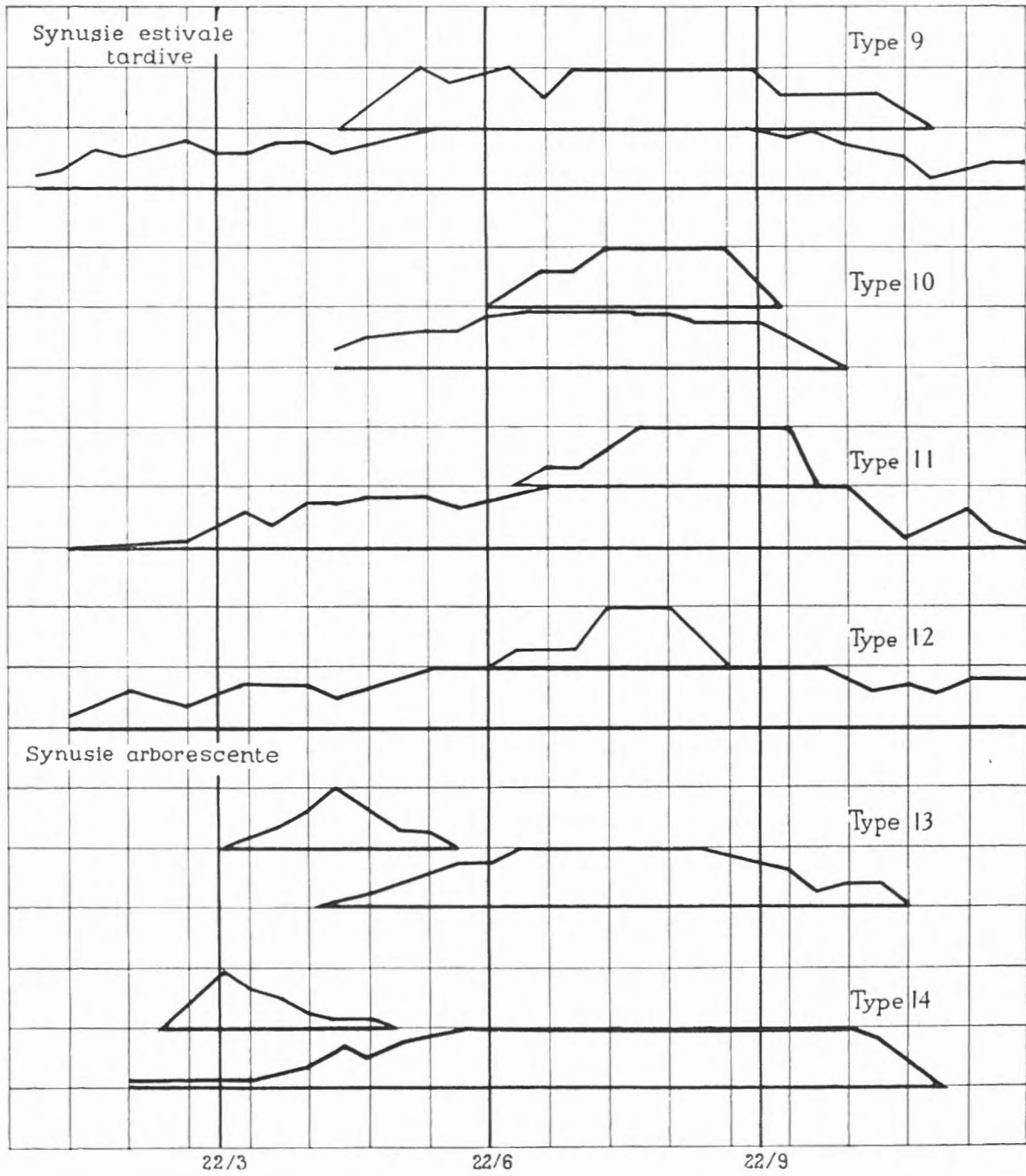


FIG. 18<sup>bis</sup>.