

RECHERCHES SUR L'ÉCOSYSTÈME FORÊT^(*)

BIOMASSE, PRODUCTIVITÉ ET CYCLE DES POLYÉLÉMENTS BIOGÈNES
DANS L'ÉCOSYSTÈME " CHÉNAIE CADUCIFOLIÉE ,,

ESSAI DE PHYTOGÉOCHIMIE FORESTIÈRE

1. INTRODUCTION ET DESCRIPTION DE L'ÉCOSYSTÈME ÉTUDIÉ.

1.1. Introduction.

Le cycle des éléments minéraux biogènes est un des principaux rouages qui assurent le fonctionnement des écosystèmes et la production par ceux-ci d'une certaine quantité de matières organiques diverses.

L'étude des cycles est dès lors devenue un sujet d'actualité en écologie de productivité, mais elle n'en est encore qu'à ses débuts, et nos connaissances du sujet sont encore fort limitées et sporadiques.

Un essai de synthèse des données sur le cycle des éléments minéraux dans les forêts tempérées caducifoliées a été tenté en 1964 par DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET.

Un même essai, mais portant plus spécialement sur des plantations équiennes (surtout de résineux), est dû à OVINGTON (1962). Les connaissances accumulées depuis un siècle par les forestiers allemands sur les Hêtraies et les plantations de résineux de leur pays ont été rassemblées d'une manière très élaborée et particulièrement intéressante par EHWALD (1957). REMEZOV (1963) a de même fait une synthèse des recherches réalisées récemment en U.R.S.S.

RODIN et BAZILEVICH (1967) ont fait un vaste tour d'horizon de ce que l'on sait du cycle dans tous les types d'écosystèmes de la biosphère, mais leur texte, traduit en anglais en 1968, a trop l'aspect d'un catalogue et est insuffisamment documenté.

Certains travaux réalisés aux U.S.A. et présentés à un symposium de l'« American Association for the Advancement of Science » (décembre 1967) ont été rassemblés dans une publication de l'Université du Maine, par H. E. YOUNG (1968).

Au Japon, diverses recherches sur le cycle des éléments minéraux dans divers types forestiers ont été publiées par les chercheurs de l'Université de Kyoto (TSUTSUMI *et al.*, 1968).

(*) Série E, Forêts de Haute-Belgique, communication n° 13. Programme du Centre d'Écologie Générale (Bruxelles) subventionné par le Fonds de la Recherche Fondamentale Collective.

Des parties du cycle ont été approfondies par CARLISLE et coll. (1966-1967) dans une Chênaie caducifoliée de Grande-Bretagne.

Bien d'autres recherches sur ce sujet d'actualité sont en cours, que nous ne pouvons citer ici faute de place.

En Belgique, le C.N.E.G. (Centre National d'Écologie Générale) a entrepris l'étude approfondie de trois écosystèmes forestiers qui, tous trois, appartiennent, dans une plus ou moins grande mesure, au groupe des Chênaies caducifoliées sur sol riche :

- 1° Chênaie-Frênaie à *Corylus* à Wavreille (bois de Wève),
- 2° Chênaie à *Carpinus* et *Corylus* à Ferage (bois des Priesses),
- 3° Chênaie mélangée sur plateau calcaire à Virelles (bois de Blaimont).

Cette étude fait suite à des recherches préliminaires de DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET (1962) sur le cycle des éléments biogènes K, Ca et N dans une Chênaie à *Betula* de 40 ans, établie sur sables diestiens très pauvres de la région bruxelloise (fig. 1).

DUVIGNEAUD, puis DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET, ont publié récemment (1968) les premiers résultats d'une étude d'ensemble sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème « Chênaie-Frênaie à *Corylus* — taillis sous futaie — sol limono-argileux riche pseudogleyisé » du bois de Wève (région de Rochefort-Wavreille).

Le présent travail concerne les mêmes problèmes dans un autre type d'écosystème forestier de Haute-Belgique choisi par le C.N.E.G. : la Chênaie mélangée calcicole, en pleine croissance, située sur le plateau calcaire de Virelles-Blaimont (Chimay) (GALOUX, 1953; TANGHE et FROMENT, 1967).

Cette forêt résulte de la reconversion, depuis 1936, d'un taillis à dominance de *Fagus sylvatica* ⁽¹⁾ et *Carpinus betulus* (avec en plus *Acer campestre*, *Prunus avium*, *Tilia platyphyllos*, *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus*, etc.) et dominé par un certain nombre d'arbres plus vieux, surtout *Quercus robur* et *Fagus sylvatica*, actuellement âgés de 70-75 ans environ. L'âge de la jeune futaie est d'environ 75 ans.

1.2. La Phytocénose.

La forêt de Virelles-Blaimont se situe dans l'association régionale des forêts de Famenne occidentale à *Quercus* et *Carpinus*, souvent mêlés, sur sols riches, de *Fagus*, *Acer*, *Tilia* et *Fraxinus*; on peut préciser davantage, en la situant dans une « sous-association régionale de la Calestienne occidentale », la Calestienne elle-même étant considérée comme la bande assez étroite de calcaires compacts (surtout dévoniens) séparant du Sud-Ouest vers le Nord-Ouest, la Famenne schisteuse de l'Ardenne; cette sous-association régionale serait dominée par *Fagus* et *Carpinus* avec *Quercus* très favorisé jusqu'à nos jours par l'action humaine.

La composition de la forêt étudiée varie, sur le plateau de Virelles-Blaimont, en fonction de la profondeur du sol. En effet, au cours de son histoire, la forêt a connu des périodes de défrichement et d'essartage, localisés aux parcelles les plus terreuses, lesquelles ont été plus ou moins profondément épierrées. Ceci donne aujourd'hui des alternances de sols squelettiques, rocheux, superficiels, à terre quasi saturée de Calcium, et de sols relativement profonds, terreux et plus ou moins lessivés, avec tous les intermédiaires.

⁽¹⁾ Les noms latins utilisés dans notre travail sont donnés d'après la flore de MULLENDERS et Coll.

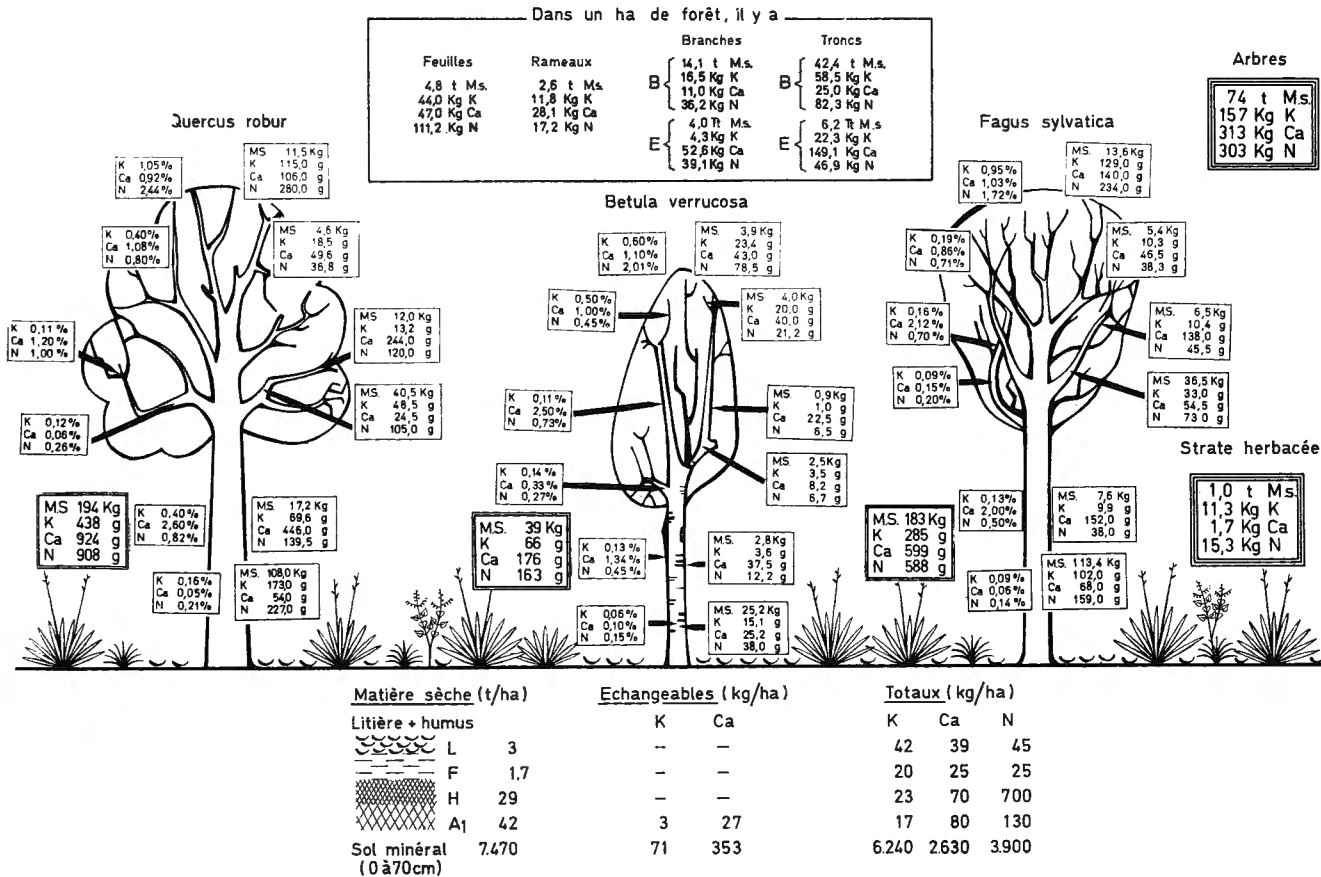


Fig. 1. — Chênaie à bouleaux (*Querceto-Betuletum*) oxylophyte, à Lembecq-lez-Hal (région de Bruxelles), en été 1955 (d'après DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET, 1962).

Distribution de la matière sèche (M.S.) et des éléments biogènes K, Ca, et N, en kg/ha, dans les principaux compartiments de l'écosystème (à l'exclusion du système racinaire).

Sol à moder-mor sur sable diestien très lessivé.

Strate arborescente de la phytocénose composée de :

- Quercus robur* (296 individus à l'ha, âge moyen 45 ans);
- Fagus sylvatica* (20 individus à l'ha, âge moyen 45 ans);
- Betula verrucosa* (302 individus à l'ha, âge moyen 17 ans).

Dans les cadres triples, quantités totales des éléments considérés dans la strate arborescente, estimées par la méthode des arbres moyens, et dans la strate herbacée.

Dans les cadres doubles, quantités totales des éléments considérés dans un individu moyen de chacune des espèces d'arbres.

Dans les cadres simples, teneurs et quantités totales dans les diverses parties de l'individu moyen :

- à gauche, et de haut en bas, teneurs (en % de la matière sèche) des feuilles, rameaux de 1-2 ans, écorce et bois des branches, écorce et bois du tronc;
- à droite, et de haut en bas, quantités totales de matière sèche et éléments considérés dans les mêmes organes.

Le C.N.E.G. a choisi cinq parcelles d'étude :

- I : sur sol superficiel très squelettique (dominance : *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*);
- II : sur sol relativement épierré (dominance *Quercus*, *Carpinus* et sous-bois arbustif de *Corylus*);
- III : sur sol superficiel rocheux (dominance *Fagus*);
- IV : sur sol superficiel rocheux (codominance *Quercus robur*, *Tilia platyphyllos*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer campestre*, *Prunus avium*);
- V : sur sol très épierré assez profond (dominance *Quercus* et *Carpinus*; action humaine marquée par abondance de *Betula* et dominance de *Rubus* dans la strate au sol.

La végétation correspondant à ces parcelles a fait l'objet d'une étude détaillée de TANGHE et FROMENT (1967) à laquelle nous renvoyons pour plus de détails.

Alors que dans les parcelles II à V se poursuit un programme minimum ⁽²⁾, un programme maximum ⁽²⁾ est réalisé dans la parcelle I, et c'est uniquement de cette parcelle et de l'écosystème qu'elle représente qu'il sera question dans cette étude.

En ce qui concerne la phytocénose, elle comporte une strate arborescente dense, une strate herbacée dense, une strate muscinale abondante; la strate arbustive, en pleine croissance, est clairsemée. Les épiphytes sont nombreux, mais peu importants (surtout Lichens crustacés; un peu de Mousses vers le bas des troncs rugueux).

Lorsqu'on le laisse faire, le Lierre (*Hedera helix*) envahit les arbres jusque dans leur cime, et il est des endroits où, pendant l'hiver, la forêt donne une illusion de sempervirence.

Dans la parcelle I, la strate arborescente des dominants en hauteur est formée de Chênes (*Quercus robur*, à population fort variable dans la forme et la dimension des feuilles, certains individus semblant même présenter, dans la découpe du limbe, des indices d'introggression

⁽²⁾ Le sous-comité P.T. (Productivité des Écosystèmes terrestres) du P.B.I. (Programme Biologique International) définit de la manière suivante les deux types de programme d'étude de l'écosystème :

1. Programme minimum (« restricted project »).

1. Structure dans l'espace et dans le temps.
2. Estimation raisonnablement complète de la productivité primaire.
3. Estimation de la chute de la litière et vitesse de disparition de celle-ci à la surface du sol.
4. Estimation des principaux consommateurs animaux, classés en fonction des niveaux trophiques.
5. Description des caractéristiques physiques de l'environnement : profil du sol, données climatiques importantes.
6. Autres facteurs affectant la production organique.

2. Programme maximum (« comprehensive project »).

Le but ultime d'un tel programme doit être une description en termes quantitatifs du flux d'énergie, de matière organique, d'eau et d'éléments minéraux nutritifs dans un écosystème donné.

En plus des données établies dans le programme minimum, le programme maximum doit inclure l'étude intensive, échelonnée sur plusieurs années de :

1. Production à deux niveaux trophiques au moins.
2. Chemins énergétiques.
3. Cycle des éléments biogènes.
4. Facteurs déterminant la production.

avec *Quercus pubescens*) et de Hêtres (*Fagus sylvatica*); leur hauteur moyenne est de 15 à 23 m; une seconde strate arborescente un peu plus basse (hauteur moyenne de 11 à 15 m), est formée de baliveaux de *Carpinus betulus*, qui assurent la dominance en surface (plus des 4/5 de la surface recouverts par la projection verticale de leurs cimes); ces baliveaux (beaucoup de *Fagus* sont aussi dans cet état), qui résultent de la reconversion d'un taillis ancien, sont mêlés d'un nombre assez important d'individus isolés d'*Acer campestre*. *Prunus avium* est très dispersé; les *Tilia* et *Fraxinus* sont localement absents.

L'image de cette forêt où se mêlent des arbres de tous âges, se rapproche de celle que l'on se fait d'une forêt naturelle jeune en pleine croissance, bien que de nombreux brins de *Fagus* et *Carpinus* soient en fait de vieux rejets de souche.

L'abondante régénération, et le grand nombre de jeunes arbres des diverses essences, font penser qu'il s'agirait d'une forêt mélangée dont le climat serait à dominance de *Fagus* et *Carpinus* : la régénération du Chêne est actuellement assez mauvaise.

Cette Hêtraie-Chênaie à Charmes formerait l'avant-garde, vers le Nord-Ouest, de la grande forêt calcicole collinaire à caractère médio-européen et subméditerranéen du Nord-Est de la France (*Querceto-Fagetum* calcicole, intermédiaire entre la Chênaie à Charmes des plaines et la Hêtraie montagnarde; RÜBNER et REINHOLD, 1953).

Pour plus de détails sur ces questions de phytogéographie et de phytosociologie des « Hêtraies-Charmaies » calcicoles de la Caestienne occidentale, nous renvoyons le lecteur aux travaux de J. DUVIGNEAUD (1961), THILL et ROISIN (1962), NOIRFALISE (1962), TANGHE et FROMENT (1967).

La strate arbustive (*Cornus sanguinea*, *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Crataegus oxyacanthoides*, *Rhamnus cathartica*, *Euonymus europaeus*) est clairsemée et rabougrie.

La lumière, abondante au sol pendant la période de végétation, permet le développement d'une strate herbacée dense où dominant *Hedera helix* et *Mercurialis perennis* accompagnés de *Viola reichenbachiana*, *Lamium galeobdolon*, *Carex digitata*, *Melica uniflora*, *Potentilla sterilis*, et que double par endroits une importante strate muscinale; les Bryophytes s'y répartissent entre diverses niches écologiques : terricoles (*Eurynchium striatum*, *Fissidens taxifolius*), lignicoles (*Brachythecium rubatulum*), pierricalcicoles (*Ctenidium molluscum*, *Thamnium alopecurum*); parmi les terricolés, *Thuidium tamariscifolium* et *Mnium undulatum* indiquent la fraîcheur.

Au printemps, une strate vernale d'*Anemone nemorosa*, *Scilla bifolia* et *Narcissus pseudonarcissus* se développe avant la foliaison des arbres; on observe en même temps la floraison de *Primula officinalis*, *Cardamine pratensis* et *Ranunculus auricomus*.

La phénologie de la phytocénose, sa variabilité suivant les années et son conditionnement climatologique ont été étudiés en détail, pour les années 1964, 1965 et 1966, par GALOUX, SCHNOCK et GRU LOIS (1967).

Voici par ailleurs un relevé phytosociologique complet de la parcelle forestière étudiée :

Strate arborescente :

<i>Quercus robur</i>	3.2
<i>Fagus sylvatica</i>	3.2
<i>Prunus avium</i>	1.2
<i>Carpinus betulus</i>	5.4
<i>Acer campestre</i>	1.1
<i>Tilia platyphyllos</i>	(+ .2)
<i>Fraxinus excelsior</i>	(+ .1)
<i>Hedera helix</i> (liane)	1.2

Groupe de la compacité fraîche (sol argileux) :

<i>Cardamine pratensis</i>	1.2
<i>Carex sylvatica</i>	1.2
<i>Carex glauca</i>	+ .2
<i>Ajuga reptans</i>	1.2
<i>Heracleum sphondylium</i>	1.1
<i>Rosa arvensis</i>	+ .2

Strate muscinale :

Groupe terricole du mull :

<i>Eurynchium striatum</i>	:	3.3
<i>Eurynchium cf. swartzii</i>	2.2
<i>Fissidens taxifolius</i>	1.2

Groupe lithocalciphyte :

<i>Ctenidium molluscum</i>	1.3
<i>Thamnum alopecurum</i>	2.3
<i>Homalia trichomanoides</i>	1.2

Groupe xylophyte :

<i>Isothecium myosuroides</i>	1.2
<i>Brachytecium rubatulum</i>	2.3

Groupe de la fraîcheur :

<i>Thuidium tamariscifolium</i>	2.2
<i>Mnium undulatum</i>	1.2
<i>Plagiochila asplenoides</i>	(1.2)

Groupe terricole du moder :

<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	1.2
-----------------------------------	--------	-----

1.3. Consommateurs et décomposeurs animaux.

Les Vertébrés de la forêt étudiée sont, d'après les observations faites par TAHON, relativement peu variés et peu abondants. Parmi les Rongeurs, le Mulot (*Apodemus sylvaticus*) et le Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) sont cependant bien représentés.

Sur les 30 espèces d'Oiseaux nichant dans la forêt, 6 espèces sont représentées par plus de 3 couples par 10 ha : le Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*), le Troglodyte (*Troglodytes troglodytes*), le Merle noir (*Turdus merula*), la Mésange charbonnière (*Parus palustris*) et le Gros-bec (*Coccothraustes coccothraustes*).

Le sous-bois forestier est peuplé d'une multitude d'Insectes ailés, dont 94 % sont des Diptères (environ 50 familles, 200 genres, 500 espèces); de juin à novembre 1965, plus de 33.000 insectes ailés furent récoltés dans 6 bacs, d'une surface totale de 0,375 m², 3 d'entre eux placés au niveau du sol, les 3 autres à 11 m de hauteur; c'est dans les cimes que les insectes ailés sont les plus abondants (GASPAR, KRZELJ, VERSTRAETEN et WOLF, 1968).

Pendant la période d'étude 1963-1968, il n'y a pas eu, contrairement à ce qui fut observé dans les autres forêts étudiées par le C.N.E.G., de notable invasion de chenilles; cependant, un certain nombre de chenilles s'attaquent chaque année aux jeunes feuilles de *Quercus* et *Corylus*; elles appartiennent principalement, selon VERSTRAETEN, aux espèces *Operophtera brumata* (Géométrides) et *Orthosia cruda* (Noctuelles). Ces populations de Lépidoptères sont contrôlées par de nombreuses espèces d'Hyménoptères (140 individus récoltés dans les 6 pièges précités en 1965).

TAHON estime qu'en juin 1966, il y avait, sur les *Corylus* et *Carpinus*, environ 200.10⁶ pucerons/ha (environ 20 kg).

Au sol, les Coléoptères sont peu abondants; GASPARD (1968) en a recensé, en 1965 et 1966, 18 espèces, parmi lesquelles 4 espèces ont des populations relativement denses : *Abax ater*, *Abax parallelus*, *Catops tristis* et *Carabus nemoralis*.

GALOUX (1953) a fait, en 1947-1949, l'inventaire de la pédofaune. Par m² il a trouvé :

Enchytréides	Nombreux (30.000 individus par m ² selon M ^{me} MOREAU, 1965; inédit).
Mollusques	36 individus.
Arachnides	113 individus.
Isopodes	54 individus.
Myriapodes	21 individus.
Collembolés	Très nombreux individus et nombreux genres (35.000 individus par m ² , selon M ^{me} MOREAU; inédit).
Acariens	(85.000 individus par m ² , selon M ^{me} MOREAU; inédit).
Psocoptères	23 individus.
Thysanoptères	34 individus.
Hémiptères	13 individus.

TABLEAU 1. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Estimation de la biomasse des Lombrics extraits de carrés de 1 m² de sol (sur une profondeur moyenne de 50 cm).

Carrés de 1 m ²	Nombre total d'individus	Poids frais g	Poids sec g
14 février 1968 :			
1 ^{er} carré	42	51,0	10,2
2 ^e carré	99	135,0	27,0
3 ^e carré	91	83,5	17,0
22 février 1968 :			
1 carré	117	127,3	26,0
Moyenne	87	99	20
4 octobre 1968 :			
1 ^{er} carré	143	124,0	17,9
2 ^e carré	119	84,3	11,4
3 ^e carré	114	111,2	14,9
4 ^e carré	163	143,0	24,0
Moyenne	135	115	17
Moyenne pour 1968	111	107	18,5

Les Lombrics sont les agents les plus actifs de la décomposition de la litière de feuilles mortes; de la mi-automne à l'été, ils entraînent dans leurs galeries des feuilles mortes enroulées les unes dans les autres en cornets verticaux, généralement choisies de la même espèce; on peut compter de 10 à 15 de ces cornets par m² de litière (observation TAHON).

Les Lombrics représentent la plus grande biomasse animale de l'écosystème considéré. L'un de nous (TIMPERMAN), utilisant le procédé classique d'extraction à la formaldéhyde, complété par fouille du sol, a obtenu, pour 1968, les résultats globaux suivants, dont les détails sont donnés au tableau 1 :

	Nombre ind./ha	Poids frais kg/ha	Poids sec kg/ha
14-22 février 1968	870.000	1.270	260
4 octobre 1968	1.350.000	1.150	170

Bien que leur importance comme décomposeurs de litière et consommateurs de racines soit grande, les Nématodes n'ont pu être comptés.

Les Thécamœbiens atteignent une densité de 300 individus par 10 gr de terre dans les 10 cm d'horizons supérieurs du sol (observations CHARDEZ).

1.4. Mycocénoses et microbiocénoses.

1.4.1. Bactéries et micromycètes.

En dehors d'une étude de REMACLE sur les bactéries cellulolytiques, on ne connaît pas grand-chose des populations microbiologiques du sol de la forêt de Virelles-Blaimont.

Nous disposons cependant de quelques observations réalisées par SANGLIER (inédit) en juillet 1965 dans le sol de même type d'une forêt fort semblable située dans le même territoire écologique de la Calestienne, à Belvaux (bois Niau); des comparaisons ont été faites avec d'autres types forestiers de la même région, sur sol non carbonaté; on peut déduire que, dans la forêt sur calcaire, la fixation de N par bactéries aérobies est faible, mais nette, alors que dans les autres forêts, elle est quasi nulle; par contre, la fixation de N par bactéries anaérobies n'a pu être mise en évidence, alors qu'elle existe (très faible) dans les autres écosystèmes forestiers.

Ceci confirme le fait bien connu que dans les écosystèmes forestiers caducifoliés de nos régions, pratiquement dépourvus de Légumineuses, la fixation biologique de N dans le sol est quasi inexistante, ce qui confère une marque spéciale au cycle de l'azote.

Les bactéries cellulolytiques, amylolytiques, ammonifiantes et protéolytiques sont abondantes. Par contre, le nombre de nitrifiants paraît assez faible, quoique plus élevé que dans les autres types forestiers.

Les dénitrifiants sont peu nombreux (sol calcaire).

SANGLIER a compté 70.000 germes de micromycètes (*Mucor*, *Penicillum*, etc.) à l'hectare, ce qui est un chiffre beaucoup plus faible que dans les autres écosystèmes forestiers de la région et s'explique bien par le pH élevé défavorable aux Champignons.

FROMENT et MOMMAERTS-BILLET (1969) ont étudié la marche de la cellulolyse, de la ligninolyse, de la formation de N ammoniacal et nitrique au cours de l'année, et d'une manière générale de la respiration du sol; cette dernière est maximale à la fin du mois de mars, en même temps que se développent les activités cellulolytiques et ligninolytiques, qui deviennent maximales en juin-juillet, avec décomposition rapide de la litière de *Quercus* et *Fagus*.

En 1966, REMACLE a étudié comparativement la microflore amylolytique des sols de la Chênaie et de la Hêtraie du bois de Blaimont.

1. Par des incubations à différentes températures, l'auteur montre que la population de germes amylolytiques thermophiles (38° et 50°) est la plus dense en mai tandis que la flore

mésophile se développe surtout en avril dans la Chênaie (jusqu'à 770.000 germes/gr terre sèche) et en mai dans la Hêtraie; la flore psychrophile (4° et 10°) est maximale en avril.

2. Les taux d'accroissement des populations microbiennes sont en général moins élevés pour la flore totale que pour les germes amylolytiques. Ils sont plus importants dans la rhizosphère que dans le sol témoin.

3. La température optimale de croissance des bactéries les plus nombreuses est plus élevée que la température maximale du sol.

4. La microflore amylolytique est riche en genres aux basses températures, mais se compose exclusivement de *Bacillus* à 50°.

5. La Chênaie, à C/N plus bas que la Hêtraie, contient le plus grand nombre de germes thermophiles. Les racines de lierre favorisent la flore mésophile dans la Chênaie et la flore thermophile dans la Hêtraie.

1.4.2. Macromycètes ⁽³⁾.

Certains Champignons parasites se développent sur le bois vivant (stade 1).

Un grand nombre de Champignons sont saprophytes et poussent sur le bois mort, les souches, les branches et les rameaux tombés au sol.

En automne, le bois mort cassant (stade 2) est couvert de diverses espèces d'*Hypoxylon*. Les Polyporacées les plus fréquentes à ce stade et qui ne colonisent que les bois morts encore debout sont *Trametes rubescens* et *Coriolus versicolor*; ces premiers colonisateurs ne poursuivent pas leur attaque; on peut dès lors penser qu'ils ne sont actifs que dans la cellulolyse; ils s'accompagnent, à la fin de l'hiver, de *Tremella mesenterica* et *Excidia recisa*. *Bulgaria inquinans* se rencontre parfois sur des troncs de Chênes abattus.

Dans le stade suivant (stade 3) de la décomposition du bois, celui-ci devient cassant et quelque peu friable; il se décorce. Un grand nombre de Champignons colonisent à la fois les stades 2 et 3. Les branches tombées au sol sont envahies de *Stereum*, *Corticium*, et *Poria* divers. Leurs écorces portent souvent des Ascomycètes : *Diatrype*. Les rameaux morts de Hêtre sont couverts, en automne, de *Marasmius ramealis* et de *M. rotula*. Les souches sont souvent envahies par des Agaricales : *Hypholoma fasciculare*, *H. sublateritium*, parfois *Armillariella mellea* ou *Pholiota mutabilis*. *Xylaria hypoxylon* (Ascom.) est très commun en automne, aussi bien sur les souches que sur les branches tombées.

L'ensemble des Champignons des stades 2 et 3 sont des cellulolytiques puissants, des lignolytiques faibles.

Au stade 3 apparaissent d'incontestables lignolytiques, appartenant aux Polyporacées (*Fomes*, *Polyporus*, *Polyporellus*) et aux Collybiées (*Collybia*, *Lentinellus*).

Lorsque le bois est devenu très friable et totalement décorcé (stade 4), il est envahi par divers Myxomycètes et Ascomycètes éphémères. Le bois s'incorpore petit à petit à l'horizon humifère et les dernières attaques sont l'œuvre de Champignons humicoles.

Les feuilles mortes sont, dès leur chute à l'automne, envahies de « points noirs » qui sont les fructifications de Pyrénomycètes divers; *Mycosphaerella* est le plus commun et se trouve sur toutes espèces de feuilles; *Gnomonia* est fréquent sur le Tilleul et le Coudrier; *Venturia* se rencontre exclusivement sur le Frêne. Ces saprophytes persistent sur les feuilles mortes jusqu'à la disparition de celles-ci.

⁽³⁾ Paragraphe rédigé avec l'aide de F. MOMMAERTS-BILLET.

Sur le sol humifère de la forêt se développent de nombreux Basidiomycètes, dont beaucoup sont mycorrhizés avec les arbres.

Les Russulacées sont assez bien représentées à la fin de l'été (août-septembre) par diverses espèces de Russules (surtout *R. ochroleuca*) et de Lactaires (surtout *L. pallidus* et *L. subdulcis*). Le 4 octobre 1967, 69 carpophores de *L. pallidus* ont été récoltés sur une superficie de 15 m², ce qui représentait une biomasse de 124 kg/ha.

Les Agaricacées ont leur optimum de développement en septembre-octobre; ce sont, entre autres, diverses espèces de Tricholomes (*Tricholoma album*, *T. ustale*, *T. terreum*, *T. sulfureum*), de Clitocybes (*Clitocybe infundibuliformis*, *C. candicans*), de Cortinaires (*Cortinarius nanceiensis*, *C. alboviolaceus*, *C. cephalixus*, *C. multiformis*), d'Inocybes (*Inocybe maculata*, *I. geophila*). *Hebeloma sinapizans* est abondant dans toute la station. Dans la tribu des Collybiées, outre quelques Mycènes, Marasmes et Collybies, *Lyophyllum aggregatum* est remarquable par son abondance de carpophores en demi-cercles parfois très étendus (3,5 m de diamètre).

Les Hygrophoracées sont représentées par *Hygrophorus eburneus*, champignon de taille réduite mais extrêmement abondant en septembre-octobre.

L'Hydne (*Hydnum repandum*) et diverses Clavares (*Clavaria pistillaris*, *C. cinerea*) sont très communes dans la Chênaie, en automne.

Au voisinage de la surface du sol, les racines des arbres sont pour la plupart mycorrhizées. Celles du Hêtre semblent l'être davantage que celles du Chêne ou du Charme.

Les mycorrhizes se distinguent aisément à l'œil nu. Elles affectent les jeunes radicelles de l'année et leur confèrent souvent une ramification pyramidale typique rappelant celle d'un conifère.

Les mycorrhizes qui présentent cette ramification typique sont de couleur brun clair. D'autres n'ayant pas cet aspect caractéristique sont grises.

Les différentes couleurs de ces mycorrhizes seraient dues au mycélium de l'espèce de champignon qui les provoque; elles ne sont nullement en relation avec la nature de la racine.

1.5. Le climatope.

Les principales données du climatope sont les suivantes :

Rayonnement global : environ 117% des valeurs d'Uccle, soit 117% de 85.083 g cal/cm²/année.

Durée quotidienne de la lumière (correspond à 50° lat. N.) :

8 h 40 le 20 janvier,
14 h 00 le 20 avril,
16 h 23 le 20 juillet,
14 h 10 le 20 août,
8 h 10 le 20 décembre.

Température moyenne (d'après PONCELET et MARTIN, 1947) :

Mois.												
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	An.
1,5°	1,5°	4,5°	7,0°	12,0°	15,0°	16,5°	16,0°	13,5°	9,0°	4,0°	2,0°	8,5°

La longueur moyenne annuelle de la période de végétation est exprimée par le nombre de jours où la température moyenne est égale ou supérieure à 10 °C; calculée, pour la période

1901-1930, elle est d'environ 155 j/an, ce qui a été confirmé pour des années plus récentes (SCHNOCK, 1965).

Précipitations : En moyenne 1.000 mm/an, dont 450 mm en période de végétation. Les précipitations sont donc régulièrement réparties et accusent une tendance vers un maximum hivernal indiquant une tonalité légèrement atlantique du climat.

En ce qui concerne le minimum et le maximum, le C.N.E.G. a mesuré 714,4 mm en 1964, 1.200,8 mm en 1965 et 1.203,0 mm en 1966. Ces trois années sont près de représenter des climats extrêmes.

Comme autres données intéressantes, notons qu'il y a 95 jours de gel, 18 jours de neige et 23 jours de brouillard.

Une station clôturée et munie d'installations éoclimatologiques très complexes, dont une tour métallique, permettant des observations et récoltes au-dessus de la forêt, et à divers niveaux de celle-ci (GALOUX, SCHNOCK et GRULOS, 1967) a conduit à des observations déjà fort nombreuses sur le bilan d'énergie : rayonnement global sous le couvert en phase défeuillée (GRULOS et SCHNOCK, 1967), variation annuelle du coefficient d'albédo des surfaces supérieures du peuplement (GRULOS, 1968), échanges radiatifs et convectifs en phase vernale (GALOUX et GRULOS, 1968); sur le flux thermique et la distribution annuelle de la température dans le sol et dans l'atmosphère de la phytocénose (SCHNOCK, 1967); sur la comparaison du thermisme de l'habitat dans la forêt et à l'air libre dans une prairie permanente (SCHNOCK, 1967).

Les diverses données éoclimatologiques ont commencé à être mises en rapport avec certaines particularités biologiques : la variabilité phénologique (structure de la phytocénose dans l'espace) a été suivie et comparée pendant plusieurs années (GALOUX, SCHNOCK et GRULOS, 1967); le degré de pénétration et d'extinction du rayonnement global au travers du couvert, et l'action du phénomène sur le tropisme et autres paramètres foliaires (hydratation, développement de surface, degré de succulence, degré de sclérophylle) ont été étudiés de façon comparative sur *Fagus* et *Quercus* (GRULOS, 1967).

1.6. L'édaphotope.

La forêt est enracinée dans un sol superficiel rendzinoïde, très pierreux, formé à partir d'une argile de décalcification comblant les interstices d'une roche calcaire (calcaire Frasnien) (fig. 7).

L'horizon A₁, de 20 à 30 cm d'épaisseur, noirâtre, est riche en matière organique ($\pm 13\%$) et se rapproche du mull calcique (C/N = 12,5; pH = 7,5).

Il contient l'immense majorité des racines d'arbres et d'herbes de la phytocénose, qui forment ainsi une sorte de carpepe à la surface du sol.

Il passe, au-delà de 30 cm à un horizon A/(C) de roche-mère en décomposition, complexe, puisqu'il comporte environ 91 % de blocs calcaires et 8 % d'argile brun orangé de décalcification de ces blocs; quelques % des racines d'arbres y sont localisées.

La composition granulométrique de la terre fine (séchée à l'air) de l'horizon A₁ est la suivante :

A ₁	Argile	Limon fin	Limon grossier	Sable fin	Sable grossier	CaCO ₃	Matière org.	Hydr.
à 5 cm	37,0	18,5	17,5	0,4	1,2	7,0	13,7	4,7
à 20 cm	38,0	21,5	17,0	0,4	0,2	5,5	12,6	4,8

Cette terre fine est très structurée en grumeaux stables; un brassage très important est assuré par une population importante de Lombrics (voir § 1.3).

Quelques propriétés chimiques importantes du sol (pH, bases échangeables, etc.) sont données ci-dessous :

	Echangeables (meq/100 g)			Totaux (%)				
	Ca	Mg	K	Ca	Mg	K	N	P
A ₁ à 10 cm	50 ⁽⁴⁾	1,51	0,35	2,80	0,56	0,94	0,53	0,067
A/(C) à 40 cm	50 ⁽⁴⁾	0,40	0,25	16,0	0,40	2,90	0,15	0,068

La capacité maximale d'échange est de ± 37 meq/100 g sol sec.

Les quantités à l'hectare des principaux éléments biogènes contenus dans la terre fine de ce sol sont données ci-dessous. On notera l'abondance de Ca.

Horizon	Tonnes sol/ha	Echangeables (kg/ha)			Totaux (t/ha)				
		K	Ca	Mg	K	Ca	Mg	N	P
A ₁	640	87	6.400	116	6,0	18	3,58	3,40	0,43
A/C	720	70	7.200	35	20,8	115	2,88	1,08	0,49
	1.360	157	13.600	151	26,8	133	6,46	4,48	0,92

On trouvera une étude pédologique plus détaillée du site de Virelles-Blaimont dans FROMENT et TANGHE (1967).

1.7. Parcelle étudiée, inventaire des arbres, surface terrière, index foliaire.

Une parcelle d'étude de 43,6 a a été sélectionnée et réservée; un inventaire complet de sa végétation, ramenée à l'hectare, a été établi. La surface terrière arborescente s'élevait en 1965 à 21,21 m² par hectare; pour l'année 1967, l'index foliaire de cette même strate s'élevait à 6,77 m² par hectare.

Voici le détail de ces valeurs, pour les principales essences :

Espèces	Nombre ind./ha	Surface terrière à 1,3 m (arbres)	Index foliaire (simple face fraîche)
<i>Quercus robur</i>	195	8,03 m ²	1,39
<i>Fagus sylvatica</i>	87	4,80 m ²	2,15
<i>Carpinus betulus</i>	1.135	7,65 m ²	3,05
<i>Acer campestre</i>	69	0,73 m ²	0,18
Total	1.486	21,21 m ²	6,77

Ces arbres peuvent être classés en classes d'âge ou de diamètre; pour ce dernier point, voir chapitre 2.

La parcelle choisie et décrite dans le présent travail comporte donc essentiellement des Chênes, des Charmes et des Hêtres. D'autres parcelles (voir § 1.2), dont certaines sont riches en *Fraxinus* et *Tilia*, sont étudiées parallèlement et feront l'objet d'une autre publication.

(⁴) Ca échangeable et Ca actif extractible par l'acétate d'NH₄, à pH7.

1.8. Buts poursuivis.

La présente étude a pour but de fixer les grandes lignes de la productivité et du cycle des éléments biogènes dans le type forestier considéré. Dans l'état actuel de nos recherches, nous avons dû reconstituer ce cycle avec des morceaux quelque peu disparates : inventaire réalisé en hiver 1965, biomasses des arbres abattus mesurées en hiver 1966; productivité annuelle des organes ligneux mesurée comme la moyenne des productivités de 10 années (1956-1966); litière tombée soit en 1967, soit en 1968, pluie récoltée en 1967; strate herbacée récoltée en 1966 et 1967; etc.

Dans des études ultérieures, il nous sera possible de comparer entre eux les cycles établis plus précisément pour chaque année, entre 1965 et 1970.

Un point encore très faible des études récentes sur l'écosystème forêt est la productivité des racines; productivité des racines d'arbres et éléments minéraux contenus dans celles-ci sont aussi le principal point faible de la présente étude. Les parties aériennes de la phytocénose, qui représentent certainement les trois quarts de la biomasse totale, ont été étudiées avec beaucoup plus de précision (entre 10 et 20 %).

Nous n'avons étudié que les cycles des polyéléments biogènes K, Ca, Mg, N, P et S. Nous espérons plus tard, tout le matériel d'analyse ayant été conservé, établir aussi les cycles des oligoéléments nécessaires à la vie des plantes de la phytocénose. Il s'agit de cycles encore très peu étudiés et très mal connus. En ce qui concerne les forêts belges, on trouvera des données partielles du cycle de Mn et Cu dans DENAEYER-DE SMET, 1958 et 1962 (fig. 2) et DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET, 1968, du cycle de Cu, Zn et Mo dans DELECOUR, 1968. Voir aussi l'important travail de SAROSIEK et WACHOWSKA, 1960 sur des Hêtraies polonaises.

D'une manière générale, il est nécessaire d'insister ici sur le fait que la présente étude est très imparfaite et qu'elle n'est qu'un préliminaire à des recherches plus approfondies basées sur des méthodes et techniques plus précises.

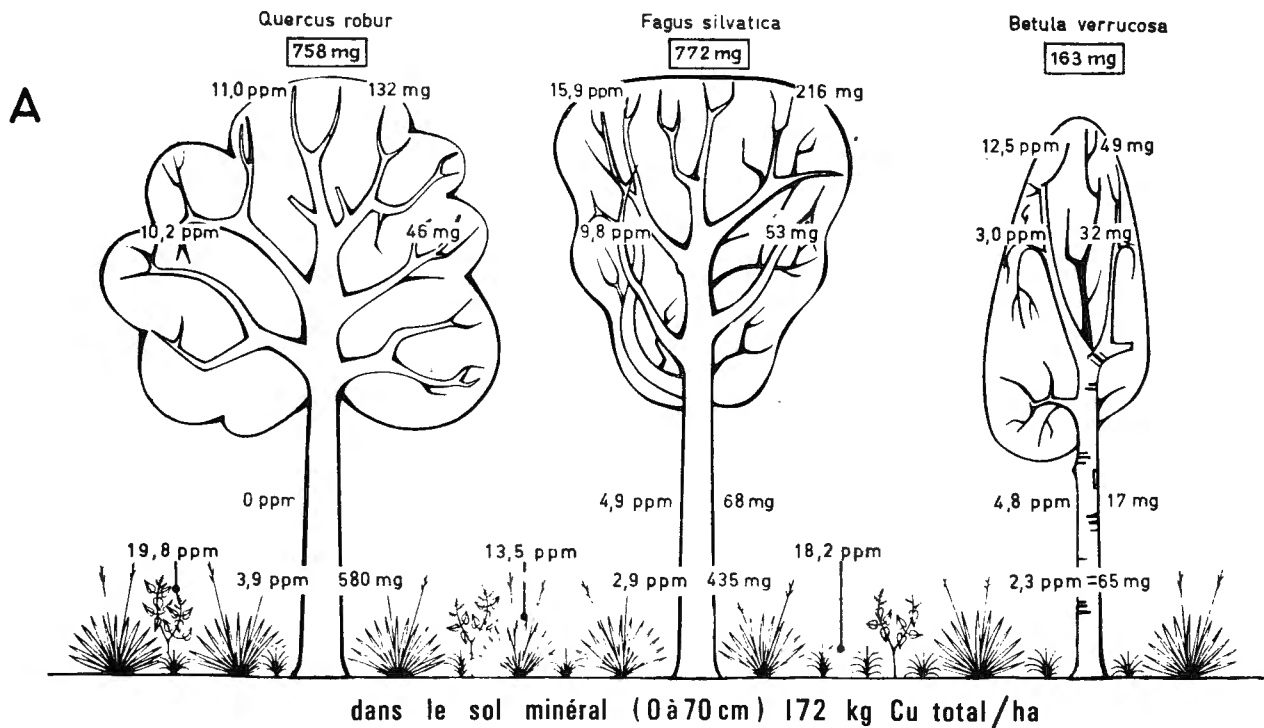
Mais dans un domaine de la science qui paraît promis à un très grand développement, puisqu'il s'agit de la productivité de la biosphère et de son avenir, il nous fallait démarrer, quitte à tâtonner pendant une période plus ou moins longue; pour n'être à l'abri d'aucune difficulté, nous avons choisi l'écosystème le plus compliqué qui se puisse trouver dans nos régions : la forêt mélangée caducifoliée pluristrate. Après 4 ans de recherches préliminaires, par une équipe d'une dizaine de chercheurs et techniciens de terrain et de laboratoire⁽⁵⁾, nous voyons beaucoup plus clair dans les problèmes et les techniques, d'autant plus que des programmes similaires au nôtre se sont développés parallèlement dans divers autres pays (France, Grande-Bretagne, Allemagne, Tchécoslovaquie, Pologne, U.R.S.S., Japon, etc.) chapeautés à des degrés divers par le P.B.I. (Programme Biologique International), d'autant plus aussi que la communication internationale des méthodes et résultats s'organise.

Il nous a donc paru indispensable de faire le point, afin de repartir ensuite d'un meilleur pied. Nous publions des chiffres, beaucoup de chiffres même ! Ils ne représentent cependant qu'une très petite partie de tous ceux que nous avons dû établir ou manipuler; ils ne représentent qu'une petite partie de ceux que nous aurions dû établir; l'analyse statistique, l'analyse des systèmes, l'utilisation des ordinateurs électroniques imprègnent de plus en plus les recherches écologiques.

Nous nous excusons auprès du lecteur d'éventuelles insuffisances analytiques; chacun sait, par exemple, la difficulté de doser le magnésium par des méthodes conventionnelles, et la

(5) Techniciens de terrain : SIMON, G., MONIQUET, J. C. Techniciens de laboratoire : BLONDIAU, J., FABRY, J., FOX, A. Dessinateur : I. GOEDHUIS.

Arbres 290 g Cu/ha
 Strate herbacée 15 g Cu/ha



Arbres 14.000 g Mn/ha
 Strate herbacée 387 g Mn/ha

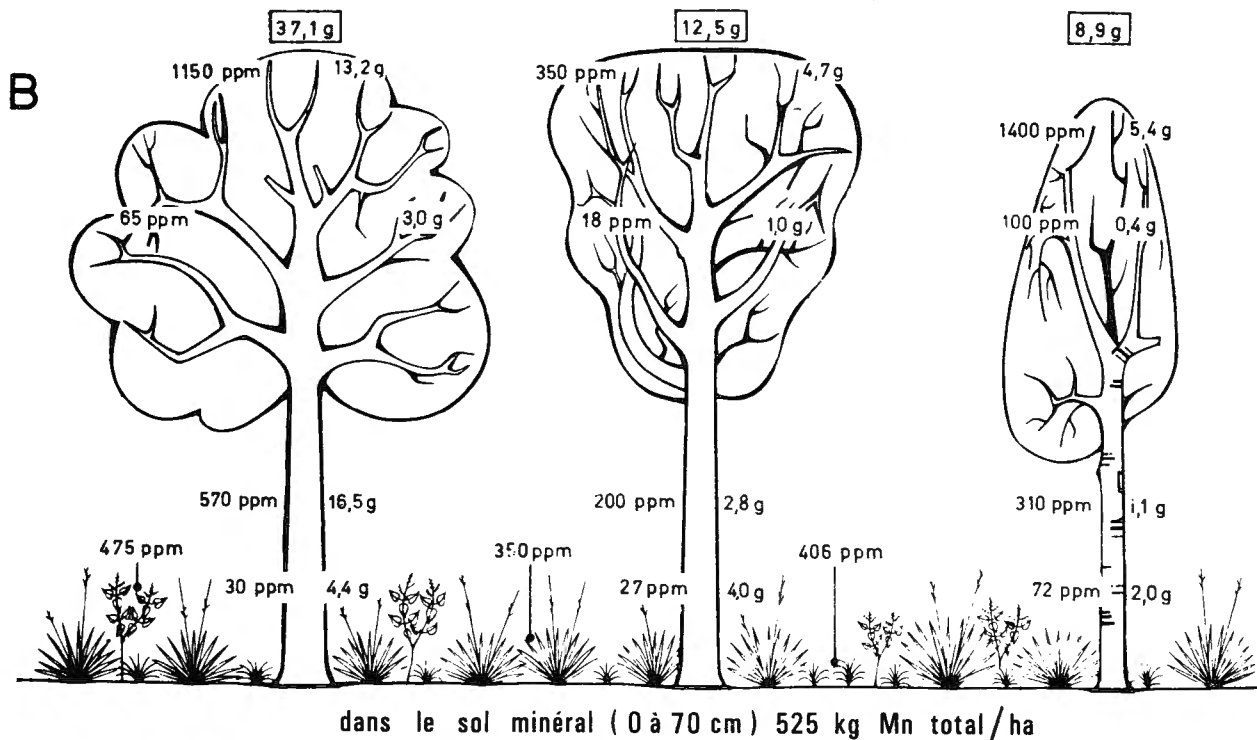


FIG. 2. — Chênaie à bouleaux (*Querceto-Betuletum*) oxylophyte, à Lembecq-lez-Hal (région de Bruxelles), en été 1955.

Bisect de distribution du Cuivre (A) et du Manganèse (B) dans la phytocénose (d'après DENAEYER-DE SMET, 1958 et 1962).

En ppm : teneurs en Cu et Mn de la matière sèche des feuilles, rameaux de 1-2 ans, écorce et bois de tronc d'un Chêne moyen (*Quercus robur*, 45 ans), d'un Hêtre moyen (*Fagus sylvatica*, 45 ans) et d'un Bouleau moyen (*Betula verrucosa*, 17 ans) et des organes végétatifs des principales espèces de la strate au sol : *Molinia coerulea* (M.c.), *Deschampsia flexuosa* (D.f.) et *Teucrium scorodonia* (T.s.).

En g ou mg : quantités totales de Cu et Mn dans les mêmes organes des mêmes espèces.

Cadre simple : quantités totales dans un individu moyen.

Quantités totales à l'hectare : obtenues pour les arbres en multipliant la quantité totale d'éléments contenus dans un individu moyen, par le nombre d'individus de chaque espèce d'arbre à l'hectare; obtenues pour les herbes, à partir de la biomasse au m².

démoralisation qui s'empare de l'opérateur, quand il sait que le même dosage se ferait avec rapidité et précision s'il pouvait disposer (ce qui ne fut pas notre cas) de la technique dite de l'absorption atomique.

Il faut dire que la partie la plus importante de notre travail de laboratoire s'est cristallisée autour d'un photomètre à flamme Eppendorf, qui a fonctionné sans interruption, et sans jamais nous trahir, pendant plus de 5 ans; nous lui vouons une profonde reconnaissance.

2. CLASSES D'ARBRES.

(Fig. 3.)

Les calculs à l'hectare, tant des biomasses que des productivités, sont basés sur les classes d'arbres établies d'après un inventaire réalisé en 1965 et représenté à la figure 3. Les arbres sont classés selon leur circonférence à 1,3 m, de 10 en 10 cm.

Le nombre d'arbres à l'hectare (d'une circonférence supérieure à 10 cm) s'élevait à 1.500 dont 87 *Fagus*, 195 *Quercus*, 1.135 *Carpinus*, 69 *Acer* et 14 *Prunus avium*.

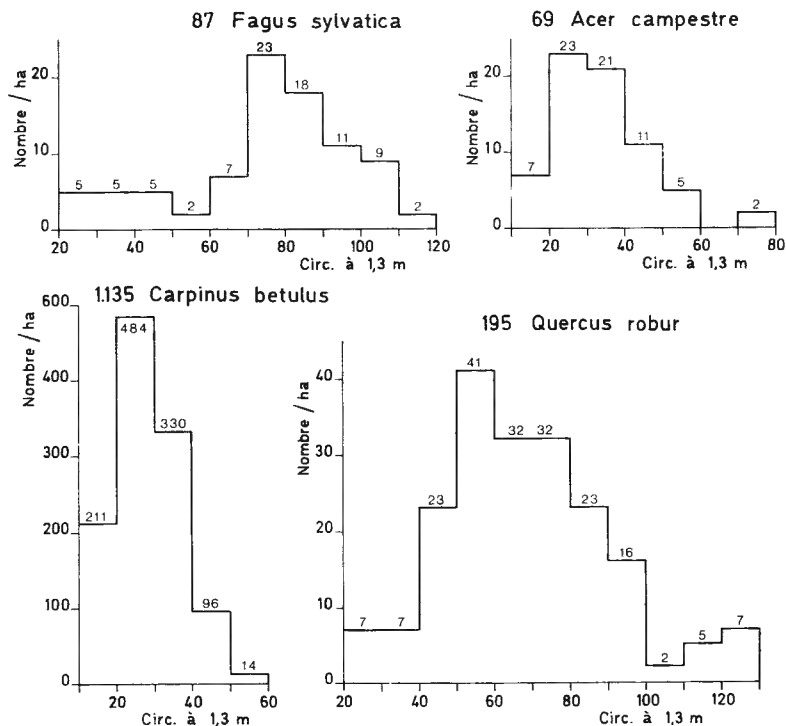


FIG. 3. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Histogrammes de fréquence des espèces dominantes :
nombre d'individus par classe de circonférence à 1,3 m et par hectare;
les classes sont choisies de 10 en 10 cm, à partir d'une circonférence
de 10 cm.

3. BIOMASSES.

(Fig. 4.)

3.1. Biomasse des arbres.

3.1.1. Organes ligneux aériens.

46 individus, appartenant aux trois espèces principales et aux diverses classes de diamètre, ont été abattus, pendant l'hiver 1966 (février), autour de la parcelle réservée. Pour chaque arbre abattu, on a mesuré, en plus de la hauteur du tronc et de la hauteur totale (tabl. 2), la

TABLEAU 2. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Mesures effectuées sur des arbres échantillons en vue d'établir les relations
permettant d'évaluer la biomasse de la forêt.

N°	Circ. 1,3 m (m)	Age (ans)	Hauteur		Volume troncs (dm ³)	Poids sec (kg)			Surface terrière à 1,3 m (dm ²)
			Totale (m)	Tronc (m)		Total	Fût	Houppier	
Quercus robur.									
50	0,300	43	9,70	7,90	45,4	27,6	22,0	5,6	0,72
31	0,570	70	15,30	11,50	215,9	121,6	103,3	18,3	2,6
48	0,570	65	16,50	13,20	211,8	123,4	105,0	18,4	2,6
2	0,705	—	14,30	10,10	276,1	197,2	146,0	51,2	4,0
46	0,740	71	13,50	8,30	315,7	235,5	157,0	78,5	4,4
49	0,830	69	14,00	7,60	390,1	292,8	195,0	97,8	5,5
25	0,845	70	16,60	9,45	408,1	365,2	242,5	122,7	5,7
23	0,855	74	13,60	5,30	280,2	268,7	144,1	124,6	5,8
3	0,900	72	15,80	8,60	491,0	447,8	273,3	174,5	6,4
47	0,920	74	13,50	9,43	531,5	379,2	265,0	114,2	6,7
32	0,960	68	13,30	4,50	362,7	449,7	181,5	268,2	7,3
12	0,010	—	16,35	7,10	501,0	541,5	262,0	279,5	8,1
8	1,065	72	14,55	10,70	667,1	463,6	317,0	146,6	9,0
14	1,520	89	19,20	10,20	1.502,1	1.156,0	744,0	412,0	18,4
Fagus sylvatica.									
59	0,240	30	9,00	5,70	20,8	14,1	4,1	10,0	0,46
22	0,570	62	14,20	9,38	164,3	137,3	38,7	98,6	2,6
4	0,625	61	20,00	11,80	287,3	215,0	52,5	162,5	3,1
57	0,660	—	15,73	9,60	272,0	215,1	52,1	163,0	3,5
24	0,695	67	17,00	11,70	281,9	214,2	50,2	164,0	3,8
56	0,700	69	16,55	11,33	330,6	257,9	62,9	195,0	3,9
19	0,725	81-91	16,50	5,20	236,0	296,2	179,2	117,0	4,2
58	0,760	62	16,70	9,90	298,8	316,6	138,6	178,0	4,6
5	0,810	75	19,10	11,00	444,4	372,1	115,4	256,7	5,2
1	0,900	64	16,70	10,00	474,4	483,6	206,6	277,0	6,4
7	1,000	67	17,00	7,70	527,5	593,5	311,5	282,0	8,0
13	1,365	69	23,80	14,05	1.404,0	1.320,0	460,0	860,0	14,8
17	2,010	85	23,80	15,20	2.950,0	2.803,0	1.198,0	1.605,0	32,2
Carpinus betulus.									
35	0,147	—	9,30	6,45	8,86	4,86	1,06	5,92	0,172
34	0,180	33	9,17	7,02	15,20	7,36	1,49	8,85	0,258
27	0,235	53	11,25	7,10	25,40	14,7	5,4	20,1	0,44
28	0,270	46	12,70	7,20	35,65	20,6	12,5	33,1	0,58
20	0,315	48	13,90	11,10	60,4	34,4	7,7	42,1	0,79
21	0,320	45	12,60	6,65	49,7	27,3	17,7	45,0	0,81
29	0,355	54	13,60	8,70	69,9	36,6	11,8	48,4	1,00
4	0,355	50	13,38	9,05	63,3	42,2	13,1	55,3	1,00
3	0,400	48	14,00	5,85	72,3	37,6	38,4	76,0	1,27
9	0,450	51	11,00	6,90	80,3	49,4	30,9	80,3	1,61
30	0,475	48	12,30	6,90	127,7	48,4	27,0	75,4	1,79
10	0,500	52	13,30	7,55	124,1	67,8	38,0	106,7	1,98
26	0,505	53	13,50	9,40	137,2	78,6	35,9	114,5	2,03
11	0,525	43	12,90	8,10	147,6	70,4	53,0	123,4	2,19
2	0,570	52	15,80	10,18	188,3	100,9	47,0	147,9	2,58
18	0,700	70	14,25	8,30	257,9	125,0	97,3	222,3	3,90
5 (*)	0,385	67	13,10	8,95	44,9	24,6	5,57	30,17	1,18

(*) Anormal.

circonférence du tronc à 1,3 m, à mi-hauteur et au sommet; on a considéré comme sommet du tronc le niveau où le diamètre est égal à celui de la plus grosse branche. L'âge de chaque arbre a été établi en comptant les cernes de la base du tronc.

Les troncs ont été débités en billots d'environ 2 m de long et pesés frais sur le terrain; des échantillons ramenés au laboratoire ont permis de mesurer, après écorçage, les poids secs et le pour-cent des trois tissus : écorce, bois blanc, bois de cœur; des rondelles ont été prélevées à différents niveaux pour mesurer la productivité à partir des cernes d'accroissement.

Les houppiers ont été débités et pesés par catégorie de diamètre de branches (0-1 cm, 1-3, 3-5, 5-7 = bois fin; 7-10, 10-15, 15-20, 20-25 = gros bois); comme pour les troncs, des échantillons ramenés au laboratoire ont permis d'établir le poids sec, le pour-cent d'écorce et de bois et la productivité de chaque catégorie. Pour chaque arbre étudié, on a pu ainsi établir le pour-cent des diverses catégories de tronçons de branches formant son houppier.

TABLEAU 3. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Pourcentage moyen d'écorce, par catégorie de branches, dans les houppiers de
Quercus robur, *Fagus sylvatica* et *Carpinus betulus*.

Catégorie, diamètre (cm)	<i>Quercus</i>	<i>Fagus</i>	<i>Carpinus</i>
1-3	37	23	25
3-5	31	16	20
5-7	26	13	17
7-10	14	11	15
10-15	21	9	19
15-20	17	9	—
20-25	18	10	—

Le poids des échantillons prélevés était de 3-5 kg par catégorie et par arbre; cependant, la catégorie 0-1 cm de diamètre (rameaux) a été échantillonnée sous forme de fagots de 6 à 8 kg. Il est en effet nécessaire de connaître la production annuelle de rameaux de l'année, et celle-ci ne peut être obtenue qu'en utilisant un coefficient de proportion de rameaux d'un an dans les rameaux de diamètre inférieur à 1 cm; au laboratoire, les rameaux d'un an sont ainsi découpés des fagots et pesés séparément. On y établit la proportion des rameaux proprement dits et des bourgeons.

Tous les poids secs ont été obtenus après dessiccation des échantillons à 85°, dans une étuve à ventilation.

On a ainsi établi, pour chaque arbre étudié, le poids sec de son tronc (bois blanc, bois de cœur, écorce, séparés au sein de chaque classe), de chacune des catégories de ces branches (bois et écorces séparés), de ses rameaux (de diamètre inférieur à 1 cm), de ses rameaux de l'année, de ses bourgeons; on a aussi calculé les pourcentages d'écorce et de bois dans les différentes catégories de branches (tabl. 3); on a pu calculer dès lors, pour chaque arbre étudié, le poids sec total de ses organes ligneux aériens, ou celui des organes ligneux de son

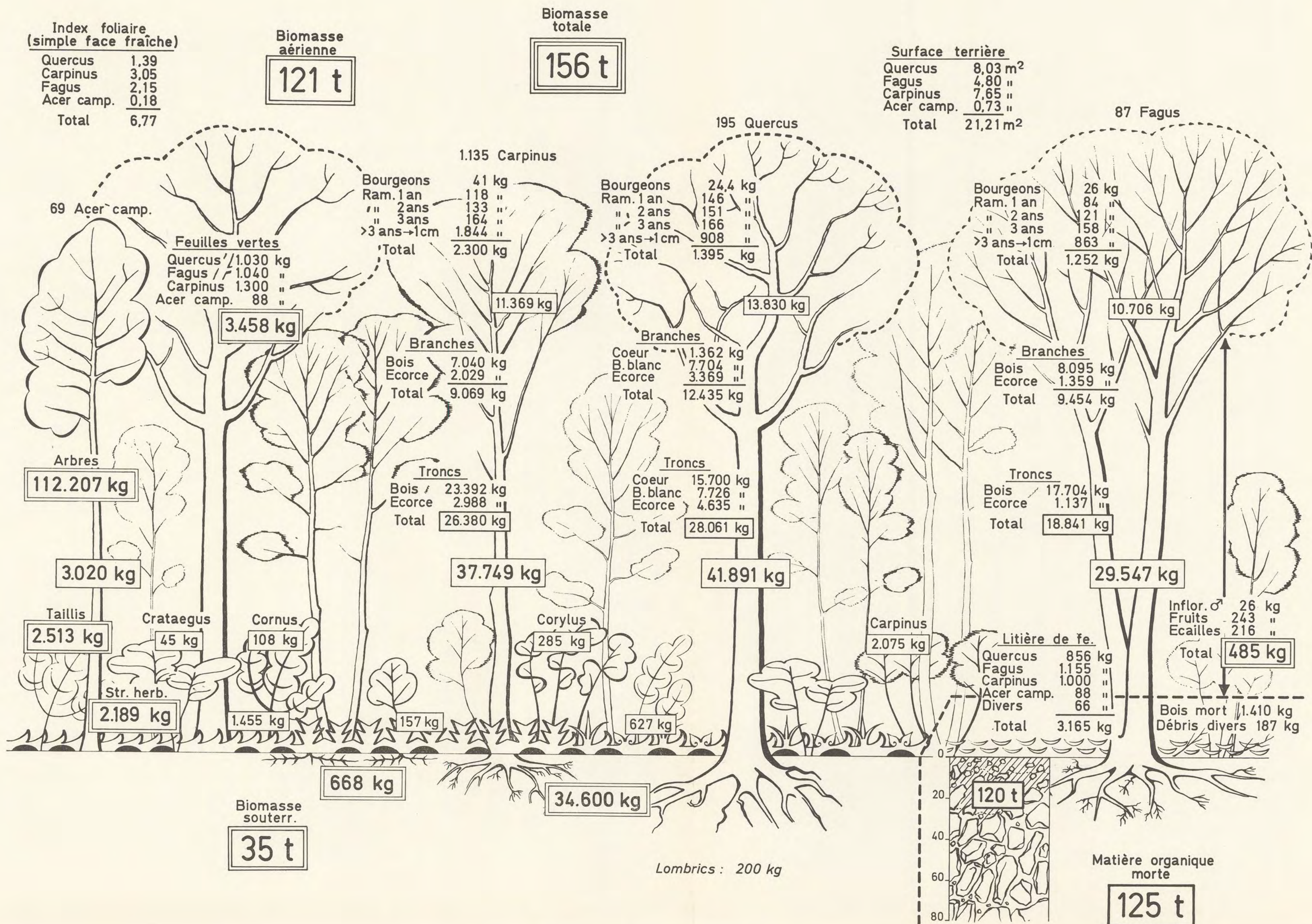


FIG. 4. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Biomasse aérienne et souterraine, et matière organique morte, à l'hectare, des divers constituants et strates (compartiments) de l'écosystème.

1. Biomasse.

Pour les biomasses aériennes des arbres, biomasses partielles :

- des bourgeons, rameaux de 1 an, 2 ans, 3 ans et plus de 3 ans jusqu'à 1 cm de diamètre;
- des bois et écorce des branches;
- des bois et écorce des troncs

En petits caractères, encadrés d'un trait, figurent les totaux partiels pour les houppiers et pour les troncs. Le total par espèce est indiqué en caractères plus grands et encadré d'un trait. Pour les taillis, en petits caractères, encadrés d'un trait, biomasse totale par espèce considérée.

Pour les strates au sol : trois valeurs, en petits caractères encadrés d'un trait, correspondant aux plages à dominance de *Hedera helix* (1.455 kg), de *Mercurialis perennis* (157 kg) ou d'un mélange plurispécifique (627 kg).

Des organes produits annuellement : écailles de bourgeons, feuilles, inflorescences, fruits et cupules, tombant à la surface du sol dans le courant de la même année, appartiennent successivement à la biomasse et à la matière organique morte. Ils ne peuvent être récoltés qu'au moment de leur chute et sont supposés avoir atteint, à ce moment, leur biomasse maximum.

La biomasse de feuilles vertes, comprise dans le total, a été établie à partir de la litière de feuilles mortes fraîchement tombée.

La biomasse souterraine comporte la biomasse des organes souterrains de la strate herbacée et la biomasse globale des racines d'arbres et arbustes, dont l'estimation est très approximative.

2. Dans le coin inférieur droit, on a représenté, limitée par un tiret, la matière organique morte, qui doit être distinguée de la biomasse; elle comporte la matière organique du sol (120 t), composée essentiellement d'humus du type mull calcique, mais englobant un faible pourcentage de microorganismes vivants, qu'une analyse globale ne permet pas de séparer, et la litière de feuilles mortes, bois morts et débris divers.

3. A titre informatif, la figure porte également les valeurs de surface terrière des arbres à 1,3 m et l'index foliaire.

La biomasse des Lombrics, principaux éléments de la production secondaire, dont la biomasse s'élève à 1 t de matière fraîche à l'hectare pour 1.000.000 d'individus, n'est pas incorporée au total.

Les totaux par strate ou par compartiment sont encadrés de 2 traits et composés en grands caractères.

La somme donne les biomasses aérienne et souterraine, composées en caractères géants, encadrés de 2 traits. La biomasse totale de la phytocénose est encadrée de 3 traits.

houppier (tabl. 2). Possédant, pour chaque houppier, le pourcentage respectif de chaque catégorie de branches ou rameaux, on a pu ainsi établir le pourcentage de chaque catégorie de branches ou rameaux pour chaque classe de chaque espèce d'arbre (tabl. 4) (pour le détail voir AMBROES, 1969).

TABLEAU 4. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Pourcentage moyen des différentes catégories de diamètres de branches dans les houppiers de *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* et *Carpinus betulus*, par classe de circonférence à 1,3 m.

Classe de circ. (cm)	0-1	1-3	3-5	5-7	7-10	10-15	15-20	20-25
Quercus robur.								
20-30	32	59	9	—	—	—	—	—
30-40	32	59	9	—	—	—	—	—
40-50	26,5	47,5	15	7	4	—	—	—
50-60	21	36	21	14	8	—	—	—
60-70	16	27	17,5	18,5	16	5	—	—
70-80	10,5	18,5	14	23	24,5	9,5	—	—
80-90	7	15	14	14	13	33	4	—
90-100	7	15	14	19,5	18,5	12	14	—
100-110	6	13	13	14	16,5	23	14,5	—
110-120	6	12,5	12	12,5	15	23,5	12,5	6
120-130	6	12,5	12	12,5	15	23,5	12,5	6
Fagus sylvatica.								
20-30	47	32	24	—	—	—	—	—
30-40	33,5	30	25	9,5	2	—	—	—
40-50	33,5	30	25	9,5	2	—	—	—
50-60	20	28	29	19	4	—	—	—
60-70	15	26	19	18	20	2	—	—
70-80	10	18	11	12	26	20	3	—
80-90	20	29	14	10	14	13	—	—
90-100	10	22	22	15	24	7	—	—
100-110	5	14	13	12	17	19	20	—
110-120	5,5	14	13	13	18	17	15	4,5
Carpinus betulus.								
10-20	34	66	—	—	—	—	—	—
20-30	23,5	41,5	35	—	—	—	—	—
30-40	21	49	25	5	—	—	—	—
40-50	16	35	23	24	2	—	—	—
50-60	15	36	28	19	2	—	—	—

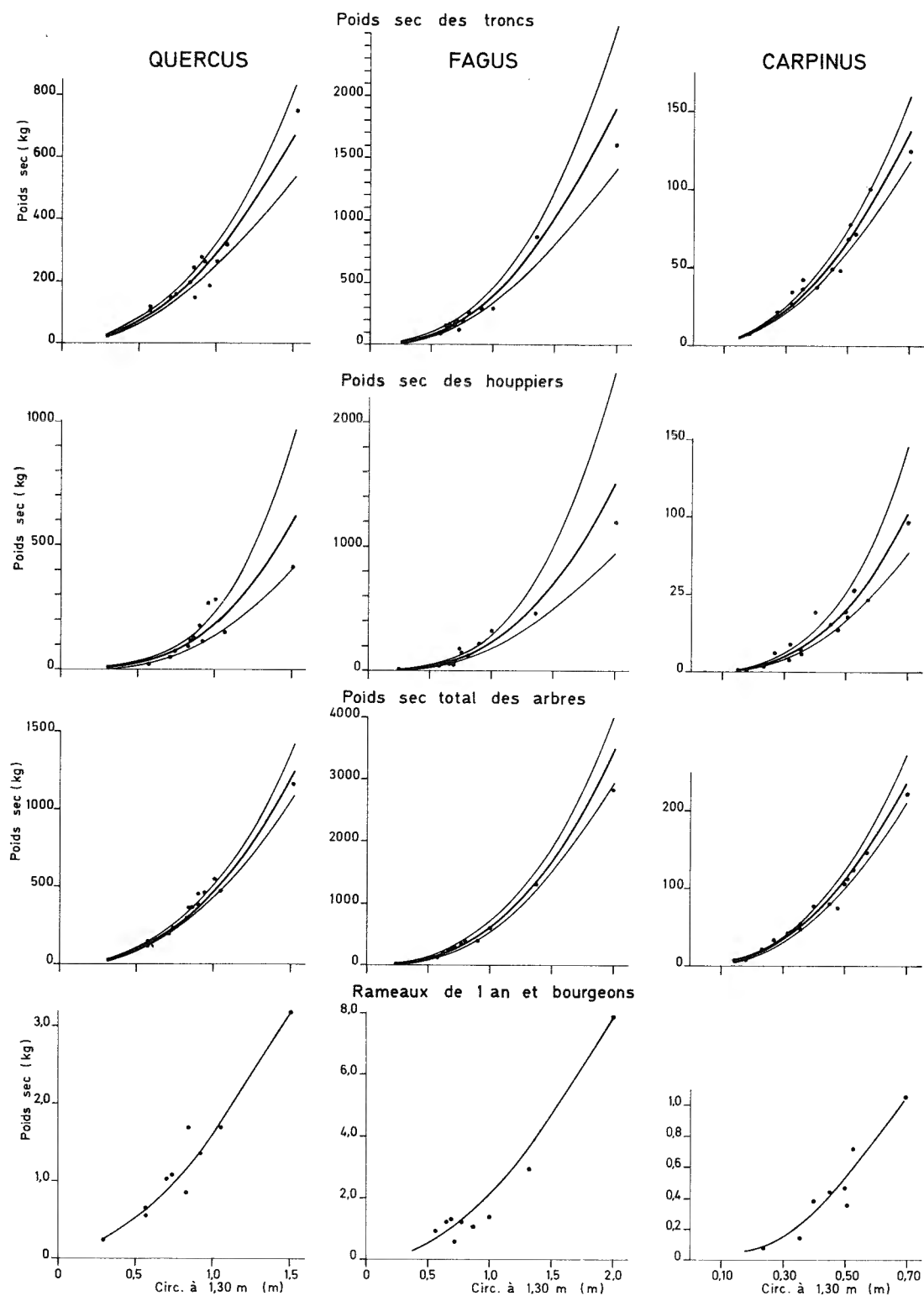


FIG. 5. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Relation entre, d'une part, la circonférence à 1,3 m et, d'autre part, le poids sec du tronc, celui du houppier, celui de l'arbre entier (parties aériennes) et celui des rameaux de l'année munis de leurs bourgeons, chez *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* et *Carpinus betulus*.

Les régressions des relations paraboliques obtenues (relations 1 à 9), ainsi que l'intervalle de confiance à 5 % pour chaque point ont été calculées sur ordinateur. Les équations de ces relations sont données dans AMBROES, 1969.

Les relations pour les rameaux de 1 an avec bourgeons n'ont pas été calculées à cause d'un nombre insuffisant de points.

A partir des données ainsi rassemblées, une série de courbes de régression (fig. 5) ont été tracées ⁽⁶⁾ qui, pour chaque espèce, établissent les relations :

- circonférence à 1,3 m — poids sec du tronc;
- circonférence à 1,3 m — poids sec du houppier;
- circonférence à 1,3 m — poids sec des rameaux d'un an;
- circonférence à 1,3 m — poids sec total de l'arbre ⁽⁷⁾.

Cette dernière courbe est la plus précise et la plus aisée à utiliser pour les mesures de biomasse et de productivité. Cependant, pour l'étude des quantités d'éléments chimiques, il est nécessaire d'utiliser les trois premiers types de courbes, pour obtenir la productivité des divers tissus par catégorie et organes, dont les teneurs sont forts différentes.

Disposant de ces diverses courbes, utilisables comme abaques, on peut alors passer à l'étude de la parcelle expérimentale choisie, dont aucun arbre ne doit être sacrifié : pour chaque classe de chaque espèce d'arbre, on calcule sur abaque la biomasse du tronc, puis celle du houppier, on les additionne et on multiplie par le nombre d'arbres de la classe. On obtient ainsi la biomasse d'une classe d'une espèce déterminée. On peut faire alors la somme des biomasses de toutes les classes de chacune des espèces et obtenir ainsi la biomasse totale de la strate arborescente.

La méthode décrite ci-dessus permet d'obtenir la biomasse (et ainsi, la productivité) arbre par arbre; elle permet aussi de l'obtenir catégorie par catégorie, ce qui a été fait ici, puisqu'il est nécessaire d'établir la composition chimique de chaque catégorie.

On utilise pour ce faire les pourcentages respectifs de chaque catégorie par classe d'arbre (espèce par espèce) et les rapporte au poids total des houppiers correspondant à la classe considérée; les pourcentages de bois blanc, bois de cœur et écorce doivent aussi être utilisés. On obtient ainsi le détail et les sommes représentés au tableau 5.

Il est important de noter que les techniques décrites ci-dessus ont été appliquées l'hiver, sur des arbres défeuillés mais munis de bourgeons. Il s'agit donc d'une biomasse hivernale. Bien que cela ne soit pas tout à fait exact, nous avons réalisé (fig. 4) une biomasse estivale, où nous avons ajouté à la biomasse hivernale ligneuse les feuilles vertes optimalement développées l'été.

<i>Quercus robur</i>	41.891 kg/ha
<i>Fagus sylvatica</i>	29.547 kg/ha
<i>Carpinus betulus</i>	37.749 kg/ha
<i>Acer campestre</i>	3.020 kg/ha
	112.207 kg/ha

Ce chiffre est un peu trop faible, car il convient d'y ajouter encore la biomasse de 14 *Prunus avium*, que nous n'avons pas pu calculer faute de ne pouvoir abattre aucun de ces arbres.

⁽⁶⁾ Comme pour la forêt de Wavreille-Wève, étudiée précédemment (DUVIGNEAUD, 1968).

⁽⁷⁾ Les opérations confiées à l'ordinateur du bureau de calcul de l'U.L.B. ont été dirigées par M^{lle} le professeur S. HUYBERECHTS, que nous remercions ici de sa collaboration.

TABLEAU 5. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Biomasse hivernale, à l'hectare, des *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* et *Carpinus betulus*.

	<i>Quercus robur</i>				<i>Fagus sylvatica</i>			<i>Carpinus betulus</i>		
	Cœur.	Bois blanc.	Ecorce.	Total.	Bois.	Ecorce.	Total.	Bois.	Ecorce.	Total.
HOUPIERS :										
Bourgeons				24,4			26			41
Rameaux :										
1 an				146			84			118
2 ans				151			121			133
3 ans				166			158			164
3 ans → 1 cm				908			863			1.844
Total rameaux				1.395			1.252			2.300
Branches :										
1-3 cm	—	1.648	987	2.635	1.735	504	2.239	3.706	1.226	4.932
3-5 cm	—	1.385	614	1.999	1.365	264	1.629	2.396	608	3.004
5-7 cm	—	1.673	593	2.266	1.165	168	1.333	877	185	1.062
7-10 cm	345	1.362	525	2.232	1.858	223	2.081	61	10	71
10-15 cm	596	1.156	459	2.211	1.364	138	1.502	—	—	—
15-20 cm	328	413	154	895	577	59	636	—	—	—
20-25 cm	93	67	37	197	30	2,9	33	—	—	—
Total branches	1.362	7.704	3.369	12.435	8.094	1.359	9.453	7.040	2.029	9.069
TRONCS	15.700	7.726	4.635	28.061	17.704	1.137	18.841	23.392	2.988	26.380
Total ARBRES	17.062	15.430	8.004	41.891	25.798	2.496	28.546	30.432	5.017	37.749

3.1.2. Racines d'arbres.

La mesure précise de la biomasse des racines pose des problèmes techniques souvent insurmontables, liés à la difficulté de leur extraction et à la longueur du temps nécessaire à celle-ci, surtout si le sol est argileux ou rocheux, ce qui est le cas ici. On se contente le plus souvent d'une estimation plus ou moins grossière, en s'inspirant des travaux de ceux qui, peu nombreux, eurent le courage de déterrer de gros arbres jusqu'à la dernière radicelle. Ainsi, en Europe, on estime souvent, avec WEBER (1888), que la masse des racines d'un *Fagus*, et de là de toute essence caducifoliée, s'élève à 25 % de la masse aérienne totale des organes ligneux. BAZILEVICH et RODIN ont fait récemment (1968) la synthèse de tous les travaux publiés dans le monde sur la biomasse à l'hectare des écosystèmes les plus divers; ils ont publié, par la même occasion, une carte de distribution mondiale de la biomasse des racines, ce qui nous paraît audacieux; pour les forêts tempérées caducifoliées, cette biomasse varie de 15 à 33 % de la phytomasse totale, ce qui correspond à des valeurs de 45 à 95 t de racines à l'hectare.

Des précisions nous viennent de l'école japonaise de productivité : KIRA et OGAWA (1968) ont montré que, dans des peuplements tant de feuillus que de résineux (*Fagus crenata* et *Larix*

leptolepis), il existe une relation allométrique entre la biomasse des racines et celle des troncs correspondants, qui permet de tracer une droite de régression utilisable comme abaque. Il y a plus : l'accroissement des racines est proportionnel à celui des troncs, ce qui permet de l'estimer avec une assez grande précision, sans qu'il soit tenu compte des racines mortes.

La généralité d'une relation entre la productivité des racines et celle des troncs est confirmée par les études de KARIZUMI (1968) sur 110 peuplements (plantations) d'espèces importantes, comme *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa*, *Pinus densiflora*, *Larix leptolepis* etc. Presque toujours, le rapport entre la biomasse des racines et la biomasse totale des arbres est d'environ 0,25, ce qui signifie que la fraction des assimilats totaux fournis aux racines pour leur croissance reste plus ou moins la même tout au long des divers stades de croissance d'un peuplement.

Dans le présent travail, la biomasse des racines n'a pu être évaluée que très grossièrement. Les racines des arbres se ramifient à partir de souches très grosses; elles forment à la surface du sol un véritable tapis dont la biomasse (évaluée à partir de 3 carrés de 1 m²) a été rapportée à l'hectare, diminué d'une surface correspondant approximativement à celle occupée par les souches et grosses racines (diamètre > 5 cm) : on a considéré, après observation de souches mises à nu, que la souche et les grosses racines d'un arbre occupent, autour de la base du tronc, un cercle de diamètre quintuple à celui du tronc mesuré à 1,3 m; la biomasse souterraine correspondante a été estimée à 13 % de la biomasse ligneuse aérienne. A ces 13 %, soit 14,4 t/ha de souches et grosses racines couvrant 0,2 ha, on a ajouté la biomasse des moyennes et fines racines, estimée à 20,2 t pour 0,98 ha.

Il n'est pas possible de donner ici tous les tableaux de détail qui ont mené à l'établissement de la biomasse des arbres. Seul est repris le tableau d'ensemble, pour les organes aériens des trois espèces principales (tabl. 5). Les résultats globaux sont rassemblés à la figure 4. On y voit que la biomasse des organes ligneux aériens des arbres de cette forêt, jeune et en plein développement, s'élève (tabl. 5) à 37,7 t de Charmes, 41,9 t de Chênes, 29,5 t de Hêtres et 3,0 t d'Erables, soit un total de 112,2 t. La biomasse des parties souterraines, valeur qui résulte d'une très grosse approximation, n'a pas été estimée séparément pour les différentes espèces; l'adjonction de ses 34,6 t porte la biomasse totale de la strate arborescente à 146,8 t.

3.1.3. Feuilles.

La biomasse des feuilles a été calculée à partir des données de la litière tombée en 1967.

La litière de feuilles est récoltée régulièrement, pendant la période de chute, dans des trappes fixes, sortes d'entonnoirs coniques en matière plastique.

La surface de ces entonnoirs totalise 12,5 m². Ils sont au nombre de 35, plantés à 1 m de haut, et disposés au hasard; leur emplacement est porté sur plan de manière à établir, pour chacun, sa position vis-à-vis des arbres voisins : sous la cime d'arbres déterminés, tantôt entre les cimes d'arbres de la même espèce, tantôt entre les cimes d'arbres d'espèces différentes.

Le fond de ces entonnoirs est constitué d'un treillis en matière plastique, permettant l'écoulement de l'eau de pluie et assurant au matériel récolté une meilleure conservation (DUVIGNEAUD, DENAEYER-DE SMET, MARBAISE, 1969).

La litière de feuilles est ramenée au laboratoire et triée par espèces; le nombre de feuilles est compté, le matériel est mis à sécher à l'étuve; nombre et poids sec sont rapportés à l'hectare.

Le poids des feuilles vivantes est obtenu en multipliant par un coefficient le poids des feuilles mortes de chaque espèce. Ce coefficient, emprunté à une étude de VANSEVEREN (1969), est égal au rapport du poids de 1 m² de feuilles vertes à celui de 1 m² de feuilles mortes et a été

établi par pesée et planimétrie de 5.000 à 10.000 cm² de feuilles de chaque espèce. Les résultats, pour l'année 1967, sont donnés ci-dessous :

	Poids de feuilles mortes (kg/ha)	Coefficient —	Poids de feuilles vertes (juillet)
<i>Quercus robur</i>	856	1,2	1.030
<i>Fagus sylvatica</i>	1.155	0,9	1.040
<i>Carpinus betulus</i>	1.000	1,3	1.300

3.2. Biomasse des arbustes.

Dans la forêt considérée, la strate arbustive est peu importante et a été inventoriée sur une surface de 80 m².

Une quinzaine de brins des quatre espèces dominantes reprises dans cet inventaire (*Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Cornus sanguinea* et *Crataegus oxyanthoides*) ont été coupés en dehors de la parcelle réservée.

Des corrélations ont pu être établies entre le diamètre de base des brins et leur poids sec total ⁽⁸⁾. Ces corrélations ont servi d'abaque pour calculer, par référence à l'inventaire, la biomasse par espèce dans la parcelle d'étude. Cette biomasse s'élève, pour les parties aériennes, à 2.513 kg/ha, dont 2.075 kg de *Carpinus*, 285 kg de *Corylus*, 108 kg de *Cornus* et 45 kg de *Crataegus*.

Les racines des arbustes sont évaluées avec celles des arbres.

Les feuilles de *Carpinus* ont été comptées avec celles des arbres; les autres, qui disparaissent prématurément de la litière, ont été négligées, à l'exception de celles de *Cornus sanguinea*, qui ont été évaluées au moyen d'un abaque et dont le poids s'élevait, en 1967, à 11,6 kg de matières par hectare.

3.3. Strates au sol.

Une complication est due au fait que la strate herbacée est dominée par *Hedera helix*, en principe liane ligneuse envahissant les arbres jusqu'à leur sommet, mais développant au sol un réseau parfois très dense de stolons lignifiés; d'ailleurs au point de vue de sa composition chimique, *Hedera helix* a les caractères d'un arbre et non d'une herbe (dominance calcique dans les feuilles).

La strate herbacée (DUVIGNEAUD, 1968a) est formée de la juxtaposition de plages où dominant respectivement :

- a) *Hedera helix*;
- b) *Mercurialis perennis*;
- c) un mélange de *Hedera*, *Mercurialis*, *Lamium galeobdolon*, *Viola reichenbachiana*, etc.

Une carte a été dressée et les surfaces respectives des trois types de plages ont été planimétrées.

Dans chacun de ces types, des carrés de 1 à 3 m² de surface ont été récoltés au maximum de développement de la végétation; des prélèvements ont eu lieu à deux reprises; les espèces estivales, à leur optimum de productivité, ont été ajoutées aux espèces vernaies (tabl. 6).

⁽⁸⁾ Publication ultérieure de P. AMBROES.

TABLEAU 6. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Biomasse et productivité des parties aériennes des strates au sol, au cours de l'année 1967.

	Plage à									Surface totale 10.000 m ²	
	Mercurialis (4.115 m ²)			Hedera (4.000 m ²)			Mélange (4.885 m ²)				
	g/m ²	kg		g/m ²	kg		g/m ²	kg		kg/ha	
		Biomasse	Product.		Biomasse	Product.		Biomasse	Product.	Biomasse	Product.
Hedera (*)	46,0	51,3	8,4	292,0	1.168	192	62,7	306,0	50	1.525,3	250
Mercurialis	60,4	67,4	67,4	1,0	4	4	4,0	19,5	19	90,9	91
Anemone	4,7	5,2	5,2	7,0	28	28	5,0	24,4	24	57,6	57
Galeobdolon	1,6	1,8	1,8	5,0	20	20	14,0	68,3	68	90,1	90
Viola	—	—	—	1,0	4	4	4,1	20,0	20	24,0	24
Scilla	—	—	—	—	—	—	2,0	9,8	10	9,8	10
Divers	—	—	—	1,0	4	4	9,6	46,8	47	50,8	51
Musci (**)	28,0	31,2	7,8	43,6	178	44	27,0	132,0	33	341,2	85
	140,7	156,9	90,6	350,6	1.406	296	128,4	626,8	271	2.189,7	658

(*) Productivité=16 % de la biomasse.

(**) Productivité=25 % de la biomasse.

En ce qui concerne les organes souterrains de la strate au sol, un rapport biomasse souterraine/biomasse aérienne a été établi sur un certain nombre d'individus de chaque espèce et extrapolé au poids total des parties aériennes (tabl. 7).

TABLEAU 7. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Biomasse des organes aériens et souterrains des espèces dominantes de la strate herbacée.

Espèces	Biomasse aérienne kg/ha	Rapport en % des organes souterrains organes aériens	Poids sec des organes souterrains kg/ha
<i>Hedera helix</i>	1.500	9,1	140
<i>Mercurialis perennis</i>	91	266	240
<i>Anemone nemorosa</i>	58	180	105
<i>Lamium galeobdolon</i>	90	80	72
<i>Viola reichenbachiana</i>	24	140	34
<i>Scilla bifolia</i>	9,8	270	26
Divers	51	—	51
	1.823,8		668

Dans chaque carré, la strate muscinale a été récoltée; sa biomasse rapportée à l'hectare (tabl. 6) s'élève à 341 kg.

En 1967, la biomasse de la strate herbacée fut de 1.849 kg/ha. La biomasse des strates au sol, somme des strates herbacée et muscinale, s'éleva à 2.189 kg pour les parties aériennes et à 668 kg pour les parties souterraines, soit un total de 2.857 kg/ha. Le faible pourcentage des parties souterraines par rapport aux parties aériennes est dû à la dominance de *Hedera helix* (grande densité de stolons aériens, feuilles persistantes).

DUVIGNEAUD (1968) a étudié la biomasse et la composition en éléments biogènes des nappes foliaires de diverses parcelles de la forêt de Virelles-Blaimont, et, en particulier, les nappes foliaires des strates au sol; il ne faut pas confondre les deux termes; les nappes foliaires ne comportent que les organes assimilateurs; pour des facies riches en *Narcissus* (Virelles IV), DUVIGNEAUD a trouvé une biomasse printanière de la nappe foliaire des strates au sol de 739-760 kg/ha; pour le facies mélangé de Virelles I, une biomasse annuelle de 873 kg/ha.

3.4. Biomasse de la forêt (fig. 4).

Toutes les biomasses partielles, rapportées à l'hectare (voir §§ 3.1-3.3), ont été rassemblées à la figure 4 et additionnées. Cette manière de faire permet une synthèse de l'ensemble de la biomasse, mais n'est pas complètement rationnelle en ce qui concerne certains compartiments de l'écosystème, heureusement peu importants.

Rappelons que la biomasse des organes ligneux par nous établie, est une biomasse hivernale, et que nous y avons ajouté la biomasse estivale des feuilles d'arbres; la biomasse de la strate herbacée a été prise à son maximum complet de développement (vernal + estival). Une partie non négligeable de la biomasse est encore constituée par les bourgeons, les inflorescences mâles, les fruits et cupules.

Les bourgeons se forment et se développent de l'été à l'automne, mais après une période de repos hivernal, ils débourent puis disparaissent au printemps: les écailles grandissent puis tombent au sol tandis que les points végétatifs se développent en pousses feuillées.

Il s'agit donc là d'une biomasse fluctuante difficile à saisir; deux « points fixes » peuvent être utilisés: les bourgeons pendant leur repos hivernal, les écailles après leur chute printanière; ces dernières paraissent l'élément le plus valable pour la mesure de la productivité due aux bourgeons.

Les fleurs mâles des arbres font partie de la biomasse de mars-avril, tandis que les fruits et cupules sont de la biomasse d'automne et d'hiver; la productivité de ces organes liés à la reproduction est très variable suivant les années (voir § 5.1.6).

La récolte des écailles, fleurs et fruits a lieu au moment de leur chute, dans les trappes à litière. On peut donc évaluer leur quantité à l'hectare; comme dans leur cas, biomasse = productivité annuelle = restitution annuelle, nous en avons surtout traité⁽⁹⁾ aux chapitres réservés à ces deux derniers points (voir §§ 5.1.6 et 8.1.4).

En ajoutant à la biomasse hivernale des organes ligneux, la biomasse des nappes foliaires verno-estivales, et celle, intermittente, de l'ensemble complexe des bourgeons, fleurs, fruits et cupules (fig. 4), nous avons créé le concept assez critique de « biomasse annuelle », alors que la biomasse est la masse de matière vivante contenue dans l'écosystème à un moment déterminé.

Mais il est difficile de ne pas compter dans la biomasse les organes caducs passagers, dont la production s'échelonne tout au long de l'année; on pourrait proposer, pour la phytocénose, une biomasse distincte chaque fois qu'une phénophase nouvelle se déroule; cela condui-

⁽⁹⁾ Surtout données analytiques et quantitatives.

rait à au moins dix biomasses différentes au cours d'une année, qui, en réalité, seraient fort peu différentes, à l'exception de celle (bonne saison) qui comporte les feuilles, comparée à celle qui ne les comporte guère (hiver).

Une autre difficulté provient des variations constantes de la quantité de matières organiques élaborées, variations encore modifiées par la sécrétion de certaines de ces matières dans l'atmosphère ou dans le sol, ou par le lessivage par la pluie de certaines substances organiques des feuilles.

Ces passionnants problèmes ne nous paraissent cependant devoir être envisagés que dans des études spéciales, ou dans une phase ultérieure de l'étude des écosystèmes; ils ne se rapportent qu'à des biomasses partielles peu ou très peu importantes par rapport à l'ensemble.

Compte tenu des restrictions énoncées, nous avons trouvé, en additionnant tout, que la biomasse de la forêt s'élève (1965), pour les parties aériennes, à 112,2 t de troncs, branches et rameaux d'arbres, 2,5 t d'organes ligneux de taillis, 3,5 t de feuilles et 2,1 t de strates au sol, 0,48 t d'inflorescences, fruits et écailles, soit un total de 121 t; on peut estimer grossièrement la biomasse des parties souterraines à 34,6 t de racines d'arbres et arbustes et à 0,67 t d'organes souterrains de la strate herbacée, soit 35 t; ceci donne une biomasse totale de 156 t à l'hectare, et la proportion des racines s'y rapproche du fatidique 25 %.

4. TENEURS ET QUANTITÉS TOTALES DES POLYÉLÉMENTS BIOGÈNES CONTENUS DANS LA PHYTOCÉNOSE. STOCKAGE DE CES ÉLÉMENTS.

La teneur en K, Ca, Mg, N, S et P ⁽¹⁰⁾ a été déterminée pour les divers organes des diverses espèces d'arbres et de plantes herbacées.

Les quantités totales de K, Ca, Mg, N, S et P contenues dans les Chênes (*Quercus robur*) ont été calculées à l'aide des teneurs des divers organes d'un individu (tabl. 8), multipliées par le poids de matière sèche de l'ensemble des individus présents dans l'hectare de forêt étudiée. Le même procédé a été utilisé pour calculer les quantités totales d'éléments contenus dans les Hêtres (*Fagus sylvatica*) (fig. 6).

Pour les Charmes (*Carpinus betulus*), plus nombreux, les teneurs ont été déterminées, pour chaque organe, sur un échantillon moyen prélevé sur 3 individus différents (tabl. 9); les quantités totales ont été calculées en multipliant les teneurs moyennes par la biomasse des divers organes de l'ensemble des Charmes de l'hectare de forêt étudiée.

⁽¹⁰⁾ K et Ca ont été analysés par photométrie de flamme (photomètre Eppendorf) après incinération par voie sèche à 450 °C et solubilisation des cendres par HNO₃ N.

Mg a été dosé, à partir de la même solution de cendres, par complexométrie (titriplex III).

P a été dosé par colorimétrie du phosphomolybdate, mesurée à 710μ.

S a été dosé par gravimétrie de BaSO₄ après incinération de la poudre végétale en présence d'une solution de Mg(NO₃)₂ saturée.

N a été déterminé par distillation de NH₃ dans un appareil de Parnas-Wagner, après minéralisation de la poudre végétale en présence d'H₂SO₄ concentré, d'un mélange (CuSO₄+K₂SO₄) et de Se (catalyseur).

Les résultats sont exprimés en % de la matière sèche.

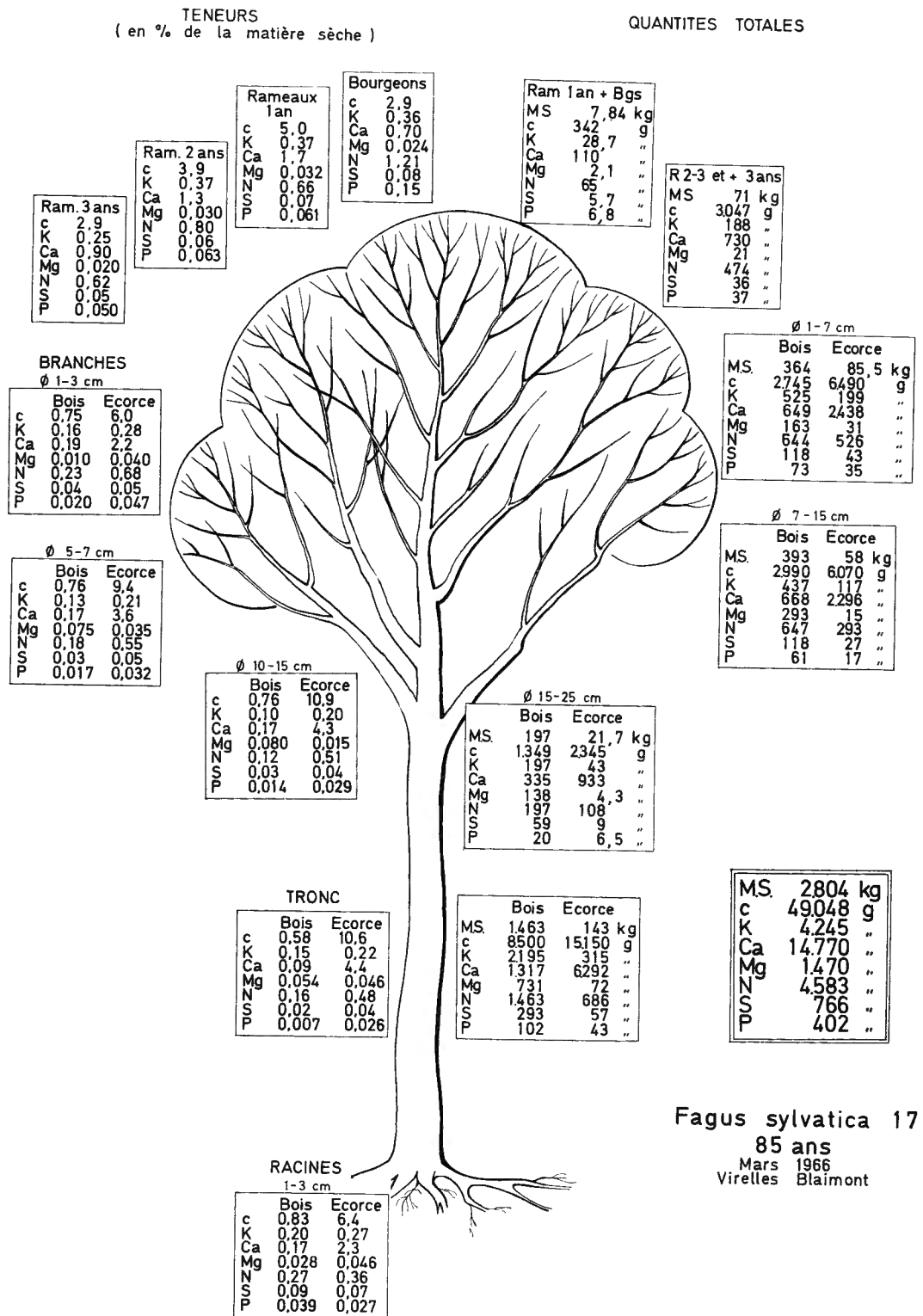


Fig. 6. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Distribution des polyéléments biogènes dans un Hêtre (*Fagus sylvatica*) âgé de 85 ans.

A gauche : teneurs en cendres (c) et polyéléments biogènes.

A droite : quantités totales de matière sèche (M.S.), de cendres et polyéléments biogènes.

TABLEAU 8. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Teneurs en cendres et éléments biogènes des divers organes de *Carpinus betulus*
(moyenne de 3 individus) (mars 1966).

	Cendres		K		Ca		Mg		N		S		P	
Bourgeons	4,1		0,37		1,1		0,17		1,5		0,14		0,19	
Rameaux :														
1 an	7,3		0,44		2,4		0,16		1,5		0,16		0,13	
2 ans	6,3		0,35		2,2		0,15		1,1		—		0,10	
3 ans	5,4		0,28		1,9		0,14		0,85		—		0,069	
Branches Ø :	Bois. Ecorce.		Bois. Ecorce.		Bois. Ecorce.		Bois. Ecorce.		Bois. Ecorce.		Bois. Ecorce.		Bois. Ecorce.	
1-3 cm	1,1	10,6	0,13	0,27	0,32	3,8	0,024	0,10	0,25	0,64	—	—	0,016	0,040
5-7 cm	0,55	11,5	0,07	0,25	0,29	4,0	0,020	0,08	0,18	0,65	—	—	0,010	0,037
Tronc	0,52	11,6	0,09	0,26	0,16	4,0	0,022	0,16	0,12	0,63	0,01	0,10	0,008	0,042
Racines :														
1-3 cm	2,1	10,1	0,28	0,43	0,63	3,3	0,025	0,20	0,28	0,41	—	—	0,03	0,02

4.1. Teneurs.

4.1.1. Organes ligneux aériens (tabl. 8 et 9, fig. 4).

a) Bois des troncs et branches.

Quelle que soit l'espèce d'arbre considérée, le bois est toujours le tissu le plus pauvre en éléments biogènes. Sa pauvreté minérale se traduit par une teneur en cendres extrêmement faible (0,5-1%), que l'on ne rencontre que rarement dans d'autres tissus ou organes végétaux. Sa teneur en K est généralement comprise entre 0,1 et 0,2 %, les teneurs les plus basses s'observant dans les bois les plus âgés, en particulier dans le bois de cœur (tabl. 9). La teneur en Ca est voisine de la teneur en K. La teneur en Mg est, en moyenne, deux fois plus faible. Les teneurs en S et P sont encore plus basses, la teneur en P étant généralement inférieure à la teneur en S. Bien que peu abondant (teneur de l'ordre de 0,2%), N apparaît comme l'élément biogène dominant dans le bois.

b) Écorces des troncs et branches.

Les écorces contiennent plus d'éléments biogènes que le bois; cela se traduit par une teneur en cendres plus élevée (6 à 10%). Cette richesse en cendres est due principalement à la présence de Ca, accumulé dans les tissus corticaux, l'accumulation augmentant avec l'âge; c'est pourquoi les écorces des grosses branches et des troncs sont les plus riches en cet élément (jusqu'à 4,3 % Ca chez *Fagus sylvatica*). La nature calcaire du sol sur lequel est établie la

TABLEAU 9. — Chênaie mélangée
Teneurs en cendres et polyéléments biogènes des divers organes

	En % de								
	Cendres			K			Ca		
Bourgeons	4,4			0,29			1,4		
Rameaux :									
1 an	4,8			0,36			1,4		
2 ans	4,6			0,29			1,3		
3 ans	5,0			0,26			1,5		
+3 ans →1 cm	5,0			0,24			1,5		
Branches Ø :									
	Bois			Bois			Bois		
	Blanc	Cœur	Ecorce	Blanc	Cœur	Ecorce	Blanc	Cœur	Ecorce
1- 3 cm	0,96	—	7,4	0,14	—	0,27	0,21	—	2,4
3- 5 cm	0,74	—	7,6	0,17	—	0,27	0,14	—	2,6
5- 7 cm	0,73	—	7,4	0,21	—	0,28	0,11	—	2,4
7-10 cm	0,87	0,63	7,9	0,19	0,13	0,23	0,19	0,15	2,3
10-15 cm	0,58	0,58	8,9	0,17	0,17	0,20	0,09	0,07	2,9
15-20 cm	0,70	0,47	8,2	0,17	0,10	0,22	0,13	0,12	2,9
20-25 cm	0,74	0,54	9,3	0,19	0,10	0,26	0,12	0,10	3,2
Tronc	0,63	0,36	9,1	0,16	0,08	0,23	0,13	0,09	3,4
Racines :									
1-3 cm	0,85	—	7,2	0,21	—	0,39	0,100	—	2,3
3-5 cm	0,63	—	5,6	0,18	—	0,39	0,088	—	1,8
5-7 cm	0,55	—	7,4	0,19	—	0,40	0,060	—	2,1

Chênaie étudiée est évidemment responsable de teneurs aussi élevées, mais l'accumulation de Ca dans les écorces s'observe néanmoins sur sol siliceux (DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET, 1964) (fig. 1).

c) Rameaux.

La teneur en polyéléments biogènes des rameaux est intermédiaire entre celle du bois et celle des écorces des branches. La teneur en cendres diminue avec l'âge, de même que la teneur en Ca. Cet appauvrissement résulte de la diminution du rapport écorce/bois, lié à l'accroissement de ces organes.

La spécificité végétale n'influence guère la composition des rameaux. A noter toutefois la teneur en Mg très faible chez *Fagus sylvatica*.

Parcelle de Virelles-Blaimont.

Un *Quercus robur*, âgé de 89 ans, abattu en mars 1966.

Ligne sèche											
Mg			N			S			P		
0,12			1,4			0,11			0,120		
0,15			1,3			0,11			0,047		
0,16			1,0			—			0,081		
0,18			1,0			—			0,078		
0,17			0,79			—			0,065		
Bois		Ecorce	Bois		Ecorce	Bois		Ecorce	Bois		Ecorce
Blanc	Cœur		Blanc	Cœur		Blanc	Cœur		Blanc	Cœur	
0,051	—	0,27	0,50	—	0,74	—	—	—	0,053	—	0,060
—	—	0,30	0,36	—	0,80	—	—	—	0,037	—	0,046
0,047	—	0,32	0,28	—	0,85	—	—	—	0,030	—	0,044
0,022	0,007	0,38	0,20	0,13	0,75	—	—	—	0,025	0,005	0,033
0,028	0,015	0,37	0,16	0,13	0,57	—	—	—	0,019	0,003	0,030
0,016	0,003	0,31	0,21	0,13	0,50	—	—	—	0,013	0,002	0,035
0,035	0,024	0,31	0,24	0,14	0,41	—	—	—	0,016	0,004	0,036
0,085	0,009	0,30	0,19	0,15	0,40	0,014	0,028	0,064	0,016	0,002	0,024
0,032	—	0,070	0,45	—	0,52	—	—	—	0,024	—	0,03
0,028	—	0,084	0,39	—	0,52	—	—	—	0,024	—	0,03
0,021	—	0,098	0,24	—	0,83	—	—	—	0,018	—	0,03

d) Sève xylémique.

La sève xylémique, extraite ⁽¹¹⁾ des divers organes ligneux d'un arbre, est toujours une solution diluée. La figure 7 donne, à titre d'exemple, les teneurs en K et Ca de la sève xylémique extraites des divers organes d'un *Carpinus*, abattu à Virelles, en fin de repos hivernal.

La teneur en K des branches est comprise entre 42 et 50 mg/l et ne varie guère en fonction de leur diamètre ou de leur emplacement dans le houppier; la teneur en Ca est du même ordre de grandeur mais paraît augmenter (jusqu'à 62 mg/l) à mesure que le diamètre des branches diminue.

⁽¹¹⁾ La sève xylémique a été extraite par pression d'eau appliquée à des fragments de branches coupées; le liquide extrait a été analysé par photométrie de flamme sans concentration préalable. Les résultats sont exprimés en mg/l. Pour plus de détails, voir DENAEYER-DE SMET, 1966.

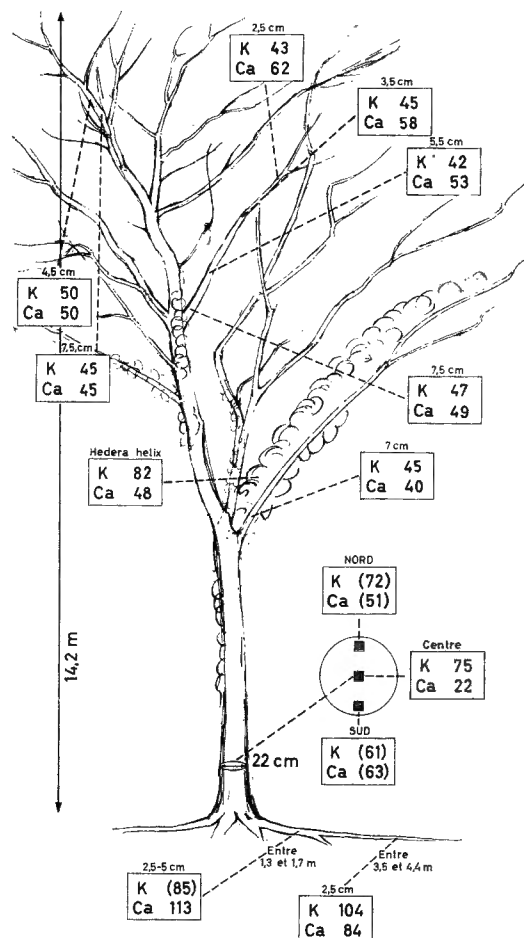


FIG. 7. — Chêne mélangé calcicole de Virelles-Blaimont.

Teneurs en K et Ca (mg/l) de la sève xylémique des divers organes d'un Charme (*Carpinus betulus*), âgé de 69 ans et abattu en fin de repos hivernal (mars 1966). Au-dessus des valeurs encadrées, figurent les diamètres moyens des échantillons dont la sève a été extraite. Les valeurs entre parenthèses indiquent que la concentration de la sève xylémique diminue dès le début de l'extraction.

La figure donne également les teneurs en K et Ca de la sève xylémique du Lierre envahissant une des branches de l'arbre.

La sève xylémique extraite du tronc est un peu plus riche en K que celle des branches; la teneur en Ca est voisine, pour autant qu'il s'agisse du bois périphérique : la teneur en Ca de la sève extraite du bois central est, en effet, deux à trois fois moins élevée (22 mg/l).

La sève radiculaire est plus riche en K (85-104 mg/l) et surtout en Ca (84-113 mg/l) que la sève des troncs et des branches.

Le gradient de concentration croissant dans le sens racines-tronc-branches, observé dans ce *Carpinus*, ne peut toutefois être généralisé, car il résulte d'observations effectuées sur un arbre abattu six semaines environ avant le débourrement des bourgeons foliaires, c'est-à-dire

à une époque où des modifications métaboliques importantes peuvent déjà se produire. Un gradient inverse a d'ailleurs été observé chez une des cinq espèces étudiées à cette époque ⁽¹²⁾.

La teneur en K et en Ca de la sève xylémique varie au cours du cycle de végétation (tabl. 12). La sève xylémique de printemps est plus riche que la sève xylémique d'été. Des observations effectuées à intervalles courts et réguliers dans une autre Chênaie de Haute-Belgique (DENAËYER-DE SMET, 1967) ont montré qu'une augmentation importante, mais passagère, de la teneur en K et en Ca (jusqu'à 160-170 mg/l chez *Corylus avellana*) se produisait au moment précis du débourrement des bourgeons foliaires et de la phase de croissance active des feuilles.

La teneur en K et en Ca de la sève xylémique dépend aussi de la spécificité végétale (tabl. 12). La sève de *Fagus sylvatica* est toujours plus riche que celle de *Quercus robur*, particulièrement pauvre en Ca. La pauvreté en K et en Ca de la sève xylémique de *Quercus robur* ne semble cependant pas influencer la teneur en ces éléments du bois de cette espèce (tabl. 9), très voisine de celle du bois de *Fagus sylvatica* (fig. 6). Ceci n'a d'ailleurs rien d'étonnant, car les quantités totales de K et de Ca contenues dans la sève xylémique ne représentent qu'une très faible fraction du contenu de la matière sèche (5 % du K et 3 % du Ca dans le bois de *Fagus sylvatica*, 1 % du K et 0,5 % du Ca dans le bois de *Quercus robur*, d'après DENAËYER-DE SMET, 1968).

La teneur en K des feuilles de *Quercus robur* ne paraît pas non plus influencée par la faible teneur de la sève en cet élément; par contre, l'extraordinaire pauvreté en Ca de la sève xylémique de cette espèce explique peut-être la teneur plus faible du Ca foliaire (tabl. 14).

e) Branches et rameaux morts.

La composition chimique des rameaux morts (voir § 5.3), récoltés dans les trappes servant à la récolte des feuilles mortes, et analysés sans triage préalable par espèces, correspond à peu près à la moyenne de la composition chimique des jeunes rameaux vivants des espèces dominantes (*Carpinus betulus*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*, tabl. 8 et 9, fig. 6), sauf en ce qui concerne la teneur en K, environ deux fois plus faible (0,16 %).

La teneur en polyéléments des branches ramassées sur le sol dans des carrés permanents de grande surface et analysées globalement, sans distinction de bois et d'écorce, est plus ou moins intermédiaire entre celle du bois et des écorces des branches vivantes [tabl. 8 et 9, fig. 4, sauf pour K, environ deux fois plus faible (0,04)].

Cet appauvrissement en K du bois mort résulte probablement d'un pluviollessivage prolongé.

4.1.2. Organes foliacés, inflorescences, fruits.

Les feuilles des arbres (tabl. 13) sont généralement plus pauvres en éléments biogènes que les feuilles des espèces herbacées (tabl. 10). La différence est particulièrement importante pour K; dans les feuilles des espèces herbacées, cet élément est généralement plus abondant que Ca, bien que le sol soit saturé en cet élément; dans les feuilles d'arbres, au contraire, le rapport K/Ca est toujours inférieur à l'unité.

Les feuilles des espèces lianeuses (*Hedera helix*) ou sarmenteuses (*Rubus* sp.) ont une composition chimique voisine de celle des feuilles d'arbres.

La teneur en polyéléments biogènes des bourgeons foliaires des arbres est moins élevée que celle des feuilles vertes : elle se rapproche davantage de celle des jeunes rameaux. Au printemps, les bourgeons s'ouvrent, des pousses feuillées se développent, sur lesquelles les écailles

(12) Pour plus de détails, voir DENAËYER-DE SMET, 1968.

TABLEAU 10. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Cendres et teneurs en éléments biogènes des principales espèces de la strate herbacée et d'une espèce de la strate muscinale (f=feuilles, l=limbes, p=pétioles, t=tiges).

Espèces	Date	Organe	En % de la matière sèche						
			Cendres	K	Ca	Mg	N	S	P
<i>Lamium galeobdolon</i>	27.4.66	l	10,3	3,3	1,1	0,25	2,9	—	0,23
		t+p	14,1	5,2	0,95	0,22	2,1	—	—
	11.6.64	l	14,2	5,0	1,4	0,41	3,0	0,38	0,17
		t+p	14,4	5,4	1,1	0,22	1,6	—	0,17
<i>Viola reichenbachiana</i>	28.6.67	l	15,5	4,9	1,8	0,34	2,2	0,36	0,15
	27.4.66	l	9,3	2,8	1,4	0,32	3,1	0,37	0,22
		p	9,7	3,7	1,3	0,27	2,3	0,27	0,20
	11.6.64	l	14,1	4,1	1,9	0,43	2,6	0,32	0,19
		p	12,9	3,7	1,5	0,18	1,4	—	0,18
	23.6.66	l	13,2	2,8	1,4	0,32	3,1	0,37	0,22
<i>Primula veris</i>	7.5.64	p	9,7	3,7	1,4	0,27	2,3	0,27	0,20
		l	10,7	3,8	0,98	0,21	2,2	0,26	0,17
<i>Mercurialis perennis</i>	26.4.66	p	16,2	5,9	1,2	0,19	0,92	—	0,10
		l	13,2	2,8	2,7	0,21	2,9	0,46	0,25
	7.5.64	t+p	11,3	3,9	1,5	0,10	1,9	0,16	0,15
		l	13,8	2,7	3,1	0,25	3,3	—	0,25
	23.6.66	t+p	14,5	4,4	2,2	0,16	1,7	—	0,18
		l	19,5	3,2	4,7	0,28	3,5	0,57	0,12
<i>Phyteuma spicatum</i>	11.6.64	t+p	13,7	3,5	2,7	0,14	1,8	0,22	0,12
		l	14,3	3,9	2,3	0,32	3,1	—	0,16
<i>Paris quadrifolia</i>	7.5.64	l	8,3	2,7	1,0	0,14	3,7	—	0,26
<i>Scilla bifolia</i>	7.5.64	f	9,8	3,3	1,2	0,18	3,3	—	0,25
<i>Arum maculatum</i>	7.5.64	l	8,0	2,5	1,0	0,14	3,7	—	0,24
		p	13,0	3,9	0,84	0,13	1,0	—	0,13
<i>Anemone nemorosa</i>	7.5.64	l	10,7	1,8	2,6	0,18	2,6	0,41	0,18
		t	11,6	3,3	1,7	0,14	1,3	—	0,12
<i>Polygonatum odoratum</i>	7.5.64	l	10,5	3,7	1,7	0,25	3,3	—	—
	11.6.64	l	14,0	3,8	2,7	0,22	—	—	—
<i>Narcissus pseudonarcissus</i> ...	18.4.67	l	7,6	2,5	1,1	0,17	3,9	0,25	0,24
	7.5.64	l	7,8	2,2	1,3	0,15	2,9	—	0,20
<i>Hedera helix</i>	19.1.64	l	7,2	0,95	1,9	0,20	1,7	0,25	0,13
		l	7,7	1,5	1,6	0,30	1,8	—	—
	9.10.63	p	9,9	2,2	2,0	0,083	0,78	—	0,10
		l	9,5	1,3	2,3	0,23	2,1	—	0,16
<i>Rosa arvensis</i>	13.3.64	t	3,3	0,73	0,73	0,14	0,52	—	0,11
<i>Rubus</i> sp. A	19.1.64	l	5,5	0,92	1,3	0,34	1,8	—	0,15
		l	5,2	1,0	1,3	0,26	1,9	—	0,16
<i>Carex digitata</i>	6.7.66	f	7,9	3,6	0,60	0,13	1,0	—	0,20
<i>Cardamine pratensis</i>	27.4.66	l	11,5	2,8	2,3	0,24	4,0	—	0,17
		t	8,4	4,3	0,57	0,26	1,6	—	0,15
<i>Eurynchium striatum</i> (parties vertes)	23.6.68	—	8,3	0,73	0,60	0,095	1,8	0,19	0,18

TABLEAU 11. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Quantités totales (en kg/ha) de cendres et éléments biogènes des principales espèces des strates au sol.

Espèces	Matière sèche	Cendres	K	Ca	Mg	N	S	P
<i>Hedera helix</i>	1.525	134,5	28,2	27,5	2,9	19,7	3,8	1,5
<i>Mercurialis perennis</i>	90,9	13,0	3,1	2,6	0,19	2,3	0,32	0,16
<i>Anemone nemorosa</i>	57,7	6,4	1,5	1,2	0,11	1,1	0,23	0,86
<i>Lamium galeobdolon</i>	90,1	11,9	4,5	1,1	0,30	2,2	0,34	0,16
<i>Viola reichenbachiana</i>	24	2,8	0,78	0,34	0,09	0,65	0,08	0,05
<i>Scilla bifolia</i>	9,8	0,96	0,32	0,12	0,02	0,32	0,03	0,02
<i>Musci</i>	341	28,2	2,48	2,0	0,32	6,1	0,65	0,60
	2.139	198	41	35	3,9	32,4	5,5	3,4

TABLEAU 12. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Teneurs en K et Ca de la sève xylémique des espèces dominantes, à divers moments de l'année (1967), extraite de branches d'environ 3 cm de diamètre.

	<i>Fagus sylvatica</i>		<i>Carpinus betulus</i>		<i>Quercus robur</i>	
	mg/l					
	K	Ca	K	Ca	K	Ca
11 avril	93	78	96	81	21 (*)	18 (*)
8 juin	47	50	62	33	24	4
19 juillet	35	14	31	17	24	4
11 septembre	35	13	22	13	16	3
18 octobre	42	31	30	16	15	4

(*) 10/5.

grandissent encore avant leur chute. La composition chimique de ces écailles (tabl. 14) récoltées dans les trappes à litière et analysées sans triage préalable par espèce, est voisine de celle des bourgeons (fig. 6, tabl. 8 et 9).

Les inflorescences mâles (*Carpinus*), également récoltées dans les trappes à litière, ont une composition chimique comparable à celle des feuilles vertes (tabl. 13) en ce qui concerne Mg, N, S, P; elles sont un peu moins riches en K (0,72 %) et en Ca (1 %) que ces dernières.

En ce qui concerne les fruits, seuls ont été analysés les glands de *Quercus*, dont la biomasse fut largement dominante sur celle des autres fruits pour l'année 1967. La teneur en éléments biogènes de ces glands (tabl. 14) récoltés dans les trappes à litière à la mi-octobre, est plus faible que celle des autres constituants de la « non leaf litter », sauf en ce qui concerne K, presque aussi abondant que dans les feuilles vertes.

TABLEAU 13. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont (1967).
Teneurs (% de la matière sèche) et quantités totales (kg/ha/an) d'éléments biogènes
dans les feuilles vertes (juillet) et dans les feuilles mortes (octobre).

A. — Feuilles vertes.															
Espèces	(*)	Cendres		K		Ca		Mg		N		S		P	
	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha
<i>Quercus robur</i>	1.030	5,2	53,5	1,2	12,4	1,2	12,4	0,12	1,2	2,3	23,7	0,18	1,9	0,15	1,5
<i>Fagus sylvatica</i>	1.040	6,2	64,5	1,1	11,4	1,6	16,7	0,13	1,4	2,0	20,8	0,18	1,9	0,13	1,4
<i>Carpinus betulus</i>	1.300	6,2	80,5	0,83	10,8	1,8	23,4	0,14	1,8	2,0	26,0	0,19	2,5	0,12	1,6
<i>Acer campestre</i>	88	8,2	7,2	1,5	1,3	1,8	1,6	0,23	0,20	2,4	2,1	0,42	0,37	0,18	0,16
	3.458		205,7		35,9		54,1		4,6		72,6		6,67		4,66
B. — Feuilles mortes.															
Espèces	Matière sèche	Cendres		K		Ca		Mg		N		S		P	
	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha
<i>Quercus robur</i>	856	6,0	51,3	0,41	3,5	2,0	17,1	0,11	0,94	1,0	8,6	0,13	1,1	0,03	0,26
<i>Fagus sylvatica</i>	1.155	7,0	81,0	0,58	6,7	2,3	26,6	0,13	1,5	0,78	9,0	0,13	1,5	0,04	0,46
<i>Carpinus betulus</i>	1.000	7,9	79,0	0,43	4,3	2,6	26,0	0,16	1,6	1,4	14,0	0,19	1,9	0,06	0,60
<i>Prunus avium</i>	46	10,7	4,9	0,92	0,42	3,5	1,6	0,29	0,13	0,87	0,4	—	—	0,05	0,023
<i>Acer campestre</i>	88	9,7	8,5	0,39	0,34	3,0	2,6	0,18	0,16	1,0	0,88	0,33	0,29	0,06	0,053
	3.145		224,7		15,26		73,9		4,33		32,88		4,79		1,396

(*) Le poids de feuilles vertes a été calculé d'après les rapports suivants :

Quercus : poids feuilles vertes = poids feuilles mortes × 1,2.
Carpinus : poids feuilles vertes = poids feuilles mortes × 1,3.
Fagus : poids feuilles vertes = poids feuilles mortes × 0,9.

4.1.3. Organes souterrains.

La composition chimique du bois et des écorces des racines d'arbres ne diffère guère de celle de ces mêmes tissus dans les branches et troncs (tabl. 8 et 9, fig. 6).

Les organes souterrains des espèces herbacées (tabl. 7) sont, dans l'ensemble, assez pauvres en éléments biogènes. Ils contiennent rarement plus de 1 % de K et de 0,3 à 1,8 de Ca; leur teneur en Mg est toujours faible, en particulier celle des bulbes de *Narcissus*, qui sont d'ailleurs très peu minéralisés.

La teneur en N varie assez fortement suivant les espèces; la teneur en S est en général plus élevée que la teneur en P, particulièrement faible.

4.2. Quantités totales (fig. 8)

La figure 7 résume les estimations des quantités totales de K, Ca, Mg, N, S, et P contenues dans un hectare de la Chênaie de Virelles. Les organes ligneux ont été récoltés à la fin de l'hiver, les organes foliacés au moment de leur plein épanouissement (échantillon rapporté à la masse totale des feuilles mortes), les autres organes au moment de leur chute.

Les quantités totales de ces mêmes éléments dans la strate au sol sont données au tabl. 13.

Les quantités totales des polyéléments minéraux, contenus dans les organes aériens d'un hectare de la Chênaie de Virelles, constituent ce que l'on pourrait appeler la « minéralomasse » (DUVIGNEAUD, 1966) dont l'incinération fournit environ 3 t de cendres; il faut toutefois noter que la minéralomasse totale comporte Si, Al et oligoéléments non considérés dans la présente étude.

4.2.1. Éléments stockés dans les organes pérennants des espèces ligneuses.

a) Organes aériens.

785 kg de Ca, soit 86 % du Ca total, sont « stockés » dans les organes ligneux pérennants, en particulier dans les écorces des troncs et des branches d'arbres; malgré leur biomasse bien inférieure (13.488 kg/ha) à celle du bois (88.723 kg/ha), les écorces contiennent beaucoup plus de Ca (524 kg) que ce dernier (129 kg).

Le stockage des autres éléments biogènes est moins important; il s'élève à 298 kg pour N, 165 kg pour K, 72 kg pour Mg, 38 kg pour S et 23 kg pour P; pour K, N, S et P, il correspond à 70 % environ de la totalité des éléments contenus dans les parties aériennes de la phytocénose; pour Mg la proportion est plus élevée (80 %).

L'incinération de la biomasse fournit environ 2,5 t de cendres, minéralomasse « stockée » dans les organes ligneux pérennants.

Les rameaux de l'année, récoltés en hiver, portent des bourgeons qui se transforment en pousses feuillées au printemps suivant en perdant leurs écailles; il s'agit là d'organes éphémères, dont il est néanmoins intéressant de connaître le contenu en éléments biogènes. Celui-ci, très faible en raison de la biomasse réduite des bourgeons (une centaine de kg/ha), est de 0,33 kg K, 1,1 kg Ca, 0,11 kg Mg, 2,3 kg N, 0,11 kg S et 0,15 kg P.

b) Organes souterrains.

L'estimation des quantités totales des polyéléments biogènes contenus dans les parties souterraines des arbres et arbustes n'a pu être effectuée que d'une manière très approximative, en raison des difficultés techniques d'évaluation des biomasses (§ 3.1.2). Les quantités estimées correspondent au quart environ des éléments contenus dans les parties aériennes.

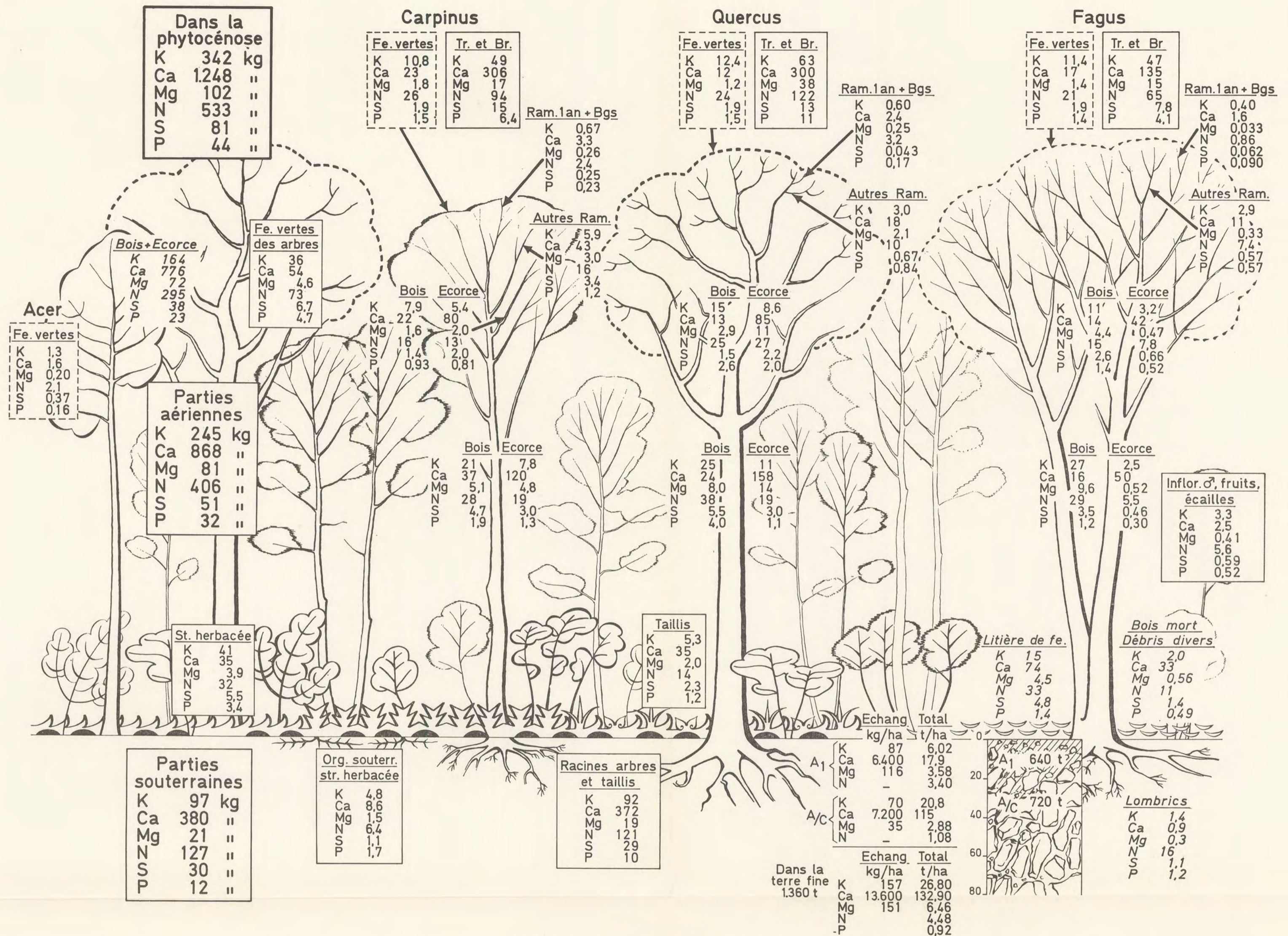


Fig. 8. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Distribution des quantités totales (kg/ha) de polyéléments biogènes dans les divers compartiments de l'écosystème. Pour chacune des espèces dominantes d'arbres et arbustes : *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* et *Carpinus betulus*, sont données, en caractères droits et non encadrés, les valeurs pour les troncs (bois et écorce), les branches (bois et écorce), les rameaux (de diamètre inférieur à 1 cm), les rameaux de l'année, avec bourgeons; toutes ces valeurs correspondent au repos hivernal de la végétation.

Dans les cadres en traits interrompus, figurent les quantités totales de polyéléments biogènes contenus dans les feuilles vertes des trois essences dominantes; on y a ajouté celles des feuilles d'*Acer campestre*.

Les cadres en trait plein mince contiennent les totaux des divers compartiments (troncs, branches et rameaux de *Quercus*, *Carpinus*, *Fagus*; inflorescences, fruits, écailles, taillis, nappe foliaire des arbres et arbustes, strate herbacée), qui concourent à la minéralomasse totale des parties aériennes (cadre au milieu, à gauche, en caractères plus grands).

La disposition est la même pour les valeurs des organes souterrains, en beaucoup moins précis.

En italique et non encadrés, on trouvera des éléments d'information, comme les quantités totales à l'hectare d'éléments biogènes contenus dans les organes ligneux aériens (bois+écorce=somme des troncs et branches des essences dominantes), la litière de feuilles mortes, le bois mort et les débris divers, les Lombricides du sol.

L'édaphotope est caractérisé par le poids de terre fine à l'hectare et les quantités totales des divers éléments totaux (extraction à H.F.) et échangeables dans cette terre fine.

TABLEAU 14. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Teneurs (en % de la matière sèche) et restitution annuelle
d'éléments biogènes par les divers constituants de la litière, tombés en 1967
(pour le détail des feuilles mortes, voir tabl. 12).

	Matière sèche kg/ha/ an	K		Ca		Mg		N		S		P	
		% matière sèche	kg/ha/ an	% matière sèche	kg/ha/ an	% matière sèche	kg/ha/ an	% matière sèche	kg/ha/ an	% matière sèche	kg/ha/ an	% matière sèche	kg/ha/ an
Branches mortes	720	0,04	0,30	1,9	13,7	0,027	0,19	0,42	3,0	0,06	0,43	0,01	0,08
Rameaux morts	690	0,16	1,10	2,5	16,5	0,051	0,35	0,92	6,3	0,11	0,76	0,04	0,30
Inflorescences (*)	26	0,72	0,19	1,0	0,26	0,15	0,040	2,3	0,61	0,20	0,05	0,19	0,050
Fruits (glands)	243	0,98	2,4	0,15	0,36	0,060	0,15	0,89	2,1	0,10	0,24	0,08	0,21
Ecailles	216	0,39	0,84	0,90	1,9	0,10	0,22	1,3	2,84	0,14	0,30	0,12	0,26
Mélange	187		0,57		3,1		0,11		1,74		0,19		0,11
Total arrondi	2.082		5,4		36		1,1		16,6		1,97		1,01
Feuilles mortes	3.165		15,3		74		4,5		32,9		4,8		1,4
Total	5.247		21		110		5,6		50		6,8		2,4

(*) L'analyse a été faite sur des châtons de *Carpinus* récoltés en 1968.

4.2.2. Éléments contenus dans les organes souterrains des espèces herbacées.

Les quantités totales d'éléments biogènes contenus dans les organes souterrains des espèces herbacées s'élèvent à 4,8 kg K, 8,6 kg Ca, 1,5 kg Mg, 6,4 kg N, 1,1 kg S et 1,7 kg P. Les proportions d'éléments stockés dans ces organes n'ont pas encore été établies, en raison du manque de données précises concernant la durée de vie de ceux-ci. C'est pourquoi, le stockage des éléments biogènes dans les organes souterrains a été négligé provisoirement dans l'estimation des éléments retenus (voir § 7).

4.2.3. Éléments contenus dans les organes aériens caducs.

a) Feuilles.

Les quantités totales de K, Mg, S et P contenues dans les feuilles d'arbres (respectivement 36, 4,6, 6,7 et 4,7 kg/ha) et dans les organes aériens d'espèces herbacées (41, 3,9 5,5 et 3,4 kg/ha) sont voisines; par contre, les quantités totales de Ca et de N contenues dans les feuilles d'arbres (54 et 73 kg/ha) sont nettement plus élevées que dans les feuilles des espèces herbacées (35 et 32 kg/ha).

La minéralomasse des feuilles d'arbres, de même que celle des feuilles des espèces herbacées, correspond à 200 kg de cendres environ.

b) Écailles, inflorescences, fruits, cupules.

Ces divers organes, recueillis dans des trappes à litière au moment de leur chute, restituent au sol la totalité des éléments biogènes qu'ils contiennent (tabl. 14); c'est pourquoi nous renvoyons le lecteur au § de la restitution (voir § 8).

c) Bois mort.

Les éléments contenus dans le bois mort sont également restitués dans leur totalité (tabl. 14) et seront discutés au § 8.

TABLEAU 15. — Chênaie mélangée de Virelles-Blaimont.

Teneurs en cendres et éléments biogènes des organes souterrains de la strate herbacée (en % de la matière sèche).

Pour S, on a pris, pour la plupart des espèces, une valeur moyenne de 0,20 %.

	Cendres	K	Ca	Mg	N	S	P
<i>Anemone nemorosa</i> (rhizomes)	5,8	0,86	0,34	0,25	1,0	0,24	0,061
<i>Scilla bifolia</i> (bulbes)	6,0	0,84	1,07	0,40	1,16	(0,20)	0,13
<i>Narcissus pseudonarcissus</i> (bulbes)	2,7	0,37	0,70	0,040	0,66	0,15	0,066
<i>Mercurialis perennis</i> (racines)	7,8	0,82	1,85	0,30	1,28	0,18	0,086
<i>Carex digitata</i> (racines)	4,7	0,80	0,54	0,11	0,68	(0,20)	0,063
<i>Melica uniflora</i> (racines)	4,1	0,54	0,27	0,06	0,52	(0,20)	0,044
<i>Viola reichenbachiana</i> (racines)	6,1	0,62	1,27	0,29	1,35	(0,20)	0,081
<i>Lamium galeobdolon</i> (racines)	9,6	1,22	0,43	0,20	1,98	(0,20)	0,14
<i>Hedera helix</i> (racines)	12,9	0,81	1,70	0,17	0,65	(0,20)	0,093

5. PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE.

(Fig. 9.)

Il convient de distinguer entre productivité primaire brute et productivité primaire nette.

La productivité nette est celle qui correspond à l'augmentation réelle en matière sèche du tapis végétal : c'est la vitesse de production de la biomasse. On la mesure en unités de poids par unité de surface de sol par unité de temps. Nous avons utilisé des t/ha/an, ou, si la productivité était peu importante, des kg/ha/an.

C'est la productivité nette qui intéresse essentiellement le grand public. Il convient toutefois de ne pas perdre de vue la productivité brute, productivité photosynthétique totale au niveau des chloroplastes, dont une importante partie va ensuite se perdre par respiration, tant de jour que de nuit, au niveau des feuilles, du cambium des branches et des racines, et des extrémités radiculaires.

Cette productivité brute s'évalue par l'étude des échanges gazeux lors de la photosynthèse, ou par des dosages de chlorophylle par unité de surface de sol ou par unité de surface des nappes foliaires.

La productivité nette est donc égale à la productivité brute moins les pertes dues à la respiration. Elle peut s'amenuiser plus ou moins fortement pendant le temps de l'observation, par suite de vicissitudes intrinsèques ou extérieures à la phytocénose : des plantes peuvent mourir, ou tout au moins perdre certains organes (feuilles, fruits, branches ou racines); des plantes peuvent disparaître si elles sont récoltées par l'homme; des parties végétales plus ou moins importantes peuvent être consommées par des animaux herbivores.

De cette manière, pour suivre le cours cumulatif de la production de matière sèche végétale au cours de la période choisie, il convient de faire la somme des données suivantes déterminées périodiquement (I.B.P. News n° 9) :

- a) Changement de biomasse des plantes photosynthétiques.
- b) Pertes végétales par mort ou chute de parties au-dessus ou au-dessous de la surface du sol.
- c) Récoltes par l'homme.
- d) Consommation de plantes ou organes végétaux par animaux herbivores.

Mais c'est ici que les interprétations diffèrent; beaucoup de forestiers, principalement intéressés par la production de bois, estiment que, pour le calcul de la production nette, les pertes par chute d'organes doivent être déduites, comme les pertes respiratoires, de la productivité brute : « Production nette égale production brute moins perte de matière sèche par respiration dans les racines, la tige, les branches et les feuilles ainsi que perte de racines, de branches et de feuilles » (MULLER, 1965).

En fait, enlever les feuilles de la production nette revient à considérer que, dans le cas d'écosystèmes herbacés (prairies, steppes, savanes), cette production est quasi restreinte à celle des racines et des souches souterraines. Enlever les feuilles de la production nette est aussi minimiser le rôle extrêmement important qu'elles jouent comme aliment de départ du réseau trophique des consommateurs et des bioréducteurs vers la productivité secondaire.

Aussi de nombreux écologistes ajoutent-ils les feuilles (et les autres éléments de la phytocénose perdus ou consommés pendant le temps de l'observation) à la productivité nette des tiges, branches et racines, tout au moins s'il s'agit, ce qui est le cas le plus fréquent, de la productivité annuelle. C'est ce que nous avons fait dans le présent travail.

Les deux points de vue profondément divergents sur une définition fondamentale sont la cause de confusions, de mauvaises interprétations de résultats, de difficultés pour ceux qui veulent réaliser une synthèse. Il conviendrait de mieux distinguer *productivité nette* et *accroissement*, ce dernier terme étant réservé à la production d'organes pérennants, et le plus souvent à la production d'organes ligneux aériens; nous avons dans ce qui suit utilisé les deux concepts dans le sens que nous venons de leur donner.

5.1. Productivité des arbres.

5.1.1. Troncs.

La productivité annuelle moyenne a été établie par la mesure des cernes produits au cours des dix dernières années (1956-1965) ayant précédé l'abattage des arbres.

Pour les troncs, elle a été calculée sur des rondelles prélevées à divers niveaux, sur un certain nombre d'arbres échantillons (environ 8 par espèce).

Pour chaque arbre, la moyenne des épaisseurs des 10 derniers cernes du bois, mesurées au 1/10 de mm sur 2 diamètres perpendiculaires et pour chaque rondelle, a été convertie en volume d'accroissement, puis en poids en multipliant par la densité. En prenant le 1/10, on obtient ainsi la productivité annuelle moyenne en bois du tronc.

L'épaisseur de l'accroissement en écorce, pour les Chênes et les Hêtres, a été obtenue en multipliant l'épaisseur de l'accroissement du bois par un coefficient renseigné par PARDE et qui vaut 0,107 pour *Quercus* et 0,023 pour *Fagus*.

La productivité en écorce a été obtenue par le calcul du volume, puis du poids d'accroissement.

Pour les *Carpinus*, PARDE ne renseigne pas de coefficient; on a appliqué, au poids d'accroissement du bois, le rapport écorce/bois du tronc, obtenant ainsi l'accroissement en écorce.

Les valeurs de productivité en bois et en écorce des troncs échantillons ont alors été mises en graphiques, portant en abscisse la circonférence des troncs à 1,3 m.

La relation obtenue est plus ou moins étroite selon l'espèce (fig. 10) et sert d'abaque pour calculer la productivité des arbres de la parcelle d'étude, en lisant pour chaque classe de l'inventaire la productivité moyenne du bois et de l'écorce et en multipliant par le nombre d'arbres de la classe.

La figure 9 synthétise les résultats obtenus.

5.1.2. Houppiers.

Pour les houppiers, le calcul est immédiatement rapporté à l'hectare puisque, dans ce cas, la productivité a été calculée par catégorie et non par arbre.

Pour les catégories de diamètre supérieur à 1 cm, les 10 derniers cernes d'accroissement ont été mesurés sur des rondelles découpées dans des échantillons de chaque catégorie et provenant de plusieurs arbres.

L'épaisseur des 10 cernes est convertie en volume, puis en poids pour l'échantillon considéré. On peut ainsi calculer un pourcentage d'accroissement annuel de bois pour chaque échantillon mesuré. La moyenne des valeurs obtenues au sein de chaque catégorie, appliquée au poids total de la catégorie à l'hectare, donne la productivité en bois de cette catégorie.

La productivité en écorce est dérivée de la productivité en bois à laquelle on a appliqué le rapport moyen des poids écorce/bois, obtenu par écorçage (voir § 3.1.1).

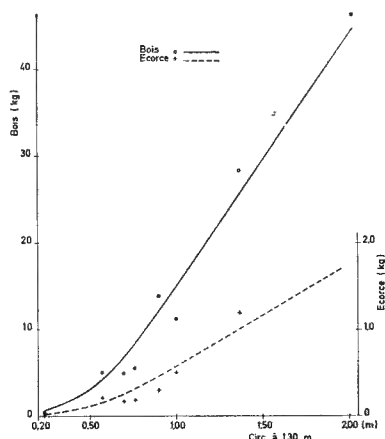


FIG. 10. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Relation entre la productivité annuelle en bois et écorce des troncs et la circonférence à 1,3 m chez *Fagus sylvatica*.

Pour la catégorie des rameaux inférieurs à 1 cm de diamètre, les séparations des rameaux d'un an ont permis de calculer le poids de ces rameaux à l'hectare. Les rameaux d'un an sont des constituants de la productivité annuelle. La productivité des rameaux plus âgés et jusqu'à 1 cm de diamètre a été obtenue en divisant leur masse par leur âge moyen; celui-ci était de 9 ans pour *Quercus*, de 11 ans pour *Fagus* et de 12 ans pour *Carpinus*.

La figure 9 synthétise les résultats obtenus.

5.1.3. Accroissement des organes ligneux aériens.

Ainsi, pour les troncs, la productivité a été calculée par arbre, tandis que pour les branches et rameaux, elle l'a été par catégorie.

La productivité des organes ligneux aériens des arbres (accroissement) s'élève, par hectare et par an, à 1.787 kg pour les Hêtres, 1.783 kg pour les Chênes et 2.550 kg pour les Charmes, soit au total 6.180 kg. La synthèse des résultats est donnée à la figure 9. Le tableau 16 donne le détail de cet accroissement annuel.

5.1.4. Racines.

On a supposé que la productivité des racines d'arbres et arbustes a le même rythme que celle des organes ligneux aériens. On a donc appliqué à la biomasse des racines d'arbres (34.600 kg) le rapport entre la productivité et la biomasse des parties aériennes des arbres, obtenant ainsi une productivité très approximative de 2 t/ha/an.

5.1.5. Feuilles.

Les feuilles mortes, restituées sous forme de litière, constituent une partie importante de la productivité annuelle.

La technique de récolte de la litière de feuilles dans la parcelle d'étude (Virelles I, voir § 1.2) est expliquée au § 3.1.3. En 1967, par hectare, 856 kg de feuilles de *Quercus*, 1.155 kg de feuilles de *Fagus*, 1.000 kg de feuilles de *Carpinus*, 46 kg de feuilles de *Prunus avium* et 88 kg de feuilles de *Acer campestre* sont tombés dans cette parcelle.

TABLEAU 16. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Accroissement annuel de la strate arborescente (parties aériennes), en kg/ha.

	<i>Quercus</i> (195 individus)		<i>Fagus</i> (87 individus)		<i>Carpinus</i> (1.135 individus)	
Rameaux :						
1 an	146		84		118	
2 ans	76		60		66,5	
3 ans	55		53		54,7	
+3 ans → 1 cm	101		78		153	
Total	378	378	275	275	392,2	392
Branches Ø (cm) :						
1-3	231,3		200,6		514,0	
3-5	134,3		98,8		180,0	
5-7	138,1		78,1		58,6	
7-10	91,5		93,4		2,1	
10-15	116,7		82,5			
15-20	35,8		32,7			
20-25	6,66		2,17			
Total	754,36	754	588,27	588	754,7	754
Houppier (total)		1.132		863		1.147
Troncs		651		923		1.403
Total		1.783		1.786		2.550

Dans les autres parcelles d'études de la station (voir § 1.2), les feuilles sont récoltées à même le sol, dans des carrés de 1 m².

Voici, d'après DUVIGNEAUD, DENAEYER-DE SMET, MARBAISE (1969), les quantités de feuilles mortes tombées annuellement pendant les années 1965, 1966, 1967 et 1968, dans les différentes parcelles :

	1965	1966		1967		1968 ⁽¹³⁾	
	t/ha	Nb/ha	t/ha	Nb/ha	t/ha	Nb/ha	t/ha
Virelles I	2,20	50,10 ⁶	3,16	49,10 ⁶	3,17	37,10 ⁶	2,3
Virelles II	2,60	44,10 ⁶	3,77	41,10 ⁶	3,43	24,10 ⁶	2,2
Virelles IV	2,23	36,10 ⁶	3,10	36,10 ⁶	3,46	34,10 ⁶	2,6
Virelles V	—	—	—	—	—	25,10 ⁶	2,7

On constate que pour l'année 1967, considérée dans la présente étude, et l'année 1966, la productivité en feuilles a été très bonne; les années 1965 et 1968 ont été moins favorables.

⁽¹³⁾ Noter qu'en 1968, à l'exception de la parcelle I, les feuilles ont été récoltées en une seule fois, au début de décembre 1968.

5.1.6. Ecailles, fleurs et fruits (tabl. 14).

Il y a chaque année une importante production d'écailles assurant la protection des bourgeons. Ces écailles tombent au printemps suivant, sous forme de litière, après débouillage. On les recueille ainsi sous forme de matière organique morte, et elles jouent un certain rôle, lors du cycle minéral, dans la restitution au sol des éléments absorbés.

Il faut veiller, dans les calculs de productivité, à ne pas les compter deux fois, d'abord sous forme de bourgeons, ensuite sous forme d'écailles tombées dans la litière.

Bien qu'une certaine partie des bourgeons soit composée de tissus jeunes ou méristématiques de pousses feuillées, la masse d'écailles recueillies lors de leur chute, principalement en avril, dans les trappes à litière, est supérieure à celle des bourgeons récoltés sur les arbres pendant l'hiver (séparés des rameaux de l'année); il semble que la biomasse des écailles augmente lors du débouillage des bourgeons. C'est pourquoi nous avons estimé, comme productivité annuelle, la masse des écailles au moment de leur chute (216 kg/ha).

Les inflorescences mâles, les cupules et les fruits produits annuellement sont en quantité fort variable d'une année à l'autre et suivant les espèces.

Ces organes sont aussi récoltés, lors de leur chute, dans les trappes à litière; la phénologie de la chute est représentée à la figure 11.

Les inflorescences mâles tombent au printemps : les châtons de *Carpinus* en avril, les inflorescences en pinceau de *Fagus*, en mai; ces inflorescences tombent d'une seule pièce et leur triage est facile; les châtons mâles de *Quercus*, au contraire, se décomposent et l'on en recueille, en avril, de grandes quantités d'anthères détachées, mais dont le décompte est impossible.

Les fruits tombent en automne et en hiver : les fruits et cupules de *Quercus* tombent en septembre et octobre; les fruits de *Carpinus* attachés à leur bractée trifide (le poids d'un fruit est à peu près égal à celui de la bractée qui le porte : un lot de 125 g comporte 62 g d'ailles et 63 g de fruits) mettent plusieurs mois à tomber (fin septembre à mars); les faînes (fruits de *Fagus*) se détachent en automne (octobre) de leurs cupules qui se détachent à leur tour progressivement des arbres en automne et tout au long de l'hiver (octobre à février); au point de vue de la biomasse, notons qu'un fruit moyen de *Fagus* pèse :

1 cupule	0,49 g
2 faînes	0,35 g
											total	0,84 g

Dans le présent travail, nous avons utilisé les données de 1967. En 1968, floraisons et fructifications se firent sur une échelle toute différente; ce fut une année exceptionnelle de fructification de *Carpinus* et de *Fagus*. Le tableau suivant permet une comparaison entre les deux années; il montre qu'à Virelles, la fructification de *Quercus* s'est effectuée en sens inverse de celle des deux autres espèces.

		kg/ha/an				
		Fleurs		Fruits et cupules	Fruits	Cupules
		1967	1968	1967	1968	
<i>Carpinus</i>	7,4	130	13,6	385	365
<i>Fagus</i>	19,0	112	5,1	190	275
<i>Quercus</i>	?	?	227		4,35
Total ...				245,7	1.219	

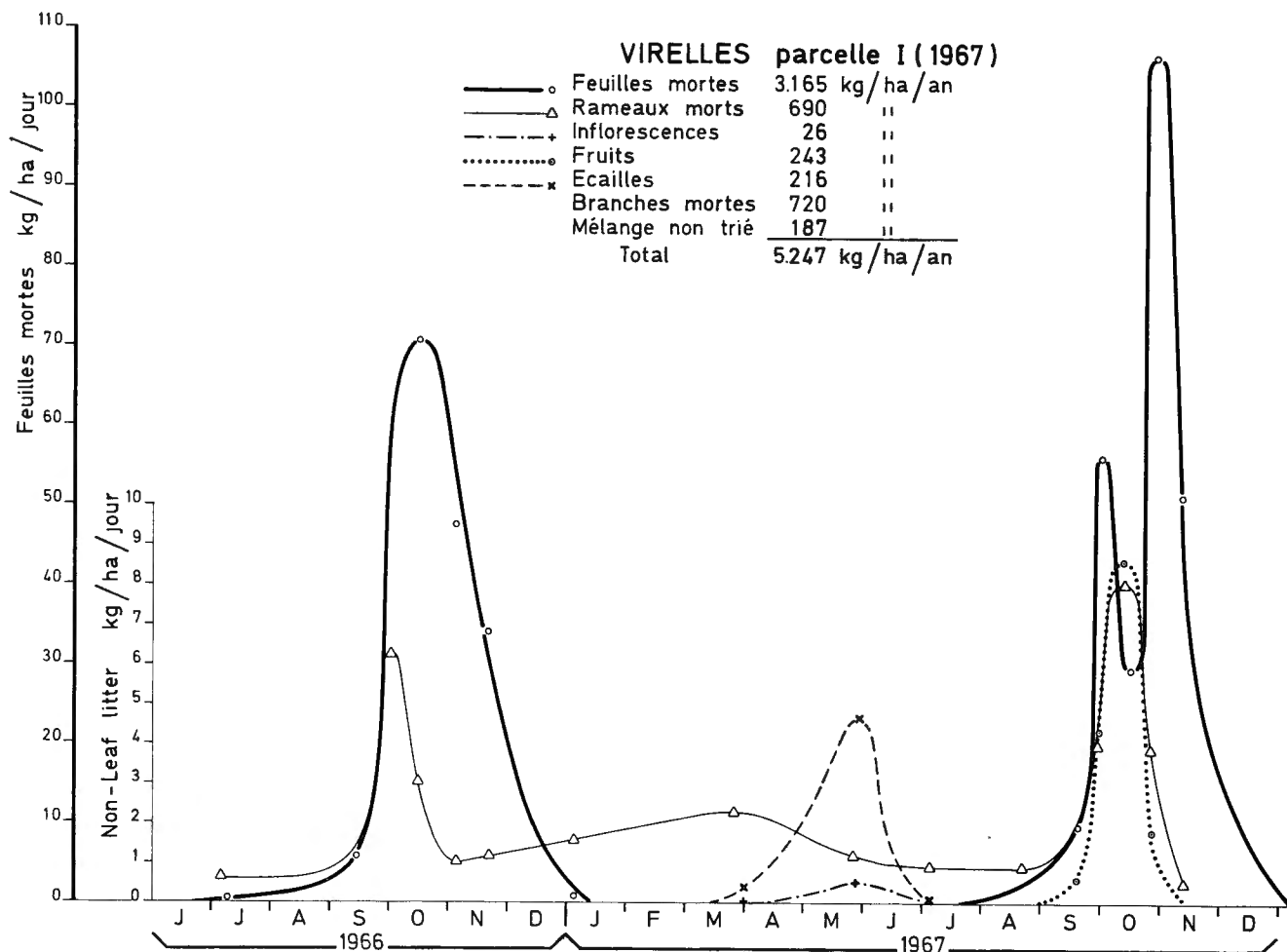


FIG. 11. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Succession qualitative et quantitative des chutes de litière au cours de l'année 1967; quantités totales annuelles des divers constituants de cette litière.

Chaque point de la courbe est obtenu en divisant le poids de litière récoltée au cours d'un intervalle de temps déterminé, par le nombre de jours de cet intervalle.

5.1.7. Divers.

On récolte aussi dans les trappes à litière des quantités assez importantes d'« éléments divers ». Ceux-ci sont particulièrement importants au printemps. Dans une masse amorphe noire ou brune, pulvérulente, gluante par temps de pluie, d'excréments de chenilles, exsudats divers, ou fragments de liège et d'épiderme, on trouve des anthères, des bractées, des morceaux de lichens ou d'écorces, des noyaux de cerises souvent brisés, des queues de cerises, des pattes et ailes d'insectes, des coquilles de mollusques, des ossements de vertébrés provenant de repas de rapaces, etc. Le 10 mai 1967, la « pluie » de divers (18,8 kg/ha) était surtout composée d'excréments de chenilles et de poudre noire d'écorces; le 13 juin 1967, elle comportait principalement des bractées brun foncé.

5.2. La productivité des arbustes.

La productivité de chaque espèce d'arbustes étudiée a été obtenue en divisant la biomasse par l'âge moyen. Elle vaut 165 kg pour *Carpinus*, 34,8 kg pour *Corylus*, 12,5 kg pour *Cornus* et 4,05 kg pour *Crataegus*, soit un total de 216 kg par hectare et par an.

5.3. Le bois mort.

A la productivité de la phytocénose, il faut encore ajouter le bois mort (rameaux, branches, éventuellement arbres entiers) récolté annuellement; 720 kg de gros bois mort (branches mortes) et 690 kg de rameaux morts, soit un total de 1.410 kg/ha ont été récoltés en 1967 (pour plus de détails, voir chap. 6).

5.4. Les strates au sol.

On a considéré que la productivité annuelle des strates au sol était équivalente à leur biomasse au stade optimal de leur développement, sauf dans le cas du Lierre et des Mousses qui sont des evergreen. En ce qui concerne *Hedera helix*, il fut constaté que les feuilles vivent en moyenne deux ans; leur biomasse a été divisée par deux. Une estimation très approximative de la productivité des tiges et stolons a été faite en divisant leur biomasse par leur âge moyen.

Le tableau 5 illustre la productivité de la strate herbacée.

Pour les Mousses, la productivité a été estimée à 1/4 de la biomasse, ce qui est probablement trop faible.

La productivité des organes souterrains de la strate au sol, soit 134 kg, a été obtenue empiriquement en divisant leur biomasse par 5.

5.5. Organes consommés.

Il conviendrait d'ajouter à la productivité primaire la quantité d'organes vivants de la phytocénose consommés par les consommateurs primaires herbivores; il s'agit principalement, dans le cas étudié, de la consommation des feuilles par les chenilles. Certaines années, certaines forêts caducifoliées de Belgique sont l'objet de véritables invasions de chenilles qui provoquent, au printemps, une défoliation plus ou moins importante; la biomasse ainsi consommée peut être évaluée par la mesure de la surface des découpures et perforations des limbes foliaires, ou en multipliant par 1,9 les excréments de chenilles recueillis (CARLISLE et al., 1968).

Il se fait que la forêt calciphyte de Virelles-Blaimont ici étudiée n'a pas présenté, au cours de ces dernières années, d'attaque importante par chenilles, ce qui nous a permis de négliger le poste : quantité de la nappe foliaire des arbres consommée par les parasites.

En ce qui concerne la strate herbacée, elle est presque entièrement consommée « debout » en fin de saison par les herbivores les plus divers, de sorte que bien peu de biomasse s'ajoute à la litière. C'est pourquoi nous avons considéré comme productivité primaire de cette strate la phase optimale de développement de ses divers constituants.

Il arrive qu'en pleine période de développement, certaines populations végétales de la strate au sol soient véritablement envahies par les Champignons parasites : *Mercurialis perennis* est ainsi fréquemment attaqué par l'Urédinée *Synchytrium mercurialis* (ТАНОН, 1968).

Nous avons négligé ce problème, d'ailleurs peu important pour ce qui nous occupe ici, faute de méthode adéquate.

5.6. Organes exportés.

Dans les forêts exploitées, l'homme procède par éclaircies, enlevant à intervalles réguliers des matériaux ligneux surtout sous forme de troncs d'arbres abattus.

Ces éclaircies, qui permettent l'utilisation rationnelle de la production forestière, et qui maintiennent d'ailleurs la productivité à un haut niveau en plaçant les arbres restés debout dans les conditions de compétitions les plus favorables à leur développement, sont réglées par

des usages forestiers; pour la forêt en reconversion de Virelles, les éclaircies ont lieu tous les 10 ans; la dernière eut lieu en 1959, ce qui fait que pendant le temps de notre étude, il n'y a pas eu d'exportation de ce type. Pour la futaie de Chênes sur taillis de Charmes et Coudriers, qui est une forme jusqu'ici fréquente d'exploitation forestière en Belgique, les éclaircies, tant des arbres de la futaie que du taillis, ont lieu tous les 20-25 ans; la futaie de ce type par nous étudiée à Wavreille-Wève, l'a été au moment des éclaircies, et ce sont les matériaux de celles-ci qui nous ont permis l'échantillonnage ayant mené aux abaques de biomasse et de productivité (DUVIGNEAUD, 1968) pour les années ayant précédé les coupes; là encore, par conséquent, les éclaircies sont non seulement sans interférences avec nos résultats, mais au contraire maintiennent la production à un niveau optimum constant qui permet les comparaisons nécessaires.

Si l'on veut néanmoins se faire une idée de l'exportation par éclaircies, on dispose de données moyennes calculées par RENNIE pour l'ensemble des forêts feuillues caducifoliées européennes, ramenées à l'âge de 100 ans.

En 100 ans, dans ces forêts, il y a exportation, par éclaircies, de :

887 kg/ha de Ca (surtout par les écorces),
238 kg/ha de K,
54 kg/ha de P.

L'exportation correspondante, pendant 100 ans, pour un assolement quadriennal comprenant avoine, foin, pommes de terre et navets, est de :

2.420 kg/ha de Ca,
7.400 kg/ha de K,
1.060 kg/ha de P.

Elle montre à quel point les cultures sont plus exigeantes que les forêts.

Dans le cas par nous étudié de cycle annuel, nous pourrions ajouter, comme éléments exportés, comparés à ceux des cultures :

	Forêt de feuillus	Culture
Ca	8,9 kg/ha	24,2 kg/ha
K	2,4 kg/ha	74,0 kg/ha
P	0,5 kg/ha	10,6 kg/ha

5.7. La productivité totale.

Ainsi la productivité des organes ligneux pérennants (accroissement du bois et de l'écorce des arbres et arbustes, production des organes souterrains de la strate herbacée) s'élève à 8.470 kg par an, et la productivité des organes caducs (litière de feuilles, « non leaf litter », parties aériennes des strates au sol) vaut 5.905 kg, c'est-à-dire que la productivité totale de la phytocénose peut être évaluée à 14,4 t par hectare et par an.

Répetons que l'accroissement des organes ligneux aériens est de 6.120 kg/ha dont 2.977 kg de troncs, mesure intéressant particulièrement les forestiers.

Remarquons encore que nous n'avons pas tenu compte des racines mortes (quantité impossible à estimer, mais très peu importante vis-à-vis de l'ensemble). Notons aussi qu'au cours de la période considérée pour l'accroissement (1956 à 1965), il n'y a pas eu d'exportation par exploitation humaine.

6. MATIÈRE ORGANIQUE MORTE ET SON RECYCLAGE. CHAÎNES DE DÉCOMPOSITION (CHAMPIGNONS, LOMBRICS).

Chaque année, la forêt « produit » une certaine quantité de matière organique morte, qui tombe sur le sol sous forme de litière.

Celle-ci est surtout composée de feuilles mortes, rameaux morts, branches mortes, arbres morts; il faut y ajouter les inflorescences desséchées (châtons), les cupules, les fruits, les écailles des bourgeons.

6.1. Une estimation de la production de bois mort ne nous paraît précise que si elle donne une valeur moyenne pour un grand nombre d'années; la quantité que l'on récolte annuellement dépend en effet de facteurs très variables, comme l'intensité du vent et l'importance du poids de la neige; nous n'avons cependant pu utiliser ici que la quantité tombée en 1967; remarquons que la chute de bois mort est périodique et se produit surtout à la fin de l'automne, en même temps que la chute des feuilles (fig. 11).

Il y a en fait, dans l'écosystème, trois principales catégories de bois mort :

- le bois mort sur pied,
- le bois mort tombé au sol (faisant partie de la litière totale),
branches, rameaux.

6.1.1. La quantité de bois mort sur pied est estimée lors de l'abattage d'arbres échantillons; il est peu abondant dans la forêt mélangée de Virelles-Blaimont à cause du jeune âge de celle-ci; nous n'avons pas décelé de quantités estimables de bois mort sur les 17 *Carpinus* abattus; il en fut presque de même sur *Fagus*, à l'exception d'un *Fagus* gros et plus âgé que les autres, d'une biomasse aérienne de 2.803 kg, qui portait 24 kg de branches mortes.

Seuls, les *Quercus* paraissent avoir un mode de croissance qui détermine la séparation d'un certain nombre de branches mortes, de plus en plus important avec l'âge. Chez les *Quercus* abattus pour échantillonnage, nous avons observé en moyenne 10 kg de branches mortes par arbre, représentant au total 1.950 kg de bois mort sur pied à l'hectare.

Toute différente est la situation dans la vieille Chênaie sur taillis, de Wavreille-Wève (fig 15). Tant les *Quercus* de 150 ans de la futaie que les *Corylus* ou *Carpinus* de 22 ans du taillis parvenus au terme d'une révolution, comportent une grande quantité de bois mort debout : sur *Quercus*, ce bois mort s'élève à 4,8 t à l'hectare; le taillis (*Corylus* et *Carpinus*) contient 1,2 t de brins morts par hectare.

Ceci s'explique, pour les Chênes, par le grand âge; pour les arbustes, par une densité très forte de « population » des brins, qui aboutit à l'élimination d'un grand nombre d'entre eux.

6.1.2. Le bois mort tombé au sol se divise techniquement en deux catégories : des fragments courts de rameaux (diamètre inférieur à 1 cm), qui sont récoltés dans les trappes à litière et des morceaux hétéroclites de branches diverses (diamètre supérieur à 1 cm), qui sont récoltés au sol dans de grands carrés délimités par du fil de fer; à Virelles I, on a utilisé 7 carrés, d'une surface totale de 102 m².

Ramenées à l'hectare, les quantités de bois mort tombées au sol en 1967 à Virelles, s'élevaient à :

720 kg de branches mortes,
690 kg de rameaux morts (tabl. 14).

6.2. En ce qui concerne les écailles des bourgeons, nous renvoyons le lecteur à ce qui a été dit précédemment (voir § 6).

Feuilles mortes, inflorescences, cupules, écailles sont vraiment de la productivité annuelle. Le bois mort par contre, n'est qu'une moyenne annuelle des quantités chutantes et recueillies chaque année; il doit cependant être incorporé à la productivité primaire (voir chapitre 5, introduction); il ne doit pas, par contre, être introduit dans le calcul de l'accroissement.

6.3. La litière est le point de départ de diverses chaînes trophiques de décomposition; le bois mort sert de nourriture à des mycocénoses diverses (voir § 1.4.2); les feuilles, attaquées par de nombreux micromycètes et bactéries, sont en grande partie entraînées en profondeur par les lombrics, et une partie de leur matière organique incorporée par mélange au sol minéral pour former un horizon A_1 assez important : l'argile brun-rouge de décalcification devient brun-noir.

Si on détermine par analyse chimique la matière organique (surtout morte) de A_1 , on trouve que sa masse est d'environ 120 t/ha, ce qui est du même ordre de grandeur que la biomasse de la phytocénose.

La capacité d'absorption de cet humus du type mull est certainement énorme, mais nous n'avons pu séparer les cations ainsi accumulés de ceux de l'ensemble de l'horizon A_1 , dont la teneur en bases échangeables est, pour 100 g de sol sec, 50 meq Ca^{++} , 1,5 meq Mg^{++} , 0,35 meq K^+ .

L'énorme quantité de N retenue (330 kg/100 t de sol, soit 4.480 kg/ha) est aussi imputable à cet humus; le C/N bas indique la présence de mull calcique peu décomposable, et le peu d'assimilabilité de ce N.

Le fonctionnement des chaînes de décomposition est très rapide. Les feuilles de *Carpinus*, *Acer*, *Prunus* (et aussi *Tilia* et *Fraxinus* dans d'autres parcelles non reprises ici) sont aisément consommées après avoir été transformées en dentelles par disparition des plages limbiaires. Les feuilles de *Quercus* et de *Fagus* disparaissent plus lentement; après un an, quand a lieu la nouvelle chute de litière, les feuilles de *Quercus* encore visibles sont toutes réduites à leurs nervures principales; les feuilles de *Fagus* disparaissent moins vite et il en subsiste un certain nombre à limbe plus ou moins fragmenté; elles ne disparaîtront entièrement qu'après 15 mois. Quoi qu'il en soit, plus de 90 % de la litière de feuilles est, dans l'année qui suit sa chute, incorporée au sol (FROMENT et MOMMAERTS-BILLET, 1969).

C'est-à-dire que l'on peut en gros assimiler les quantités d'éléments biogènes contenues dans cette litière de feuilles à une restitution annuelle de ces éléments.

Comme il n'y a pas accumulation de bois mort à la surface du sol, on peut considérer qu'il en va de même pour ce type de litière, bien que, dans ce cas, le recyclage (« turn over ») prenne plusieurs années.

6.4. La biomasse des lombrics a été estimée à plusieurs reprises, par extraction, en traitant le sol par la paraldéhyde (tabl. 17). Cette biomasse, d'environ 185 kg de matière sèche/ha

(correspondant à 2 t de matière fraîche/ha) contient surtout N (8,5 %), mais aussi des quantités appréciables de P (0,64 %) et de S (0,62 %); les cations sont en quantité relativement faible : 0,48 % de Ca, 0,75 de K. Les détails des teneurs et quantités totales sont donnés au tableau 17.

TABLEAU 17. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Teneurs et quantités totales de polyéléments biogènes contenus dans les Lombrics
d'un hectare de sol forestier.

	En % de la matière sèche								
	Cendres	K	Ca	Mg	N	S	P	Na	Insoluble
I. — Teneurs.									
A. — Individus de 10 à 20 cm de longueur :									
14 février 1968	19	0,77	0,52	0,08	8,5	0,55	0,80	0,33	10,0
4 octobre 1968	18	0,91	0,55	0,14	8,8	0,67	0,57	0,25	8,6
B. — Individus de 5 à 10 cm de longueur.									
14 février 1968	24	0,68	0,42	0,31	8,8	0,68	0,76	0,27	14,7
4 octobre 1968	24	0,64	0,41	0,09	7,9	0,63	0,44	0,26	15,3
C. — Moyenne de A+B :									
14 février 1968	22	0,72	0,47	0,20	8,7	0,60	0,78	0,30	12
4 octobre 1968	21	0,77	0,48	0,11	8,4	0,65	0,51	0,26	11,9
D. — Moyenne pour l'année	21	0,75	0,48	0,16	8,5	0,63	0,64	0,28	12,0
En kg/ha									
II. — Quantités totales contenues dans la biomasse moyenne des Lombrics dans 1 ha (185 kg matière sèche) ...	40	1,4	0,9	0,3	16	1,1	1,2	0,5	22

6.5. La teneur en éléments minéraux des carpophores de certaines Basidiomycètes saprophytes dominants est donnée au tableau 18.

Deux mesures des biomasses ont été effectuées le 4 octobre 1967 par F. MOMMAERTS-BILLIET; *Lactarius pallidus* est certainement l'espèce dominante en cette saison, et il est largement répandu dans la biocénose; sur 15 m², on a récolté 69 carpophores, auxquels correspondait une matière sèche de 124 kg/ha; le développement de ces carpophores représente donc une dérivation passagère du cycle des éléments biogènes de :

2,7 kg K/ha,
0,07 kg Ca/ha,
0,15 kg Mg/ha,
4,6 kg N/ha,
0,25 kg S/ha,
0,57 kg P/ha.

Clavaria pistillaria est une espèce moins abondante, mais présentant de fortes agglomérations de carpophores; dans une de celles-ci, F. MOMMAERTS-BILLIET a récolté, sur 1 m², 15 carpophores pesant 15 g secs (théoriquement 150 kg/ha); l'analyse en est donnée au tableau 18.

Hygrophorus eburneus apparaît comme un véritable accumulateur de K (Champignon polypotassophile au sens de DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET, 1968).

TABLEAU 18. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Teneurs en polyéléments biogènes de quelques espèces abondantes de champignons récoltés le 4 octobre 1967.

Espèces	En % de la matière sèche						
	Cendres	K	Ca	Mg	N	S	P
<i>Hygrophorus eburneus</i>	24,6	8,0	0,15	0,08	3,3	—	0,36
<i>Clavaria pistillaris</i>	11,6	5,5	0,076	0,07	—	0,31	0,32
<i>Lyophyllum aggregatum</i>	10,1	4,3	0,055	0,09	3,4	—	0,46
<i>Cortenarius cf. citrinus</i>	6,2	2,6	0,078	0,08	4,2	0,31	0,41
<i>Lactarius pallidus</i>	5,9	2,2	0,060	0,12	3,7	—	0,46

7. ÉLÉMENTS RETENUS ANNUELLEMENT PAR LA PHYTOCÉNOSE.

Les quantités totales d'éléments biogènes retenus annuellement par la phytocénose ont été obtenues suivant un procédé, devenu traditionnel chez les écologistes forestiers, qui consiste à multiplier, par leurs teneurs respectives, le poids des tissus pérennants (bois et écorces) formés annuellement; ce procédé implique que l'accumulation d'éléments biogènes ne se produit plus dans les tissus plus âgés. Etant donné le manque d'information précise à ce sujet, il va sans dire que l'estimation de la rétention annuelle des éléments biogènes est encore empreinte d'une certaine imprécision.

D'autre part, en raison de l'estimation très approximative de la productivité de la strate au sol (voir § 5.4), qui comporte des espèces pérennantes (*Hedera helix* et des Bryophytes), dont la durée de vie n'a pas encore pu être déterminée avec précision, la rétention des éléments biogènes par cette strate a été provisoirement négligée, d'autant plus que sa biomasse est faible par rapport à celle de l'ensemble de la phytocénose.

C'est également en raison de l'imprécision, due à des difficultés d'ordre technique, qui entache l'évaluation de la productivité des racines d'arbres et arbustes (voir § 5.1.4) que l'estimation de la rétention des éléments biogènes par ces organes n'a pu être effectuée que très grossièrement.

La production annuelle des racines a été évaluée à 2.000 kg (voir § 5.1.4); on a estimé que la quantité d'éléments biogènes contenue dans ces 2.000 kg et par conséquent retenue par la phytocénose, l'est en même proportion que dans la biomasse de l'ensemble des 34.000 kg de racines.

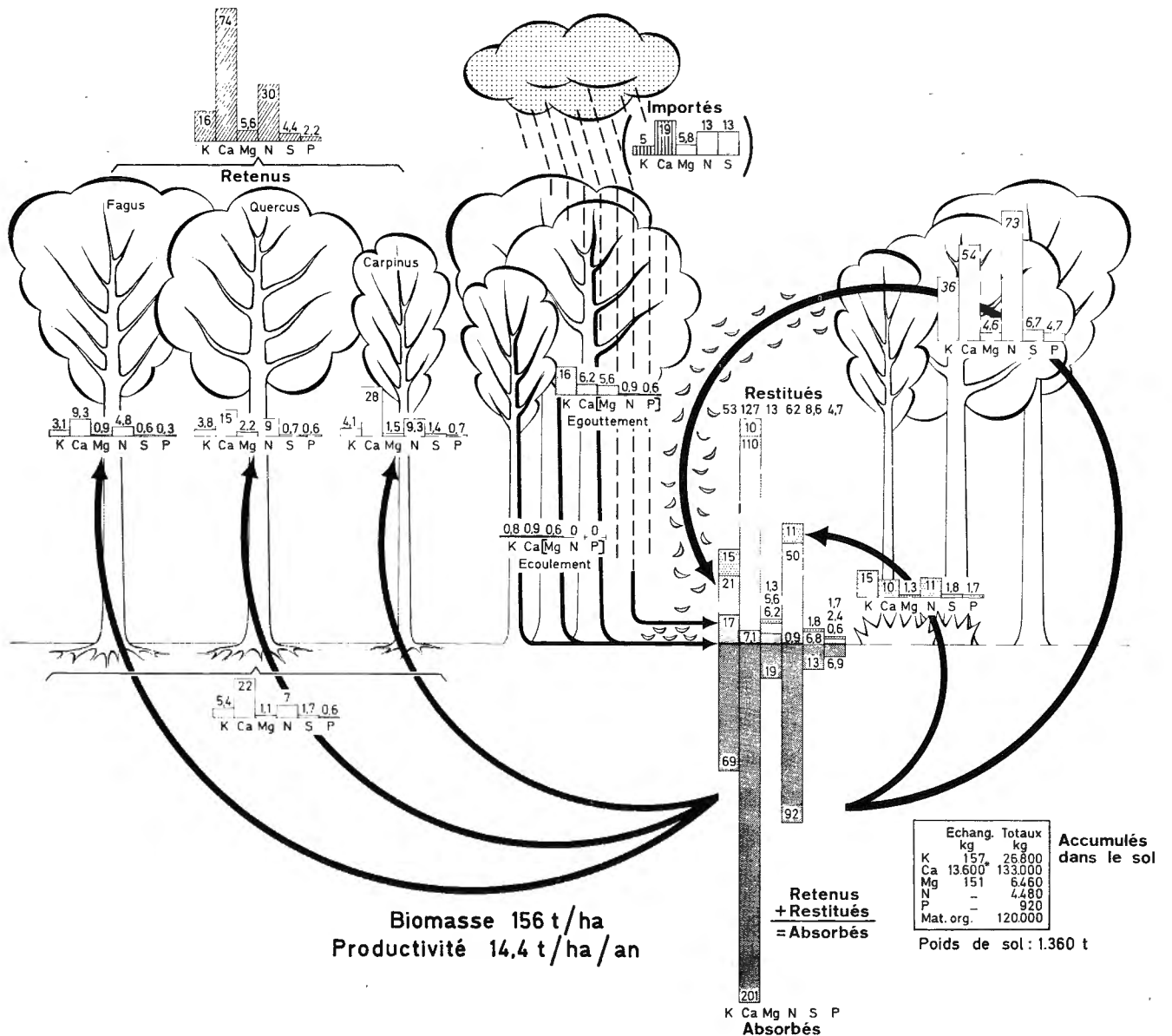


FIG. 14. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Cycle annuel (kg/ha/an) des polyéléments biogènes.

Retenus : dans la productivité annuelle de bois et d'écorce des rameaux de 1 an, accroissement des branches, troncs et racines d'arbres (en hachuré).

Restitués : par les organes aériens périssables de la strate au sol (en pointillé clair), par la litière des arbres et arbustes: feuilles mortes et « non leaf litter » (bois mort, inflorescences, écailles, fruits, cupules) (en grisé clair), par les précipitations (égouttement et écoulement) (en grisé foncé).

Absorbés : somme des retenus et des restitués.

Importés : par les précipitations incidentes; pour K et Ca, valeurs obtenues à Virelles-Blaimont; pour Mg, N, S, valeurs obtenues pour une région voisine (observatoire de Dourbes) et fournies par l'Institut National d'Epidémiologie et d'Hygiène.

A droite, dans les frondaisons, polyéléments contenus dans les feuilles d'arbres, en période de pleine végétation (juillet).

Sous le sol et encadré: quantités totales d'éléments échangeables et totaux du sol. La valeur donnée pour Ca échangeable n'est pas très significative en raison de la présence, dans le sol, de CaCO₃, partiellement soluble dans l'acétate d'ammonium.

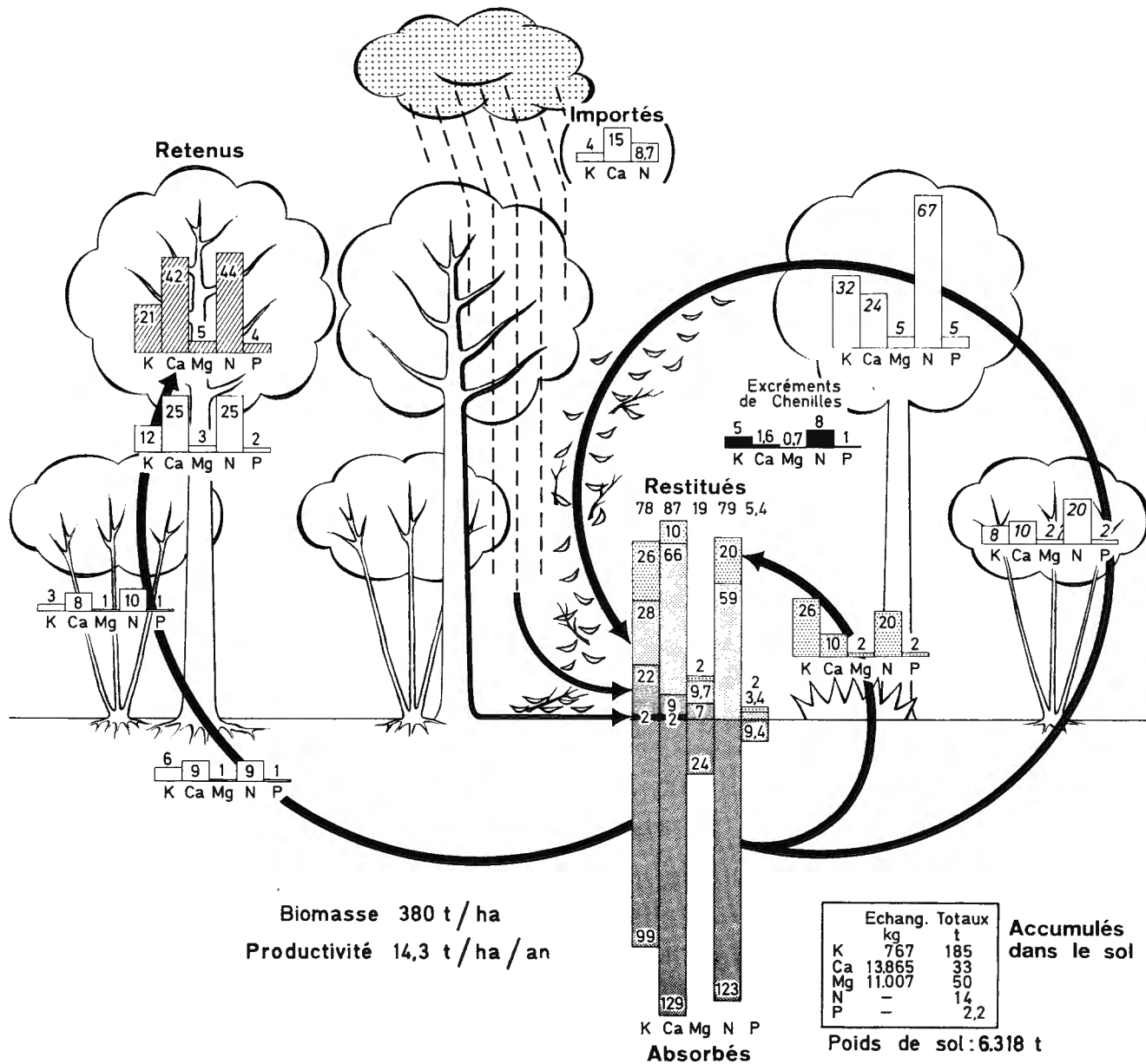


FIG. 17. — Chênaie-Frênaie sur taillis de *Corylus* et *Carpinus* (Querceto-Fraxinetum) à Wavreille-Wève.

Cycle annuel (kg/ha/an) des polyéléments K, Ca, Mg, N et P (d'après DUVIGNEAUD, 1968 et DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET, 1968).

Age de la futaie : environ 150 ans; âge du taillis : 22 ans.

Retenus : dans la productivité annuelle de bois et d'écorce (rameaux de 1 an, accroissement des branches, troncs et racines d'arbres et d'arbustes (en hachuré).

Restitués : par les organes aériens périssables de la strate au sol (en pointillé clair), par la litière des arbres et arbustes (feuilles mortes et « non leaf litter ») (en grisé clair), par les précipitations (égouttement et écoulement) (en grisé foncé).

Absorbés : somme des retenus et des restitués.

Importés : par les précipitations incidentes.

Dans les frondaisons : polyéléments contenus dans les feuilles des arbres et du taillis en période de pleine végétation (août).

Les quantités d'éléments restitués par la « non leaf litter », les eaux d'égouttement et d'écoulement, et les quantités d'éléments importés par les précipitations incidentes ont été empruntées à un écosystème du même type, du même âge et de la même région (Ferage).

TABLEAU 19. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Rétention annuelle d'éléments biogènes (en g/ha) dans les organes aériens pérennants
des 87 *Fagus sylvatica* de la strate arborescente.

	Production annuelle M.S. (kg)		Eléments retenus annuellement											
			K (g)		Ca (g)		Mg (g)		N (g)		S (g)		P (g)	
			Bois.	Ecorce.	Bois.	Ecorce.	Bois.	Ecorce.	Bois.	Ecorce.	Bois.	Ecorce.	Bois.	Ecorce.
Troncs	887	36	1.331	79	798	1.584	479	17	1.419	173	177	14	62	9,4
Branches :														
20-25 cm	1,9	0,22	1,9	0,5	3,2	9,5	1,3	0,04	1,9	1,1	0,6	0,09	0,2	0,06
15-20 cm	30	2,8	30	6	51	121	21	0,6	30	14	9	1,1	3	0,8
10-15 cm	75	7,4	75	15	128	318	60	1	90	38	23	3	10,5	2,1
7-10 cm	83	10	100	20	141	400	58	3	166	50	25	5	16,6	3,0
5-7 cm	68	10	88	21	116	360	51	3,5	122	55	20	5	11,6	2,2
3-5 cm	83	16	125	32	149	464	33	6,4	166	96	25	9	16,6	6,4
1-3 cm	155	46	248	129	295	1.012	15,5	18,4	357	313	62	23	31	21,6
			891,4		3.568		273		1.500		211		126	
Rameaux :														
> 3 ans → 1 cm ..	78			195		780		23		507		39		39
3 ans	53		549	132	2.037	477	52	11	1.316	329	101	26	103	26
2 ans	60			222		780		18		480		36		38
1 an	84			312		1.430		27		555		59		51
Total houppiers ...	863		1.752		7.035		354		3.371		371		280	
Total troncs	923		1.410		2.382		496		1.592		191		71	
Total arbres	1.786		3.162		9.417		848		4.963		562		351	

On a donc multiplié par le rapport 2.000/34.600 les quantités d'éléments biogènes contenues dans cette biomasse totale, ce qui a donné 5,4 kg de K, 22 kg de Ca, 1,2 kg de Mg, 7,0 kg de N, 1,7 kg de S et 0,6 kg de P.

La figure 14 résume les divers niveaux de la rétention annuelle des éléments biogènes par la phytocénose.

Le tableau 19 illustre la complexité de cette rétention par l'exemple de *Fagus sylvatica*.

La rétention de Ca (28 kg/ha/an) par les *Carpinus* est particulièrement élevée; elle s'explique par la productivité beaucoup plus importante (fig. 9) en bois et surtout en écorce par les individus de cette espèce, en moyenne plus jeunes que les *Quercus* et les *Fagus*.

La comparaison des figures 14 et 17 montre que la prédominance calcique dans la rétention annuelle est propre à la Chênaie calcicole de Virelles (74 kg/ha/an). Dans la Chênaie-Frênaie de Wavreille, établie sur sol riche mais non saturé en Ca, la rétention calcique est beaucoup moins importante (46 kg/ha/an).

8. ÉLÉMENTS RESTITUÉS ANNUELLEMENT A L'ÉDAPHOTOPE PAR LA LITIÈRE, LES EAUX D'ÉGOUTTEMENT (« throughfall ») ET LES EAUX D'ÉCOULEMENT (« stem flow »).

8.1. Éléments restitués par la litière.

Le tableau 14 donne les proportions respectives des divers constituants de la litière totale des arbres. Le poste « mélange non trié » comporte des fragments d'écorce, des poussières, des lichens, comme les « divers » de CARLISLE, mais aussi des fragments de feuilles et d'écaillés plus ou moins enrobés dans une masse organique d'excréments de chenilles et d'excrétats de feuilles et branches.

Les problèmes distincts de la litière totale et de la litière de feuilles apparaissent nettement : quantitativement, la « non leaf litter » est presque aussi importante que la litière de feuilles.

La figure 11 illustre la succession des chutes des divers constituants de la litière totale des arbres au cours de l'année. La séparation naturelle des périodes de chute des fleurs ou inflorescences, fruits et feuilles apparaît nettement. Par contre, il est moins normal que les rameaux aient un maximum de chute automnale précédant de peu celui des feuilles.

Il est surprenant de constater que, bien que la litière se décompose très rapidement à la surface du sol, l'incorporation d'humus doux à l'horizon A₁ conduit à un stockage énorme de matière organique dans cet horizon : 120 t/h dans les 20 premiers centimètres (presque autant que dans la phytocénose elle-même) dans lesquelles il est impossible d'estimer les éléments retenus ou restitués. Si l'on calcule la quantité de matière organique du sol dans les 50 premiers centimètres, cette valeur est portée à 220 t.

8.1.1. Litière de feuilles mortes.

Les quantités totales de K (15 kg/ha), de N (33 kg/ha), de S (4,8 kg/ha) et de P (1,4 kg) restituées par la litière de feuilles d'arbres sont inférieures à celles existant dans les feuilles vertes dont provient la litière; par contre, les quantités totales de Ca restituées par cette litière sont nettement plus élevées (74 kg/ha) que celles contenues dans les feuilles vertes (tabl. 13). Ces différences proviennent essentiellement du fait que la teneur en K, N, S et P des feuilles

vertes diminue en fin de saison, spécialement au cours du jaunissement et qu'inversement leur teneur en Ca ne cesse d'augmenter jusqu'à leur chute. Les quantités totales de Mg restituées par la litière (4,3 kg/ha) sont voisines de celles contenues dans les feuilles vertes.

8.1.2. « Non leaf litter ».

a) Bois et rameaux morts.

La litière du bois mort, évaluée à 1,4 t en 1967, restitue 1,4 kg de K, 30 kg de Ca, 0,5 kg de Mg, 9,3 kg de N, 1,2 kg de S et 0,4 kg de P (tabl. 14).

Le bois mort assure ainsi pour 80 % la restitution de Ca par la « non leaf litter ». Rappelons que l'importance de cette restitution est due à l'accumulation de Ca dans les écorces.

b) Écailles.

Les écailles des bourgeons ont fourni, en 1967, une litière pondéralement assez voisine (216 kg/ha) de celle des fruits (234 kg/ha); cette litière restitue (tabl. 14) 0,8 kg de K, 1,9 kg de Ca, 0,22 kg de Mg, 2,8 kg de N, 0,3 kg de S et 0,26 kg de P. C'est donc essentiellement dans la restitution de Ca et de N que cette litière intervient.

c) Inflorescences mâles.

La chute des inflorescences mâles, peu abondantes au cours de l'année 1967 (26 kg/ha, surtout inflorescences de *Quercus* et de *Carpinus*), ne restitue que de très faibles quantités d'éléments biogènes (maximum 0,26 kg Ca/ha; tabl. 14).

Toutefois, il est bon de noter que lors d'années où la floraison de la forêt est abondante, la restitution par une litière d'inflorescences peut devenir importante; c'est ainsi que pour l'année 1968, caractérisée par une floraison très abondante de *Carpinus*, le poids de la litière d'inflorescences mâles s'est élevé à 232 kg/ha, restituant au sol 1,7 kg de K, 2,3 kg de Ca, 0,35 kg de Mg, 5,3 kg de N, 0,5 kg de S et 0,4 kg de P.

d) Fruits et cupules.

La « litière » de fruits et de cupules de *Quercus* (voir § 5.1.6) avec 243 kg/ha ne restitue que fort peu d'éléments biogènes (tabl. 14), sauf en ce qui concerne K (2,4 kg/ha) et N (2,1 kg/ha); la restitution de Ca est particulièrement faible (0,36 kg/ha). Rappelons qu'au cours de l'année considérée (1967), la litière de fruits et de cupules de *Fagus* et *Carpinus* a été négligeable.

8.1.3. Éléments restitués par les strates herbacée et muscinale.

La restitution par la strate herbacée ne peut être établie que d'une manière assez approximative; en effet, si la plupart des espèces qui la composent disparaissent avant ou au cours de l'hiver (voir § 5.4), certaines d'entre elles, telles *Hedera helix* et les Bryophytes, sont, en partie du moins, sempervirentes; faute de données précises à ce sujet, nous avons provisoirement estimé que la litière annuelle de ces espèces était équivalente à leur productivité annuelle, soit 250 kg/ha pour *Hedera helix* (16 % de la biomasse) et 85 kg/ha pour les Bryophytes (soit 25 % de la biomasse) (tabl. 6). La restitution des éléments biogènes a été estimée en considérant qu'à l'exception de *Hedera helix* et des Bryophytes, les espèces de la strate au sol restituent la totalité des éléments qu'elles contiennent.

Selon cette estimation, les quantités totales d'éléments biogènes rendues annuellement au sol par la strate au sol s'élèvent à 15 kg de K, 10 kg de Ca, 1,3 kg de Mg, 1,8 kg de S, 1,7 kg de P et 11 kg de N/ha.

8.1.4. Litière totale.

L'importance de la restitution par chute et décomposition d'organes varie suivant les éléments chimiques considérés. C'est pour Ca qu'elle atteint la valeur la plus élevée : 120 kg/ha en 1967 (tabl. 21); la litière de feuilles d'arbres intervient pour un peu plus de la moitié et la « non leaf litter » pour un tiers environ; la contribution de la strate herbacée est peu importante (8 % environ).

La restitution de N, deux fois moins importante que celle de Ca, est encore très supérieure à la restitution des autres éléments biogènes : 61 kg/N/ha ont été restitués au sol en 1967, dont la moitié en provenance de feuilles d'arbres et un tiers fourni par la « non leaf litter », la strate herbacée intervenant pour 16 % environ.

La restitution de K est nettement plus faible : elle est de 35 kg/ha/an environ, pour lesquels la litière de la strate arborescente et de la strate herbacée interviennent plus ou moins dans les mêmes proportions (40 % environ), la « non leaf litter » intervenant pour 20 %.

Les restitutions de Mg et de S, respectivement 7 et 9 kg/ha, sont encore plus faibles et assurées pour 50 % environ par les feuilles d'arbres; la litière de la strate herbacée et la « non leaf litter » se partagent le reste.

La restitution de P est la plus faible (environ 4 kg/ha/an) et assurée, à parties plus ou moins égales, par la litière de feuilles d'arbres, la strate herbacée et la « non leaf litter ».

La restitution élevée de Ca s'explique facilement : la Chênaie étudiée est établie sur sol calcaire, la consommation de luxe de Ca par la végétation est bien connue, de même que l'augmentation du Ca foliaire.

La faible restitution de K s'explique tout aussi facilement. On sait depuis longtemps que la teneur en K des feuilles mortes est toujours faible et inférieure à la teneur des feuilles vertes. Le tableau 13 n'en donne qu'un exemple supplémentaire. La diminution automnale du K foliaire est généralement attribuée au pluviolavage des feuilles mourantes et à un retour, du moins partiel, de l'élément vers les organes ligneux; l'augmentation de la teneur en K de la sève xylémique automnale, mise en évidence par DENAEYER-DE SMET (1967), semble confirmer cette hypothèse.

8.2. Éléments restitués par les eaux d'égouttement (« throughfall ») (fig. 12) et d'écoulement (« stem flow »).

Lorsque les précipitations atmosphériques arrivent au contact de la forêt, la fraction la plus importante de celles-ci atteint le sol après avoir lavé ou lessivé les feuilles, rameaux et branches d'arbres, les tiges et les feuilles de la strate au sol. Cette fraction constitue l'eau d'égouttement (= « throughfall »).

Une autre fraction des précipitations, après avoir été captée par les feuilles, rameaux et branches, ruisselle le long des troncs, jusqu'au pied des arbres. Cette fraction constitue l'eau d'écoulement (« stem flow »), qui, dans la forêt étudiée, ne représente que 10 % environ du volume de l'eau d'égouttement.

Une petite fraction des précipitations atmosphériques atteint le sol de la forêt sans avoir été arrêtée par un obstacle quelconque : c'est l'eau de pénétration directe, qui peut devenir importante en période de défoliation.

Une partie enfin des précipitations incidentes séjourne un temps plus ou moins long à la surface des biomasses, puis retourne à l'atmosphère sous forme de vapeur. C'est l'eau d'interception qui, dans la forêt étudiée, correspond à 20 % environ des précipitations incidentes.

L'action de la pluie en contact avec les végétaux peut être double : il faut, en effet, distinguer le pluviolavage (« washing »), qui enlève les éléments chimiques présents à la surface

des organes ou tissus végétaux et le pluviollessivage (« leaching »), qui extrait des éléments existant à l'intérieur des organes et tissus végétaux.

L'origine des éléments chimiques apportés au sol de la forêt par les précipitations est donc complexe : une partie de ces éléments est importée par les précipitations incidentes; une autre partie peut provenir du pluviolavage d'éléments existant à la surface des feuilles et écorces (poussières d'origine atmosphérique, poudre d'écorces, recréats éventuels); une troisième fraction peut être apportée par pluviollessivage de la phytocénose (écorces et feuilles).

Lorsque l'on étudie uniquement le cycle interne des éléments biogènes dans la phytocénose, ne doivent être pris en considération que des éléments enlevés à la phytocénose par les précipitations et restitués au sol. Cette restitution est évaluée en soustrayant de la totalité des éléments biogènes apportés au sol de la forêt par les précipitations (« apports bruts »), les quantités importées par les précipitations incidentes. Les valeurs ainsi obtenues (« apports nets ») peuvent être entachées d'une erreur par excès, si le lavage entraîne des impuretés d'origine atmosphérique qui pourraient s'être déposées à la surface des feuilles et écorces par temps sec.

La restitution des éléments biogènes par les précipitations varie suivant la nature des éléments considérés. Des observations effectuées depuis plusieurs années dans la Chênaie de Virelles (fig. 12) montrent que la restitution de K est beaucoup plus importante que celle de Ca; le tableau 20 donne le détail de ces restitutions qui, pour l'année 1967, se sont élevées à 17,4 kg/ha pour K et 7,1 kg/ha seulement pour Ca. C'est à l'époque du jaunissement et de la chute des feuilles (octobre-novembre) que la restitution de K est la plus importante; il semble bien que le pluviollessivage des feuilles jaunissantes en soit le principal responsable. Pour Ca, un certain pluviollessivage automnal ne peut être exclu (fig. 12), bien que cet élément soit considéré comme peu mobile et que sa teneur dans les feuilles augmente en cours du jaunissement de celles-ci.

TABLEAU 20. — Apports et restitution annuelle des éléments biogènes par les eaux de précipitation dans la Chênaie calcicole de Virelles-Blaimont, au cours de 1967.

	mm précipitations	kg/ha/an		
		K	Ca	N. NO ₃
1. Eau d'égouttement	661,4			
a) Apports bruts		20,7	23,0	9,2
b) Apports dus aux précipitations incidentes		4,1	16,8	7,4
c) Apports nets par lavage-lessivage des frondaisons ($a - b$ =restitution)		16,6	6,2	1,8
2. Eau d'écoulement	63,2			
a) Apports bruts		1,7	3,4	0,7
b) Apports dus aux précipitations incidentes		0,9	2,5	0,6
c) Apports nets par lavage-lessivage des écorces =restitution ...		0,8	0,9	0,1
3. Apports bruts totaux ($1a + 2a$)		22,4	26,4	9,9
4. Importations par précipitations incidentes	864,8	5,0	19,3	8,0
5. Restitution par précipitations ($1c + 2c$)		17,4	7,1	1,9

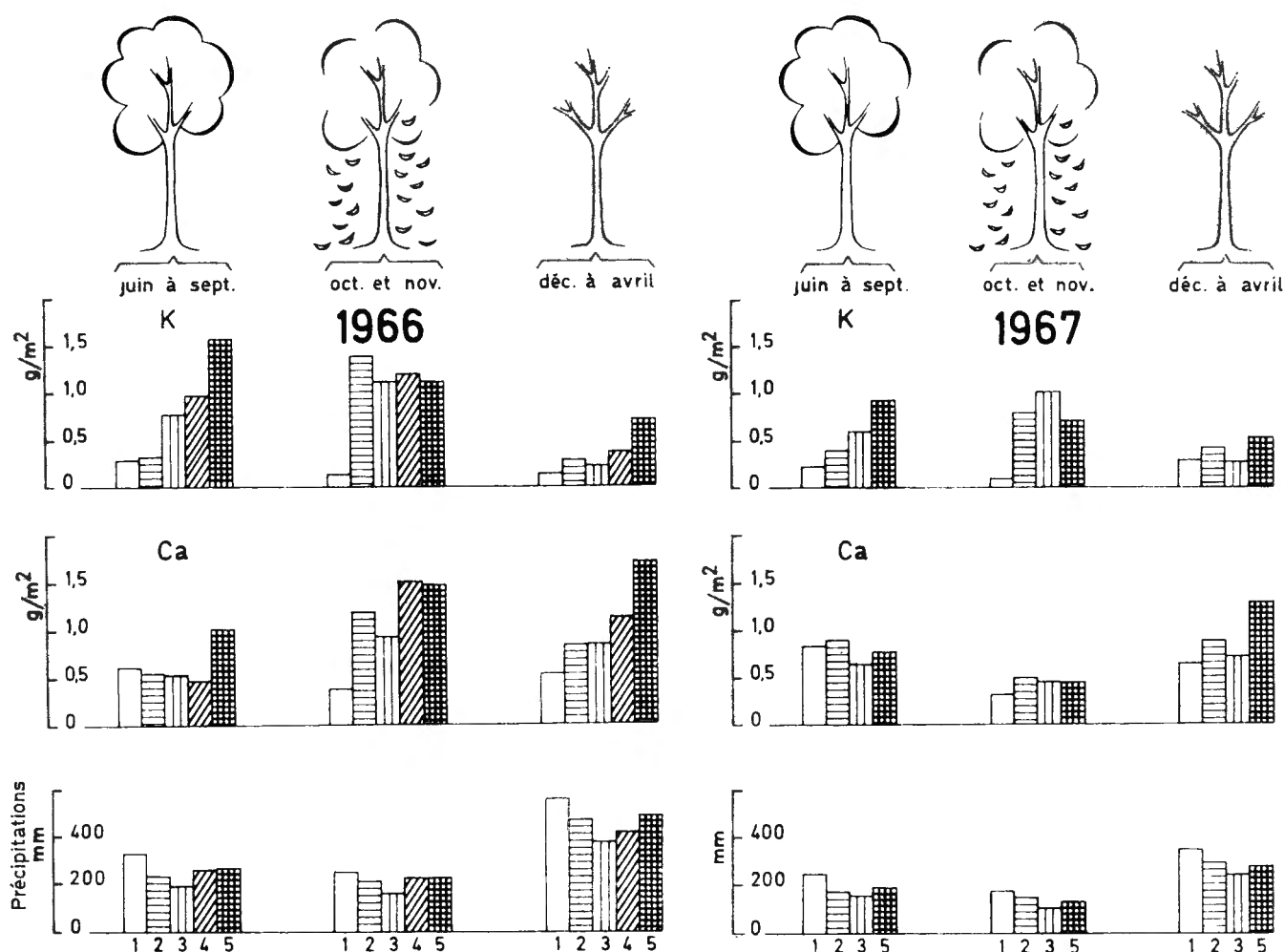


FIG. 12. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Apports de K et Ca par l'eau d'égouttement sous le couvert de diverses espèces d'arbres, en période de pleine feuillaison, au cours du jaunissement et de la chute des feuilles, et en période de défoliation complète, au cours d'une année pluvieuse (1966) et d'une année sèche (1967).

1. A l'air libre.
2. Sous le couvert de *Fagus sylvatica*.
3. Sous le couvert de *Carpinus betulus*.
4. Sous le couvert de *Prunus avium* (1966).
5. Sous le couvert de *Quercus robur*.

La restitution de N-NO₃ est très faible : en 1967, elle n'a été que de 1,9 kg/ha (tabl. 20).

Quel que soit l'élément considéré, 90 % au moins de la totalité des éléments biogènes restitués par les précipitations proviennent de l'eau d'égouttement; il apparaît que dans le type de forêt étudié à Virelles, la participation de l'eau d'écoulement dans la restitution des éléments biogènes est presque négligeable.

En ce qui concerne la restitution de Mg, N total et P, que nous n'avons pas étudiée dans la Chênaie de Virelles, nous emprunterons les résultats obtenus par CARLISLE et *al.*, 1967, pour une Chênaie silicicole de Grande-Bretagne. Pour Mg, la restitution est de 6 kg/ha. Pour N inorganique, il n'y aurait pas de restitution, mais, au contraire, une absorption relativement importante (3 kg/ha) de cette forme de N par la phytocénose; pour N organique, par contre,

CARLISLE *et al.* observent une restitution de 3,8 kg/ha; ceci se traduit par un bilan à peu près nul si l'on considère N total. Pour P, nettement moins abondant dans les eaux de précipitation que les autres éléments biogènes, la restitution n'est que de 0,5 kg/ha.

8.3. Restitution annuelle totale (tabl. 21 et fig. 13).

Dans la Chênaie calcicole de Virelles-Blaimont, la restitution annuelle totale de K s'élève à 52,8 kg/ha, dont la moitié environ est restituée par la litière des nappes foliaires et un tiers par les eaux de précipitation; la participation de la « non leaf litter » est négligeable (5,4 kg/ha).

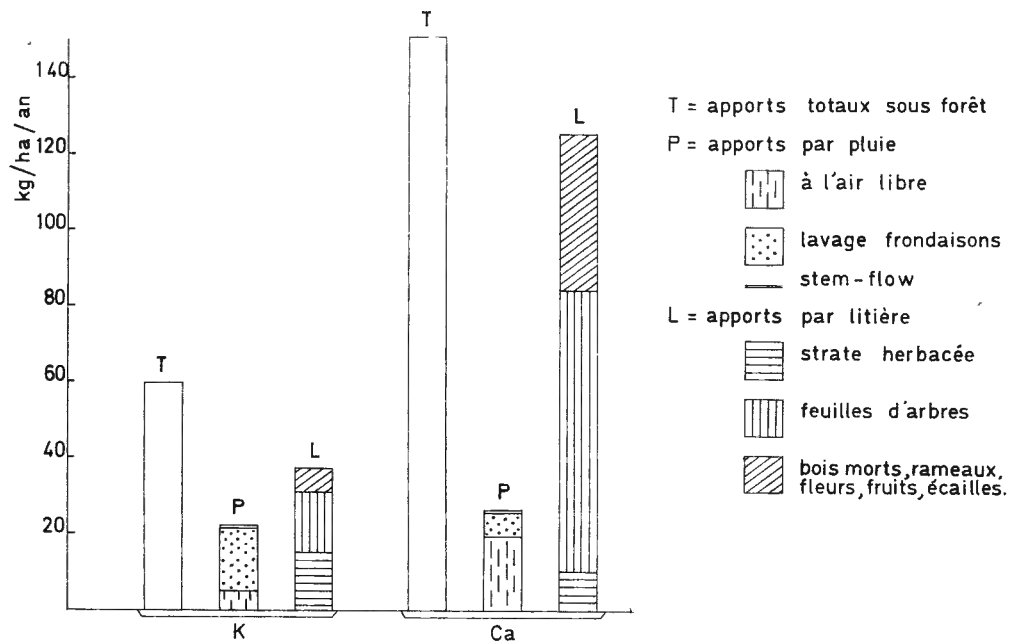


FIG. 13. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Retombées totales annuelles de K et Ca sur le sol de la forêt en 1967.

Pour Ca, la restitution annuelle totale est nettement plus élevée : 127 kg/ha, dont 74 restitués par la litière de feuilles d'arbres et 36 kg par le « non leaf litter »; les quantités restituées par la strate herbacée (10 kg/ha) et celle des eaux de précipitation (7,1 kg/ha) sont faibles.

Pour les éléments dont nous n'avons pas étudié la restitution par les précipitations, nous empruntons à nouveau les résultats obtenus par CARLISLE *et al.* Pour Mg, la restitution par les précipitations est aussi importante que par les litières.

Pour N et P, les litières interviennent pour près de 90 % dans la restitution.

9. LE CYCLE.

(Fig. 14 et tabl. 21.)

9.1. Il est certain que le cycle lui-même n'est qu'une partie du problème de l'alimentation de l'écosystème. Une autre partie tout aussi importante est celle de l'accumulation des substances minérales dans le sol (HARTMANN, 1967) principalement au niveau occupé par les

TABLEAU 21. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.
Compartiments du cycle des polyéléments biogènes.

	K	Ca	Mg	N	S	P
A. — Polyéléments retenus dans :						
1. Productivité annuelle des organes ligneux aériens de :						
<i>Fagus sylvatica</i>	3,1	9,3	0,85	4,8	0,56	0,39
<i>Quercus robur</i>	3,8	14,7	2,2	8,7	0,71	0,62
<i>Carpinus betulus</i>	4,1	28,0	1,5	9,3	1,40	0,68
	11,0	52,0	4,5	22,8	2,7	1,6
2. Productivité annuelle des racines	5,4	22,0	1,1	7,0	1,7	0,6
Total	16,4	74	5,6	29,8	4,4	2,2
B. — Polyéléments restitués par :						
1. Litière de feuilles d'arbres	15	74	4,5	33	4,8	1,4
2. Litière de rameaux et bois mort, inflorescences, écaïlles, fruits, divers	5,4	36	1,1	17	2,0	1,0
3. Litière de la strate herbacée	15	10	1,3	11	1,8	1,7
4. Eaux de pluie :						
égouttement (throughfall)	16,6	6,2	5,6 (*)	0,9 (*)	—	0,6 (*)
écoulement (stem flow)	0,8	0,9	0,6 (*)	0 (*)	—	0 (*)
Total	52,8	127,1	13,1	61,9	8,6	4,7
C. — Polyéléments absorbés par la phytocénose (A+B). Total arrondi						
	69	201	19	92	13	6,9
D. — Polyéléments importés par les précipitations incidentes						
	5,0	19	5,8 (**)	13 (**)	13 (**)	0,3

(*) Valeurs empruntées à CARLISLE (1967).
(**) Moyenne des apports en 1965 et 1966 à Dourbes.

racines, cette accumulation étant toutefois dépendante du cycle. Qu'il nous suffise de noter l'énorme réserve de N (fig. 8) du sol, qui doit s'être accumulée au cours des âges, puisque actuellement la fixation biologique de N est quasi nulle en forêt; qu'il nous suffise aussi de comparer les immenses quantités de K, Ca, Mg et même P mises en réserve dans un hectare de sol, aux faibles quantités de ces éléments stockées dans un hectare de phytocénose; ces valeurs, pour la forêt de Virelles-Blaimont :

	Sol (kg/ha)		Phytocénose (kg/ha)	
	Quantités totales	Echangeables	Stockés en 60-80 ans	Absorbés annuellement
K	132.900	157	342	69
Ca	26.800	13.600	1.248	201
Mg	6.460	151	102	19
N	4.480	—	533	92
P	920	—	44	7

montrent la complexité du problème ⁽¹⁴⁾; l'accumulation dans le sol, à l'état échangeable, de certains éléments comme K et Mg, ne dépasse guère celle des mêmes éléments contenus dans la phytocénose; elle peut même leur être inférieure. Les relations éléments totaux du sol éléments stockés par la phytocénose paraissent capitales pour le fonctionnement de l'écosystème.

Des faits, concepts et principes, parfois étonnants, liés à l'accumulation, ont été décrits ou définis par HARTMANN (1967); ils montrent l'importance du problème. Nous en réservons, quant à nous, l'étude détaillée, à des recherches ultérieures.

9.2. Le cycle interne, fermé sur lui-même et correspondant à l'autoalimentation de la phytocénose, a été étudié en entier dans la forêt de Virelles-Blaimont; à notre connaissance, c'est la première fois qu'un cycle complexe est étudié dans nos régions avec autant de détails.

Il convient cependant de remarquer que si, au point de vue des organes caducs, il correspond à l'année 1967, au point de vue de l'accroissement, il correspond à une production annuelle de matière sèche calculée comme la moyenne de la productivité des dix années 1956-1965; les rameaux d'un an sont ceux de l'année 1966.

Lorsque c'était possible, et afin de donner une première idée de l'importance des variations annuelles, nous avons donné, pour certains compartiments de l'écosystème, les valeurs comparées d'années successives.

Le cycle étudié est représenté à la figure 12, ce qui dispense de nombreuses explications. Il comporte les éléments retenus dans l'accroissement annuel des organes vivaces et les éléments restitués non seulement par la litière totale des feuilles et rameaux morts et par les organes de la strate au sol se décomposant en fin de saison, mais encore par le lavage (« washing ») et le lessivage (« leaching ») des frondaisons et l'écoulement le long des troncs (« stem flow »). On calcule les éléments absorbés en additionnant les éléments retenus et restitués.

Les quantités de polyéléments biogènes absorbés annuellement par hectare de forêt, et qui représentent en gros les besoins de celle-ci dans sa composition et sa structure actuelles, se montent à :

69 kg/ha de K,
201 kg/ha de Ca,
19 kg/ha de Mg,
92 kg/ha de N,
13 kg/ha de S,
7 kg/ha de P,

pour une biomasse de 157.000 kg et une productivité annuelle de 14.400 kg.

9.3. En ce qui concerne le cycle externe, ouvert aux échanges avec ce qui est étranger à l'écosystème, les éléments importés en quantité relativement importante par la pluie sont connus pour l'observatoire de Dourbes, situé à plus ou moins 15 km plus à l'Est. Ils sont à ajouter au lavage si l'on désire connaître le « throughfall ».

Les valeurs de K et de Ca renseignées à la figure 14 correspondent toutefois à la pluie récoltée à proximité de la forêt étudiée dans une station de référence de plein air (DENAeyer-DE SMET, 1969).

Les éléments exportés par le lessivage du sol n'ont pu être étudiés faute d'équipement lysimétrique adéquat.

⁽¹⁴⁾ Voir les valeurs de même ordre trouvées dans la forêt de Wavreille-Wève.

Il est toutefois important de noter que, dans une forêt équilibrée, surtout sur sol horizontal, l'exportation d'éléments chimiques au travers du sol par lessivage est faible; utilisant un système lysimétrique à tension, COLE, GESSEL et DICE (1968) trouvent pour une plantation de *Pseudotsuga menziesii* de 36 ans aux U.S.A., un lessivage annuel de 0,6 kg/ha de N, 0,02 kg/ha de P, 1,0 kg/ha de K et 4,5 kg/ha de Ca. La méthode des petits bassins de versants, où le ruissellement est naturellement important, a permis à LIKENS, BORMANN, JOHNSON et PIERCE (1967) d'établir, pour une forêt caducifoliée des U.S.A. (*Acer saccharum*, *Fagus grandifolia*, *Betula allegheniensis*), les valeurs suivantes d'importation par la pluie et d'exportation d'éléments minéraux analysés dans l'eau s'écoulant annuellement de 6 petits bassins boisés :

	Importation	Exportation	Bilan
	en kg/ha		
	—		—
1963-1964 : Ca ⁺⁺	3,0	8,0	-5,0
Mg ⁺⁺	0,7	2,6	-1,9
K ⁺	2,5	1,8	+0,7
Na ⁺	1,0	5,9	-4,9
1965-1966 : N-NH ₄	2,1	0,6	+1,5
N-NO ₃	3,6	1,0	+2,6

Il semble que les chiffres d'exportation susmentionnés soient des ordres de grandeur acceptables pour les forêts d'Europe, d'autant plus qu'ils se rapprochent très fort des chiffres établis par VIRO (1953) pour les forêts finlandaises. Seuls, Ca⁺⁺ et, dans une moindre mesure, Mg⁺⁺, sont exportés par lessivage avec une certaine importance. Ces quantités exportées paraissent toutefois inférieures à celles que le sol peut importer par décomposition chimique de la roche-mère; ceci doit tout au moins compenser cela.

La forêt étudiée est soumise à l'exploitation par l'homme, et des éclaircies y sont pratiquées à intervalles réguliers. Les parcelles d'étude par nous choisies n'ont toutefois subi aucune action humaine pendant les 10 dernières années, utilisées pour les mesures de productivité.

Il n'y a donc pas eu, pendant le temps de la recherche, d'exportation d'éléments minéraux par récolte et enlèvement par l'homme de produits forestiers.

Ainsi, l'absence de données sur le cycle externe dans la forêt caducifoliée étudiée n'enlève rien de sa valeur au cycle interne par nous établi; d'autant plus que la roche-mère est calcaire et que le sol est saturé en Ca⁺⁺, ce qui enlève beaucoup d'importance à l'exportation de cet élément.

Si on se place dans une période plus longue de 100 ans, on peut, pour une forêt de feuillus régulièrement éclaircie, utiliser un coefficient établi par RENNIE et estimer que la quantité d'un élément exporté par exploitation humaine, pendant un siècle, correspond à environ 70 % de la quantité de cet élément, stocké dans la phytocénose pendant la même période. La moyenne annuelle des exportations par éclaircies s'élève, dans ce cas, par hectare, à 9,9 kg de Ca, 2,4 kg de K et 0,5 kg de P. En ajoutant les quantités stockées dans une forêt de 100 ans aux quantités exportées par éclaircies pendant la même période, on obtient les prélèvements totaux en éléments nutritifs pendant 100 ans que nous avons représentés à la figure 21, d'après RENNIE, pour des forêts de feuillus, de résineux divers et de Pins et pour les éléments Ca, K et P.

9.4. Il convient de remarquer que les comparaisons que l'on peut faire aujourd'hui entre écosystèmes voisins présentent un élément d'indétermination dû à l'âge de la phytocénose.

La productivité, et par là le cycle des éléments biogènes, peuvent varier fortement avec l'âge; la Chênaie à *Aegopodium* de la réserve de Voronesj en U.R.S.S. a été étudiée à cet égard, et REMEZOV a publié une synthèse des résultats obtenus. C'est à l'âge de 24 ans que la Chênaie à *Aegopodium* est la plus productive et présente dès lors le cycle le plus intense de ses éléments biogènes. Mais de tels résultats ne sont valables que dans le cas d'une végétation naturelle, que l'on laisse évoluer normalement vers son climax : lorsque celui-ci est atteint, la productivité de l'écosystème devient nulle; les pertes par respiration des organes non-assimilateurs et par mort d'individus deviennent égales aux gains dus à la photosynthèse des organes verts : l'importance du cycle minéral diminue puisqu'il n'y a plus guère d'éléments retenus.

Dans la réalité, la situation n'est généralement pas telle car l'homme, exploitant régulièrement la forêt, favorise son rajeunissement et maintient à un niveau élevé productivité et cycle⁽¹⁵⁾. Il existe donc un compromis entre l'évolution régulière et progressive de la forêt vers son climax, et les fluctuations ou restrictions imposées par l'homme à cette évolution. C'est à l'étude de ce compromis que devront s'atteler les futurs chercheurs en matière de productivité forestière et du cycle des éléments biogènes. Dans nos régions d'exploitation rationnelle, c'est-à-dire de constant rajeunissement par exportation de la production à intervalles réguliers, il semble que l'âge de la phytocénose soit moins important dans l'élaboration de la production annuelle, ce qui apparaît dans la comparaison que nous faisons dans le chapitre qui suit de la productivité de cinq Chênaies belges d'âge et de structure totalement différents; la notion de productivité relative (par rapport à la biomasse) nous paraît dans ce cas plus importante que la productivité en fonction de l'âge.

9.5. Les principales caractéristiques du cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forestier étudié sont les suivants : une grande frugalité de la phytocénose malgré la grande richesse minérale de l'édaphotope, une certaine consommation de luxe de Ca, élément prédominant tant dans le sol que dans la roche-mère, une absorption moyenne de N (100 kg/ha) et de P, une certaine déficience en K.

Ces caractéristiques ne se dégagent d'ailleurs bien que par une comparaison avec les cycles établis pour d'autres écosystèmes forestiers.

10. COMPARAISON AVEC D'AUTRES CHÊNAIES DE HAUTE-BELGIQUE.

10.1. Un des principaux points de comparaison que nous possédons est la Chênaie-Frênaie (*Querceto-Fraxinetum*) de Wavreille (bois de Wève).

Des données nombreuses sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes de cette Chênaie ont été publiées par DUVIGNEAUD (1968) et DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET (1968).

Il s'agit d'une futaie de Chênes (*Quercus robur*) d'un âge moyen de 140 ans, dominant un taillis de Coudriers (*Corylus avellana*) et de Charmes (*Carpinus betulus*) de 22 ans, c'est-à-dire arrivés au terme d'une période de révolution.

L'importance du recrû de Frênes (*Fraxinus excelsior*) de tous âges indique cependant que cette essence a été sacrifiée jusqu'à il y a peu, et qu'en réalité la forêt considérée est une

⁽¹⁵⁾ Faisant au Japon l'étude comparée de la productivité annuelle de 67 peuplements d'âge différent de *Pinus densiflora*, SATO (1968) ne trouve aucune relation significative entre cette productivité et l'âge du peuplement.

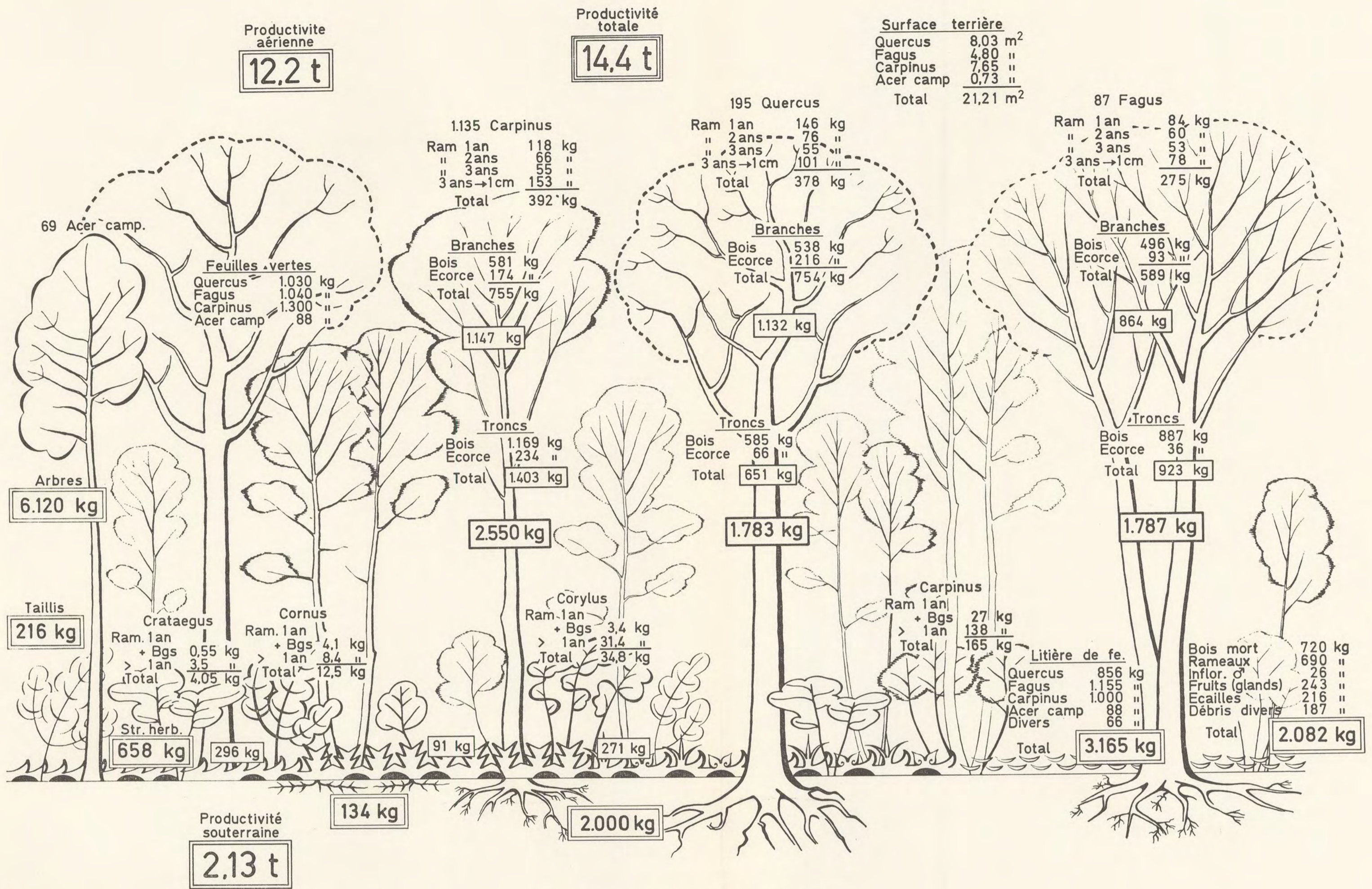


FIG. 9. — Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Productivité primaire annuelle des divers constituants et strates (compartiments) de la phytocénose.
La productivité aérienne des arbres, en kg/ha, est donnée par espèce; sont données, non encadrées, les productivités partielles des rameaux de 1 an, 2 ans, 3 ans, et plus de 3 ans jusqu'à 1 cm de diamètre, des bois et écorce des branches, des bois et écorce des troncs.
Les totaux pour les houppiers et pour les troncs sont composés en petits caractères et encadrés d'un trait. Les totaux par espèce d'arbre sont composés en caractères plus grands et encadrés d'un trait.

La productivité aérienne du taillis est également donnée par espèce et indique séparément la productivité des rameaux de 1 an et celle des tiges et rameaux plus âgés.
Pour les strates au sol figurent trois valeurs, composées en petits caractères et encadrées d'un trait, et correspondant aux plages à dominance de *Hedera helix* (296 kg), *Mercurialis perennis* (91 kg) et un mélange plurispécifique (271 kg).
Il faut ajouter encore la litière de feuilles mortes fraîchement tombée, et la « non leaf litter » (bois mort, inflorescences, écailles, fruits, etc.).

Pour la productivité des parties souterraines, dont les valeurs sont très approximatives, on a additionné la productivité des organes souterrains de la strate herbacée (134 kg) et la productivité des racines d'arbres et arbustes, estimée globalement à 2.000 kg.

Les totaux par strate ou par compartiment sont encadrés de 2 traits et composés en grands caractères.
Composés en caractères géants, les totaux des parties aériennes et souterraines, exprimés en t/ha, sont encadrés de 2 traits; la productivité primaire totale est encadrée de 3 traits.

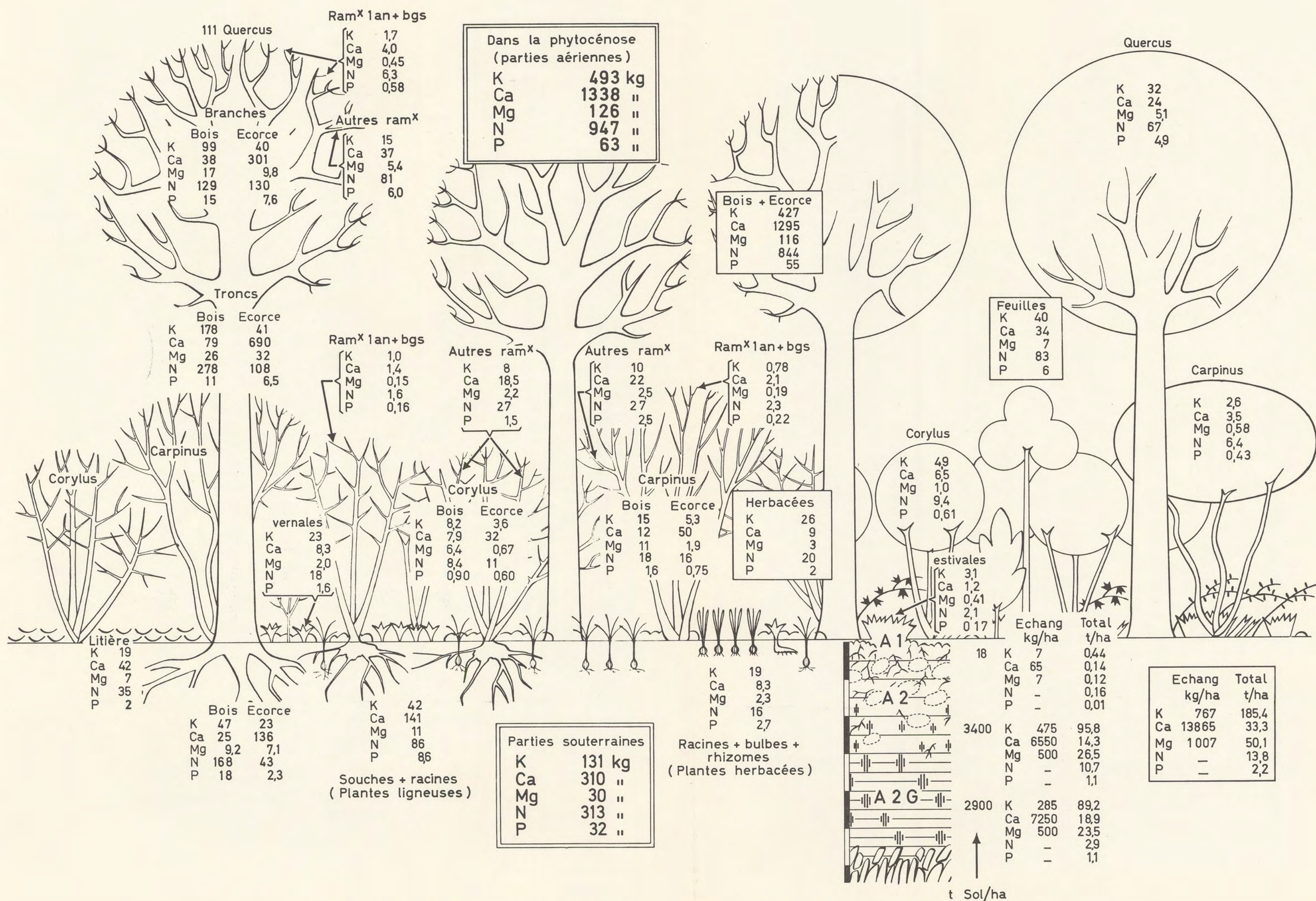


FIG. 16. — Chênaie-Frênaie sur taillis de *Corylus* et *Carpinus* (Querceto-Fraxinetum) de Wavreille-Wève.

Distribution des quantités totales (kg/ha) des polyéléments K, Ca, Mg, N et P dans les divers compartiments de l'écosystème (d'après DUVIGNEAUD, 1968).

Pour chacune des trois espèces dominantes d'arbres et d'arbustes (*Quercus robur*, *Carpinus betulus* et *Corylus avellana*) sont données, non encadrées, les valeurs pour le gros bois (bois et écorce), pour le petit bois (bois et écorce), les rameaux (diamètre inférieur à 1,5 cm), les rameaux de l'année (hiver) et les feuilles (été, à droite du tableau). Pour la strate herbacée sont données les valeurs globales pour la phase vernale très développée (à gauche du tableau) et celles qui viennent s'y ajouter lors du développement d'une phase estivale clairsemée (à droite).

Les totaux (bois+écorce=éléments stockés, feuilles, plantes herbacées) sont encadrés une fois.

Les totaux contenus dans les parties aériennes de la phytocénose sont encadrés deux fois, comme les totaux correspondant aux organes souterrains, établis à partir de valeurs approximatives.

Les éléments contenus dans la litière de feuilles mortes (à l'extrême gauche) sont donnés à titre informatif.

Chênaie-Frênaie, ce qui concorde avec le type de sol; la forêt est établie dans une dépression dont le sol alluvial, provenant essentiellement de roches-mères schisteuses, assez calcaires, est argilo-limoneux et donne lieu à une pseudogleyisation plus ou moins accusée.

Comme à Virelles-Blaimont, la strate au sol est généralement très dense, à cause de l'importante quantité de lumière qui lui parvient, rapport à la nature et à l'espacement de l'essence de futaie; elle est composée d'un mélange de groupes écologiques qui indiquent un milieu humide, compact et riche : les légères dépressions humides sont occupées par une population dense et drue de *Geum rivale*, les zones fraîches par un mélange de géophytes (*Ornithogalum pyrenaicum*, *Allium ursinum*, *Narcissus pseudonarcissus*, *Arum maculatum*, etc.) et d'espèces d'humus doux (*Galeobdolon luteum*, *Viola reichenbachiana*, etc.); au printemps, le sol est couvert d'un tapis de *Ranunculus ficaria* et *Anemone nemorosa*.

Pour les dépressions les plus humides, des populations d'*Alnus glutinosa* surmontent une strate au sol dense où domine *Filipendula ulmaria*.

L'absence totale d'espèces indiquant le lessivage ou l'acidification (espèces subatlantiques du moder) montre qu'il s'agit d'un milieu riche.

Le sol limono-argileux, d'épaisseur moyenne de 65 cm, repose sur des schistes bleuâtres redressés du Couvinien supérieur qui, en grande partie, ont servi à sa formation.

Ces schistes contiennent, çà et là, des nodules calcaires qui sont une source importante de Ca^{++} et de neutralisation de H^+ ; ils confèrent au sol une grande richesse (aucune espèce acidocline dans la strate herbacée), qui permet de distinguer la dépression de Wève de toutes les autres plaines de Famenne où un type de sol homologue se forme sur une roche-mère beaucoup plus pauvre.

Les teneurs en bases échangeables, en K et en N total, sont les suivantes :

	Bases échangeables (meq/100 g)			K total %	N total %
	Ca	K	Mg		
A ₁	20	1,10	3,2	2,4	0,89
A ₂	9 à 11	0,21 à 0,38	1,2	2,6	0,32
A _{2g}	11 à 14	0,10 à 0,18	1,2 à 1,8	2,6	0,10

Le profil du sol et les quantités totales à l'hectare ⁽¹⁶⁾ reprises ci-dessous sont donnés à la figure 16. On y voit l'immense importance de K fixé et, d'une manière générale, l'énorme accumulation des éléments biogènes dans le sol par rapport à la phytocénose (cf. HARTMANN, 1967).

	Sol (kg/ha)		Phytocénose (kg/ha)
	Éléments totaux	Éléments échangeables	
K	185.450	767	624
Ca	33.300	13.865	1.648
Mg	50.100	1.007	156
N	13.800	—	1.260
P	2.200	—	95

⁽¹⁶⁾ Ces quantités totales diffèrent de celles publiées précédemment parce que ces dernières proviennent d'extraction par HCl concentré; par solubilisation dans HF+HClO₄, on obtient des valeurs plus importantes.

Les principaux compartiments de l'écosystème en ce qui concerne la biomasse, la minéralomasse et la productivité sont représentés aux figures 15 et 16. Le cycle des polyéléments biogènes (sauf S) est représenté à la figure 17.

Dans ce *Querceto-Fraxinetum*, établi sur sol lourd riche en bases échangeables mais peu calcarifère, l'absorption annuelle de Ca est beaucoup moins élevée (129 kg/ha/an) que dans la Chênaie mélangée de Virelles (201 kg/ha/an) établie sur calcaire compact. L'absorption annuelle des autres éléments biogènes est par contre plus élevée.

Le rôle des divers agents de la restitution annuelle de K (pluviólessivage, litière d'arbres, strate herbacée) et, d'autre part, le rôle prépondérant de la litière d'arbres dans la restitution de Ca se confirment.

10.2. Une autre forêt étudiée par le C.N.E.G. et qui a fait l'objet d'un programme maximum est la Chênaie-Coudraie (*Querceto-Coryletum*) de Ferage. Il s'agit d'une futaie de Chênes (*Quercus petraea* et *Q. robur*) de 24 à 30 m de hauteur, d'un âge moyen de 117 ans et recouvrant un taillis dense de Noisetiers (*Corylus avellana*).

La strate au sol se compose d'un mélange de groupes écosociologiques du mull actif (*Ranunculus ficaria*, *Adoxa moschatellina*, etc.), du mull forestier (*Lamium galeobdolon*, *Anemone nemorosa*, *Viola reichenbachiana*, *Milium effusum*, *Melica uniflora*, etc.) et de l'humidité de l'air ambiant (*Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*). Dans la strate muscinale, on note surtout *Eurynchium swartzii*, *Mnium hornum* et *Catharinea undulata*.

La Chênaie de Ferage est située dans le territoire écologique de Haute-Famenne, sur un plateau de schistes noduleux calcaires (Dévonien). Le sol, très riche en débris schisteux altérés, est moyennement profond et du type sol brun légèrement lessivé. Les teneurs en bases échangeables, en K et en N total, sont les suivantes :

	Bases échangeables (meq/100 g)			K total %	N total %
	Ca	K	Mg		
A ₁	7,0	0,70	2,20	2,0	0,29
A ₂	1,0	0,20	0,36	2,2	0,06
B	5,5	0,22	1,50	2,7	0,06

Les quantités totales de bases échangeables et d'éléments totaux dans le sol et d'éléments biogènes dans la phytocénose sont données ci-dessous, (pour plus de détails, voir tabl. 22) :

	Sol (kg/ha)		Phytocénose (kg/ha)
	Eléments totaux	Eléments échangeables	
K	177.100	771	479
Ca	37.170	5.900	1.976
Mg	79.620	1.003	69
N	6.420	—	855
P	4.488	—	62

Les estimations de biomasse et de productivité sont résumées dans la figure 18.

Dans le *Querceto-Coryletum* de Ferage (fig. 19) c'est l'absorption de Ca qui est la plus élevée (172 kg/ha/an); viennent ensuite par ordre d'importance décroissante, celles de N (129 kg/ha/an) et de K (115 kg/ha/an). L'absorption annuelle des autres éléments biogènes est d'un ordre de grandeur nettement plus petit (de 12 à 23 kg/ha/an).

TABLEAU 22. — Évaluation des quantités totales d'éléments biogènes contenus dans les divers compartiments de la phytocénose du *Querceto-Coryletum* de Ferage.

	kg/ha							
	Mat. sèche	Cendres	K	Ca	Mg	N	S	P
Parties aériennes.								
Arbres : troncs	180.200	2.778	185	977	18,6	296	53,5	9,9
branches	52.793	1.430	98,7	486	17,9	177,7	29,1	14,9
rameaux	5.478	218	15,7	65	4,4	60,8	6,1	6,6
Total	238.471	4.426	299	1.528	41	535	89	31
Taillis	17.526	245	32	64	8,3	68	8,5	11
Total des espèces ligneuses (*) ...	255.997	4.671	331	1.592	49,3	603	97,5	42
Strate herbacée	701	92,2	27	8,7	2,2	18	2,9	1,5
Feuilles vertes d'arbres	3.501	197,1	42	34,1	4,5	90,3	5,7	8,1
Inflorescences mâles, fruits, écailles ...	498	21,8	3,4	4,2	0,76	1,04	1,17	0,86
Total	260.697	4.982	403	1.639	57	712	107	52
Parties souterraines.								
Racines des espèces ligneuses	54.300	985	70	335	10	132	20	8,9
Racines des espèces herbacées	1.400	162	5,7	2,2	2,0	11	2,6	0,77
Total	55.400	1.147	75,7	337,2	12	143	22,6	9,67
Total de la phytocénose	316.097	6.129	479	1.976	69	855	130	62

(*) Estimation faite sans tenir compte des espèces autres que *Corylus* (555 kg/ha).

L'accroissement annuel des organes ligneux entraîne une rétention beaucoup plus importante pour Ca (56 kg/ha/an) que pour K (38 kg/ha/an) et ce, en raison de l'accumulation de Ca dans les écorces. L'importance de la rétention de N (47 kg/ha/an) est intermédiaire entre celle de Ca et de K.

La restitution de K est assurée, à parts à peu près égales, par le pluviollessivage des feuilles jaunissantes (24 kg/ha/an), la litière des arbres (27 kg/ha/an) et la strate herbacée (26 kg/ha/an), beaucoup plus riche en K que les feuilles d'arbres.

Pour Ca, le processus de restitution est différent : c'est la litière des arbres qui, à elle seule, assure 92 % de la restitution annuelle totale de cet élément (106 kg/ha).

Le pluviollessivage est moins important que pour K, de même que la contribution de la strate herbacée.

Pour N, c'est également la litière des arbres qui est le principal agent de restitution (80 % de la restitution annuelle totale, qui s'élève à 82 kg/ha); le rôle du pluviollessivage est quasi nul, pour autant que l'on considère N total (CARLISLE et al., 1968). La strate herbacée intervient d'une manière plus importante (16 kg/ha/an) que pour Ca (8 kg/ha/an).

Pour S et P, le rôle du pluviollessivage est moins bien connu, mais probablement peu important. C'est par l'intermédiaire de la litière d'arbres que s'effectue l'essentiel de la restitution annuelle de ces éléments.

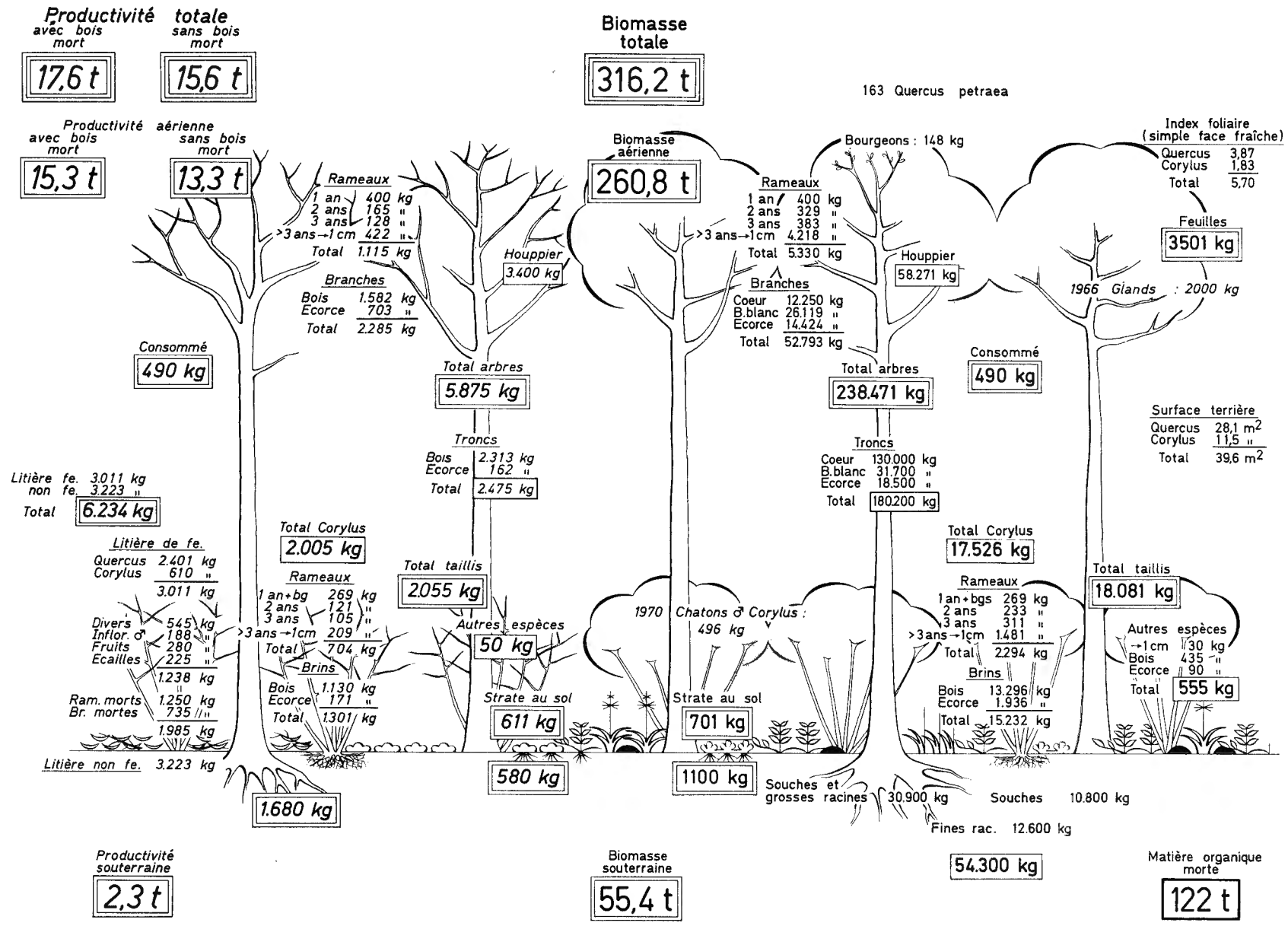


FIG. 18. — Chênaie à Corylus de Ferage.

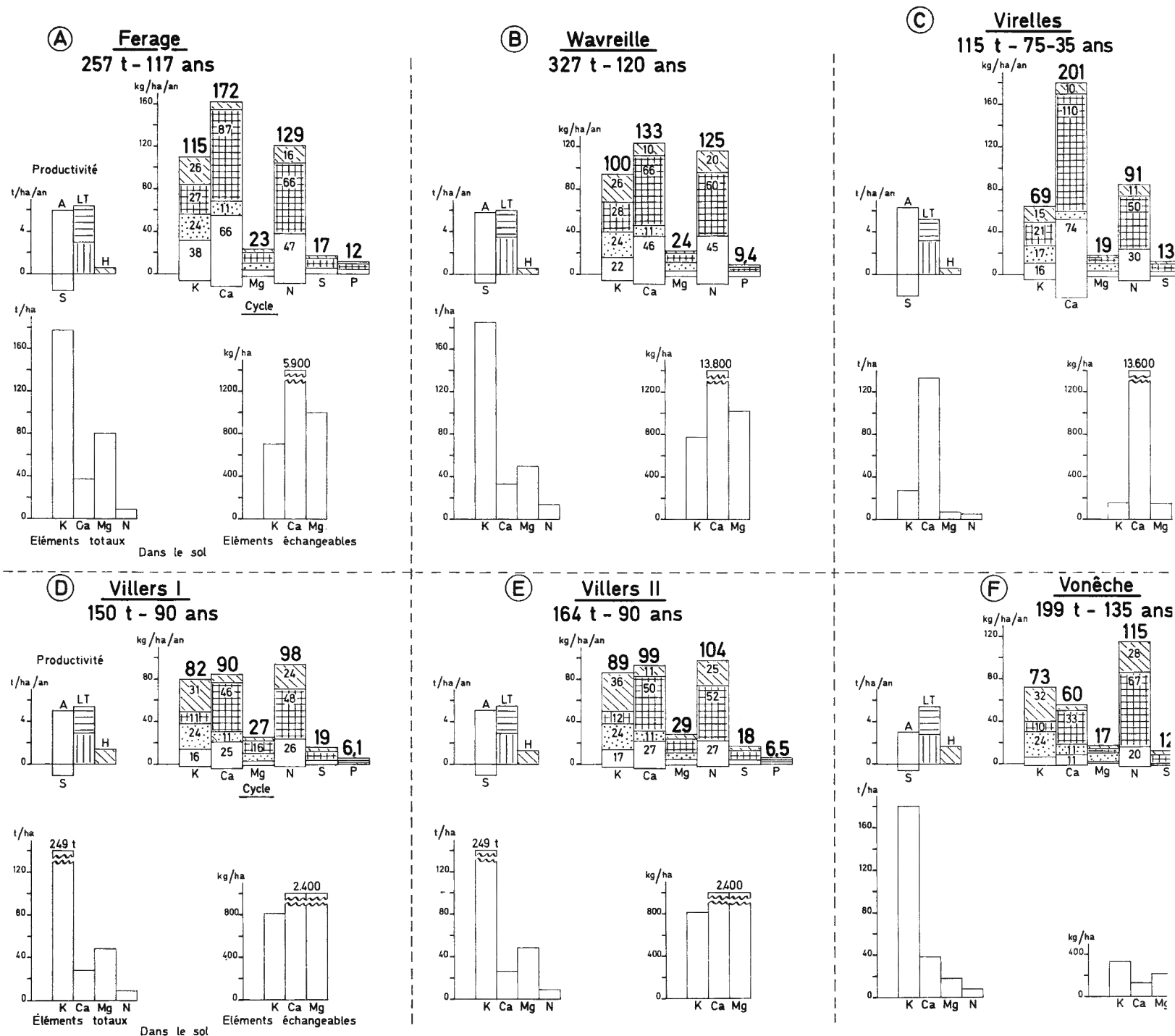


FIG. 20. — Productivité, cycles des polyéléments biogènes et réserves d'éléments totaux et échangeables dans le sol pour six Chênaies de Haute-Belgique.

A : Productivité des organes ligneux aériens (au-dessus de l'abscisse); S : productivité des organes ligneux souterrains (en dessous de l'abscisse); LT : litière de feuilles (lignes verticales) et non foliaire (lignes horizontales); H : strate herbacée.

En blanc : rétention dans accroissement annuel des organes ligneux aériens (au-dessus de l'abscisse) et souterrains (en dessous de l'abscisse).

En pointillé : restitution par pluviollessivage.

En quadrillé : restitution par litière.

En hachure oblique : restitution par strate herbacée.

Absorption annuelle = rétention + restitution.

La biomasse ligneuse aérienne (en tonnes de matière sèche) et l'âge moyen des peuplements sont donnés pour chacun des écosystèmes étudiés.

TABLEAU 25. — Biomasse et productivité comparées de sept écosystèmes forestiers caducifoliés de Haute-Belgique (suite).

	Virelles	Ferage	Wavreille	Villers I	Villers II	Vonèche	Orchimont Rope
Nécromasses ligneuses sur pied	1.950	3.400	6.000	8.400	8.400	8.200	4.600
Productivité aérienne (kg/ha) :							
Arbres : troncs	2.977	2.475	1.840	1.257	1.408	669	—
branches	2.098	2.285	1.693	938	1.090	1.615	—
rameaux : 1 cm Ø	1.045	1.115	947	506	563	710	—
Total arbres (bois + écorce) ...	6.120	5.875	4.480	2.701	3.061	2.994	—
Taillis	216	2.055	2.200	2.355	2.267	127	5.138
Feuilles mortes	3.165	3.011	3.500	2.700	2.940	2.800	2.715
Inflorescences, fruits, écailles et divers ...	672	1.238	1.020	752	825	829	765
Strate au sol	658	611	600	1.414	1.344	1.756	477
Total	10.831	12.790	11.800	9.922	10.437	8.506	9.095
Productivité souterraine (kg/ha) :							
Plantes ligneuses	2.000	1.680	800	1.000	1.050	570	1.284
Strate au sol	332	580	550	1.400	1.260	1.033	894
Total	2.332	2.260	1.350	2.400	2.310	1.603	2.178
Productivité totale (kg/ha) :							
sans bois mort	13.163	15.049	13.150	12.322	12.747	10.109	11.273
avec bois mort	14.573	17.034	15.606	14.091	14.586	11.945	12.023
Kcal/m²/an :							
sans bois mort	6.252	7.148	6.246	5.853	6.007	4.802	5.355
avec bois mort	6.980	8.159	7.475	6.750	6.987	5.722	5.759
Productivité aérienne ligneuse :							
relative sans bois mort (%)	5,52	3,09	2,04	3,38	3,19	1,57	6,69
relative avec bois mort (%)	6,75	3,86	2,79	4,56	4,37	2,49	7,77
Index foliaire	6,77	5,70	—	4,37	4,75	—	—

Les biomasses et productivités sont données au tableau 25.

Dans le *Quercetum* de Vonèche (fig. 20, F) établi sur sol pauvre en bases échangeables, particulièrement en Ca, le cycle des éléments biogènes se distingue de celui observé dans les autres types de Chênaies, par une très faible absorption de Ca (60 kg/ha/an).

L'absorption de K (73 kg/ha/an), S (12 kg/ha/an) et P (9 kg/ha/an) paraît moins affectée.

Quant à l'absorption de N (115 kg/ha/an), elle ne diffère guère de celle des autres Chênaies, cependant beaucoup plus productives.

TABLEAU 25. — Biomasse et productivité comparées de sept écosystèmes forestiers caducifoliés de Haute-Belgique.

	Virelles	Ferage	Wavreille	Villers I	Villers II	Vonèche	Orchimont Rope
Age moyen :							
des arbres dominants	75-85	117	120	90	90	135	—
du taillis	—	—	20	20	20	—	23
Nombre :							
d'arbres/ha dominants	260	163	111	192	178	63	—
d'arbres/ha dominés	1.226	—	—	—	—	359	—
de brins/ha	—	15.000	12.000	7.307	10.255	1.170	13.000
Hauteur :							
des arbres (m)	20-13	24	24	20	21	22	—
du taillis (m)	—	4	7	—	—	—	8
Surface terrière (m²) :							
arbres	21,2	28,1	26,3	17,0	18,5	20,9	0
taillis	0	11,5	9,0	9,5	9,8	—	15,0
Volume des troncs (m³)	129	300	304	148	162	188	—
Biomasse aérienne (kg/ha) :							
Arbres : troncs	73.282	180.200	210.000	87.980	98.320	120.929	—
branches	33.978	52.793	82.300	30.465	35.621	71.428	—
rameaux : 1 cm Ø	4.947	5.478	5.850	3.760	4.190	4.420	—
Total arbres (bois + écorce)	112.207	238.471	298.150	122.205	138.131	196.777	—
Taillis	2.513	18.081	29.300	27.434	25.962	1.971	76.721
Feuilles vertes	3.458	3.501	3.955	3.051	3.322	3.164	3.067
Strate au sol	2.189	701	600	1.414	1.344	2.304	488
Total	120.367	260.754	332.005	154.104	168.759	204.216	80.276
Biomasse souterraine (kg/ha) :							
Plantes ligneuses	34.600	54.300	51.200	29.339	32.910	36.226	19.175
Strate au sol	668	1.100	1.100	2.800	2.510	2.633	1.789
Total	35.268	55.400	52.300	32.139	35.420	38.859	20.964
Biomasse totale (kg/ha)	155.635	316.154	384.305	186.243	204.179	243.075	101.240
Litière annuelle (kg/ha) :							
de feuilles	3.165	3.011	3.500	2.700	2.940	2.800	2.715
d'inflorescences, fruits, écailles et divers ..	672	1.238	1.020	752	825	829	765
de branches mortes	720	735	1.150	639	709	664	—
de rameaux morts	690	1.250	1.306	1.130	1.230	1.172	—
Total	4.440	1.985	2.456	1.769	1.939	1.836	750

Les teneurs en bases échangeables, en K et en N totaux, dans le sol, sont les suivantes :

	Bases échangeables (meq/100 g)			K total %	N total %
	Ca	K	Mg		
A _o	0,55	0,44	0,54	0,67	0,72
A _{2g}	0,03	0,05	0,04	1,40	0,06
B _g	0,03	0,06	0,18	1,80	0,03

Les quantités totales de bases échangeables et d'éléments totaux dans le sol et d'éléments biogènes dans la phytocénose sont (pour plus de détails, voir tabl. 24) :

	Sol (kg/ha)		Phytocénose (kg/ha)
	Eléments totaux	Eléments échangeables	
K	180.620	333	269
Ca	39.060	128	469
Mg	17.780	214	57
N	8.250	—	705
P	3.627	—	51

TABLEAU 24. — Évaluation des quantités totales d'éléments biogènes contenus dans les divers compartiments de la phytocénose du *Querceto-Betuletum* de Vonèche.

	kg/ha							
	Mat. sèche	Cendres	K	Ca	Mg	N	S	P
Parties aériennes.								
Arbres — <i>Quercus</i>								
tronces	120.929	661	72	182	16,7	224	29	10,8
branches	66.467	547	64	154	13,6	171	20	10,7
rameaux	3.863	100	15	21	3,9	56	4,6	5,4
Total	191.259	1.308	151	357	34,2	451	54	27
<i>Quercus</i> de 2 à 7 cm Ø ...	1.867	20	3,1	4,5	0,60	7,5	0,75	0,66
<i>Betula</i>	5.514	29	3,2	4,1	1,5	13	4,0	1,0
Total des espèces ligneuses ...	198.640	1.357	157,3	366	36,3	471,5	58,75	28,66
Strate herbacée	2.304	101	34,3	7,4	4,3	35,3	4,86	8,93
Feuilles vertes d'arbres	3.164	140	32	18	4,9	80	5,8	5,8
Inflorescences mâles, fruits, écailles ...	370	14,6	2,4	3,8	0,50	6,5	0,79	0,53
Total	204.478	1.613	226	395	46	593	70,2	44
Parties souterraines.								
Racines des espèces ligneuses	36.226	248	29	67	6,6	86	11	5,3
Racines des espèces herbacées	2.633	390	14	5,3	4,7	26	6,3	1,8
Total	38.859	638	43	72,3	11,3	112	17,3	7,1
Total de la phytocénose	243.337	2.251	269	467	57	705	88	51

TABLEAU 23. — Évaluation des quantités totales d'éléments biogènes contenus dans les divers compartiments de la phytocénose du *Querceto-Crataegetum* de Villers.

	kg/ha							
	Mat. sèches	Cendres	K	Ca	Mg	N	S	P
Parties aériennes.								
Arbres : troncs	87.980	795	126	208	17	134	40	8,5
branches	30.465	440	70	116	14	97	21	7,1
rameaux	3.760	105	14	28	5,3	41	4,5	3,2
Total	122.205	1.340	210	352	36,3	272	65,5	18,8
Taillis <i>Quercus</i>	26.734	419	45	108	17	115	26	9,1
Total des espèces ligneuses ...	148.939	1.759	255	460	53,3	387	91,5	27,9
Strate herbacée	1.470	112	31	8,1	3,4	24,3	3,3	2,0
Feuilles vertes d'arbres	3.051	153	28	23	4,0	64	4,6	7,0
Inflorescences mâles, écailles et fruits ...	310	13	2,2	3,4	0,45	5,8	0,71	0,48
Total	153.770	2.037	316	495	61	481	100	37
Parties souterraines.								
Racines des espèces ligneuses	29.339	704	64	115	31	80	15	5,3
Racines des espèces herbacées	2.800	414	15	6,6	5	28	6,7	2,0
Total	32.139	1.118	79	122	36	108	21,7	7,3
Total de la phytocénose	185.909	3.155	395	617	97	589	122	44

Une répétition, effectuée dans une parcelle voisine de la précédente (fig. 20, E) tant au point de vue de sa localisation que de sa composition floristique, donne des résultats très comparables; les valeurs absolues légèrement plus élevées de la deuxième parcelle résultent d'une productivité un peu meilleure.

10.4. Une Chênaie à Bouleaux (*Querceto-Betuletum*), située à Vonèche, en Ardenne occidentale, a également été étudiée. Il s'agit d'une futaie jardinée de *Quercus robur* et *Q. petraea*, d'environ 24 m de hauteur et dont les clairières sont peuplées de *Quercus* plus petits et de longs balivaux de *Betula pubescens*.

La strate au sol est surtout composée de *Vaccinium myrtillus*, *Sphagnum palustre* (mor), *Molinia caerulea* (sols lourds) et *Luzula sylvatica* (moder). On y note aussi le groupe des hydrophytes (*Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina* et *Dryopteris carthusiana*).

Le sol est un pseudogley avec, en surface, une épaisse couche de mor de 10 à 15 cm témoignant de la lenteur avec laquelle se décompose la matière organique.

10.3. Une Chênaie à *Crataegus* (*Querceto-Crataegetum*) a également été étudiée par le C.N.E.G., sans toutefois faire l'objet d'un programme maximum comme les forêts de Virelles et de Ferage

Cette Chênaie à *Crataegus*, située à Villers-sur-Lesse, Basse-Famenne, est une futaie d'une vingtaine de mètres de hauteur, de *Quercus robur*, *Q. petraea* et de *Quercus* hybrides, sur un taillis de Chênes assez dense.

La strate au sol est composée des groupes écologiques du mull acide (*Potentilla sterilis*, *Viola riviniana*, *Poa nemoralis*...), du moder (*Teucrium scorodonia*, *Veronica officinalis*, *Melampyrum pratense*,...) et des sols argileux énantiohydriques (*Succisa pratensis*, *Valeriana procurrens*,...); *Brachypodium sylvaticum* et *Ranunculus nemorosus* sont assez caractéristiques de ces sols à alternance d'humidification et de dessiccation.

Le sol, très argileux, compact et à pseudogley, est relativement profond et provient de la décomposition des schistes famenniens. La surface du sol présente une ondulation régulière due aux billons d'essartage.

Les teneurs en bases échangeables, en K et en N totaux, sont les suivantes :

Bases échangeables (meq/100 g)				K total	N total
	Ca	K	Mg	%	%
A ₁	3,8	0,57	4,2	2,1	0,32
A ₂	1,6	0,30	1,8	2,3	0,20
B _g	1,5	0,24	2,9	3,6	0,07

Les quantités totales de bases échangeables et d'éléments totaux dans le sol et d'éléments biogènes dans la phytocénose sont (pour plus de détails, voir tabl. 23) :

	Sol (kg/ha)		Phytocénose (kg/ha)
	Eléments totaux	Eléments échangeables	
K	248.670	802	392
Ca	28.360	2.462	616
Mg	46.960	2.418	97
N	8.740	—	589
P	3.267	—	44

Deux parcelles homologues (Villers 1 : 30,3 ares et Villers 2 : 18,5 ares) ont été délimitées de part et d'autre d'un coupe-feu, de manière à voir dans quelle mesure les estimations de biomasse, de productivité et de cycle d'éléments biogènes sont reproductibles.

Les biomasses et productivités sont données au tableau 25.

Dans ce type de *Quercetum*, établi sur sol lourd (pseudogley), très riche en Mg échangeable, mais relativement pauvre en Ca échangeable (fig. 20, D), le cycle des éléments biogènes est, dans son ensemble, moins important que dans les Chênaies décrites précédemment. C'est-à-dire que les quantités totales d'éléments biogènes mises en circulation chaque année sont moins élevées; cette différence résulte essentiellement de la productivité ligneuse plus faible de ce type de Chênaie. Le cycle de Mg fait toutefois exception, en raison de la richesse de l'édaphotope en cet élément et de la consommation de luxe de la phytocénose.

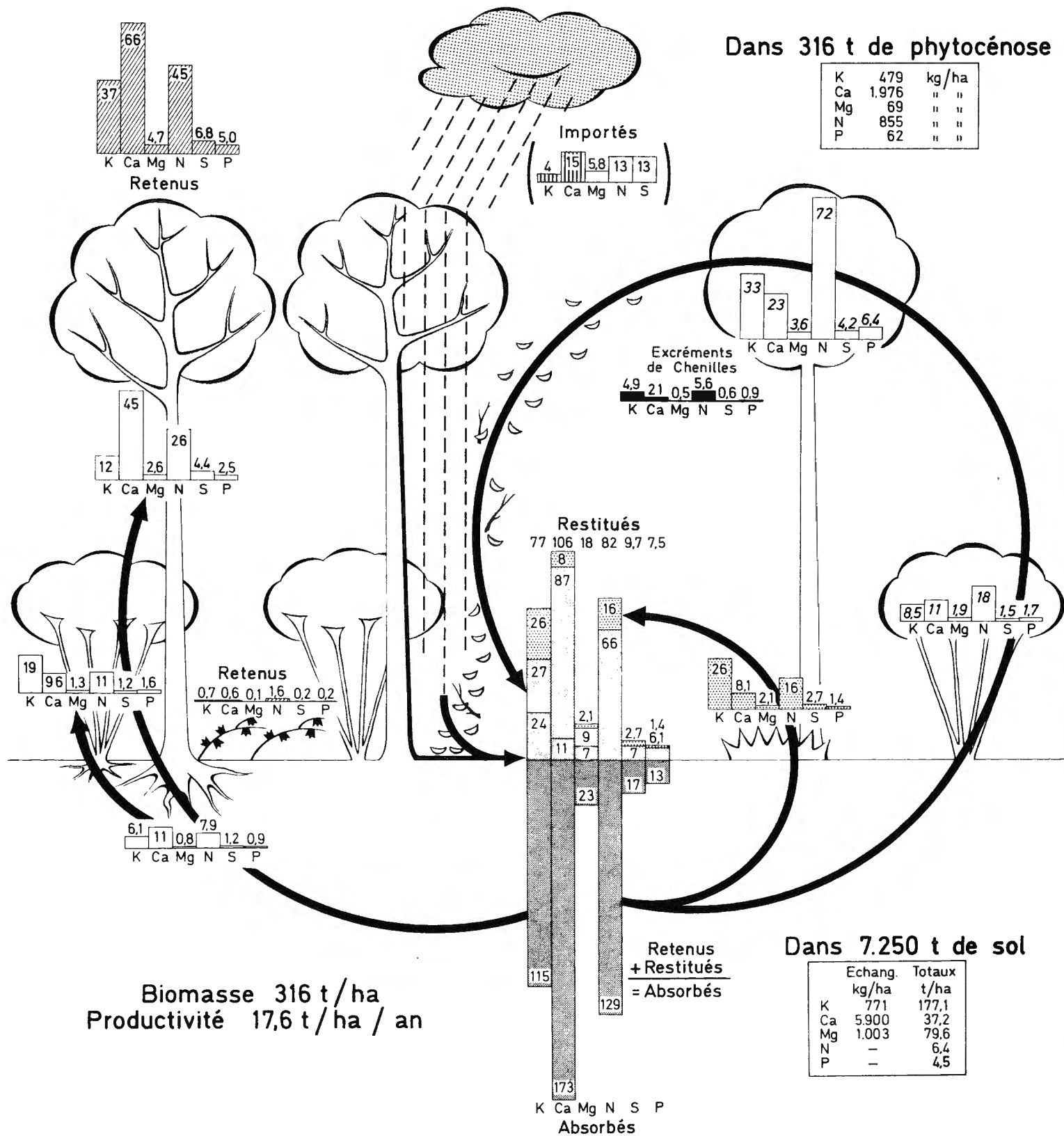


FIG. 19. — Chênaie-Coudraie (Querceto-Coryletum) de Ferage. Cycle annuel (kg/ha/an) des polyéléments biogènes.

Age de la futaie : 117 ans.
Age du taillis : 20 ans.

Retenus : dans la productivité annuelle de bois et d'écorce des rameaux de 1 an, accroissement des branches, troncs et racines d'arbres et dans les organes pérennants de la strate herbacée (en hachuré).

Restitués : par les organes aériens périssables de la strate au sol (en pointillé clair), par la litière des arbres et arbustes : feuilles mortes et « non leaf litter » (bois mort, inflorescences, écailles, fruits, cupules) (en grisé clair), par les précipitations (égouttement et écoulement) (en grisé foncé).

Absorbés : somme des retenus et des restitués.

Importés : par les précipitations incidentes; pour K et Ca, valeurs obtenues à Ferage; pour Mg, N et S, valeurs obtenues pour une région voisine (observatoire de Dourbes) et fournies par l'Institut National d'Epidémiologie et d'Hygiène.

A droite, dans les frondaisons, polyéléments contenus dans les feuilles d'arbres en période de pleine végétation (juillet).

Sous le sol et encadré : quantités totales d'éléments échangeables et totaux du sol.

LÉGENDE DE LA FIGURE 18.

Biomasses et productivité aérienne et souterraine et matière organique morte, à l'hectare, des divers compartiments de la phytocénose.

1. **Biomasses** (à droite et en caractères droits).

A. — Aérienne.

Arbres : biomasses partielles (kg/ha) :

- des bourgeons;
- des rameaux de 1 an, 2 ans, 3 ans et de plus de 3 ans jusqu'à 1 cm de diamètre;
- des bois et écorces des branches;
- des bois et écorces des troncs.

Encadrés de 1 trait : les totaux pour les houppiers (branches, rameaux, bourgeons) et pour les troncs. La biomasse totale des arbres (kg/ha) est composée en caractères plus grands et encadrée de 2 traits.

Taillis : biomasses partielles (kg/ha) :

- des rameaux de 1 an et bourgeons, des rameaux de 2 ans, 3 ans et plus de 3 ans jusqu'à 1 cm de diamètre;
- des bois et écorces du reste des brins.

Un total, encadré de 1 trait, est donné pour les *Corylus*, un autre rassemble les autres essences; le total du taillis est encadré de 2 traits.

Strate au sol : seul le total est indiqué, en grands caractères, encadré de 2 traits.

Feuilles vertes : la biomasse a été calculée à partir de la masse de litière foliaire fraîchement tombée et d'un coefficient (rapport poids de 1.000 feuilles vertes/poids de 1.000 feuilles mortes).

B. — Souterraine.

La biomasse des organes ligneux souterrains a été estimée en trois postes distincts, à partir de récoltes et d'extrapolations (pour explications, voir texte).

La biomasse des racines de la strate au sol a été calculée à partir du rapport des parties aériennes aux parties souterraines.

2. **Productivité** (à gauche et en italique).

A. — Aérienne.

Pour les arbres et le taillis, les productivités partielles comportent les mêmes compartiments que les biomasses, à l'exception des bourgeons. A ces productivités ligneuses (incrément) il convient d'ajouter :

1. La strate au sol.
2. La litière de feuilles fraîchement tombées.
3. La litière non foliaire qui comprend :
 - les rameaux morts;
 - les branches mortes;
 - les écailles des bourgeons;
 - les inflorescences;
 - les fruits;
 - les autres débris végétaux difficilement triables groupés sous le vocable « débris divers ».
4. Les feuilles consommées par les chenilles (490 kg/ha de feuilles vertes).

B. — Souterraine.

Les valeurs sont très approximatives : la productivité ligneuse a été calculée par application du % de productivité ligneuse relative aérienne à la biomasse souterraine.

Pour la strate au sol, la biomasse des racines a été divisée par 2, 3 ou 5 suivant les espèces.

3. La figure renseigne également :

- la quantité de matière organique morte du sol;
- les valeurs de surface terrière des arbres et du taillis;
- l'index foliaire mesuré sur feuilles fraîches (simple face).
 - Les valeurs en petits caractères, entourées de 1 trait, renseignent des totaux partiels (kg/ha) au sein des strates.
 - Les valeurs en plus grands caractères, entourées de 2 traits, sont des totaux (kg/ha) par strate ou par compartiment majeur de la phytocénose et participent seuls aux totaux aériens et souterrains.

Les totaux aériens et souterrains sont exprimés en t/ha.

Remarque :

La figure renseigne les productivités aériennes et totales avec et sans les quantités de bois morts, ceci afin de les rendre immédiatement comparables aux divers travaux du P.B.I., dont les conceptions sur la nécromasse ne sont pas conformes aux nôtres.

11. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

11.1. Le présent travail est une esquisse de l'étude de la biomasse, de la productivité et du cycle des éléments biogènes d'une Chênaie mélangée établie sur sol calcaire à Virelles-Blaimont (Chimay-Belgique). Cette étude fait suite à celle d'une autre Chênaie : la Chênaie-Frênaie à *Corylus* de Wavreille-Wève, établie dans une dépression fraîche, sur sol riche mais peu calcaire (DUVIGNEAUD, 1968; DUVIGNEAUD et DENAEYER, 1968). Cette dernière est une vieille futaie (140 ans) sur taillis (22 ans), régulièrement exploitée, et présente de ce fait une stratification nette, tandis que la Chênaie mélangée de Virelles est un taillis de reconversion, de 35 ans environ, sous jeune futaie de 75 ans (stratification peu nette).

Trois autres types de Chênaies de Haute-Belgique ont été étudiés plus récemment et permettent d'élargir la comparaison : il s'agit d'un *Querceto-Coryletum*, à Ferage, d'un *Querceto-Crataegetum* à Villers-sur-Lesse et d'un *Querceto-Betuletum pubescentis* à Vonèche (DUVIGNEAUD et FROMENT, 1969; DUVIGNEAUD, KESTEMONT et AMBROES, 1971; DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET, 1971).

La différence d'âge et de structure des phytocénoses, les différences chimiques et physiques des édaphotopes n'empêchent pas certaines comparaisons, d'autant plus que l'action humaine, par éclaircies à intervalles réguliers, maintient une productivité optimale, quel que soit l'âge.

La comparaison des biomasses et productivités, des quantités totales d'éléments biogènes contenus dans les édaphotopes et phytocénoses et des quantités d'éléments absorbés annuellement par ces dernières est donnée au tableau 26.

Les modes d'exploitation et les âges de ces forêts étant fort diversifiés, les biomasses sont fort variables : de 156 t/ha pour la jeune forêt de Virelles à 384 t/ha pour la futaie sur taillis de Wavreille.

Cependant, la productivité primaire varie dans une amplitude relativement faible; la forêt de Ferage est la plus productive, avec 17 t/ha et par an (bois mort compris). Viennent ensuite, en ordre décroissant, les forêts de Wavreille (15,6 t/ha/an), de Virelles (14,6 t/ha/an), de Villers (14,1 t/ha/an) et enfin de Vonèche (11,9 t/ha/an).

Des valeurs détaillées des biomasses et productivités des cinq Chênaies sont données au tableau 25. Ce tableau renseigne également, à titre de comparaison, les résultats obtenus pour un taillis simple à Orchimont (KESTEMONT, 1970, 1971).

Si l'on essaye de définir une productivité ligneuse aérienne relative (productivité aérienne annuelle moyenne des ligneux en % de la biomasse aérienne ligneuse), on obtient, bois mort inclus (DUVIGNEAUD, KESTEMONT et AMBROES, 1971) :

à Virelles	6,75 %;
à Villers	4,56 %;
à Ferage	3,86 %;
à Wavreille	2,79 %;
à Vonèche	2,49 %.

La valeur élevée obtenue à Virelles témoigne de la jeunesse de cette forêt par rapport aux autres. Remarquons que la Chênaie de Villers (environ 90 ans) suit directement la forêt de Virelles avec 4,56 % de productivité relative.

TABLEAU 26. — Quantités totales d'éléments biogènes
contenus dans cinq écosystèmes forestiers de Haute-Belgique.

		Sol t/ha	Phytocénose (kg/ha)			
			accumulés dans			absorbés annuellement
			organes aériens	organes souterrains	phytocénose entière	
Virelles :	K	26,8	245	97	342	69
	Ca	133	868	380	1.248	201
Biomasse : 156 t.	Mg	6,5	81	21	102	19
Productivité : 14,6 t.	N	4,5	406	127	533	92
	S	—	51	30	81	13
Poids du sol : 1.360 t.	P	0,9	32	12	44	6,9
Wavreille-Wève :	K	160	493	131	624	100
	Ca	33,3	1.338	310	1.648	133
Biomasse : 384 t.	Mg	50,1	126	30	156	24
Productivité : 15,6 t.	N	13,8	947	313	1.260	125
Poids du sol : 6.320 t.	P	2,2	63	32	95	9,4
Ferage :	K	177	403	76	479	115
	Ca	37	1.639	337	1.976	172
Biomasse : 316 t.	Mg	80	57	12	69	23
Productivité : 17,6 t.	N	6,4	712	143	855	129
	S	—	107	23	130	17
Poids du sol : 7.250 t.	P	4,5	52	9,7	62	12
Villers I :	K	249	313	79	392	89
	Ca	28	495	121	616	99
Biomasse : 186 t.	Mg	47	61	36	97	29
Productivité : 14,1 t.	N	8,7	481	108	589	104
	S	—	100	22	122	18
Poids du sol : 7.760 t.	P	3,3	37	7,3	44	6,5
Vonêche :	K	181	226	43	269	73
	Ca	39	396	72	469	60
Biomasse : 243 t.	Mg	18	46	11	57	17
Productivité : 11,9 t.	N	8,3	593	112	705	115
	S	—	70	17	88	12
Poids du sol : 10.900 t.	P	3,6	44	7,1	51	9

Notons enfin que les variations de productivité totale observées dans les cinq Chênaies étudiées suivent les variations de fertilité des édaphotopes, que l'on peut classer dans l'ordre décroissant suivant, selon le degré de richesse en bases échangeables et le degré d'aération :

Ferage → Wavreille → Virelles → Villers → Vonèche.

La productivité est la plus élevée sur les sols les plus riches et les mieux équilibrés.

Le tableau 27 donne une synthèse des données relatives à l'étude de la productivité des forêts de Hêtres et de Chênes d'Europe occidentale. Ce tableau renseigne aussi, à titre de comparaison, des valeurs de productivité obtenues dans les forêts d'Europe orientale (RODIN et BAZILEVICH, 1967) ainsi que dans quelques forêts caducifoliées japonaises (SATO, 1970) et diverses forêts de résineux (EHWALD, 1957; KOLLI et KAHRIK, 1970).

Certaines données, notamment pour la Hêtraie (EHWALD, SCHLENKER), ont été obtenues à partir de ΔB , augmentation de biomasse lue sur des tables de production auxquelles des valeurs empiriques de litière (estimation des données régionales) et un pourcentage déterminé de menu bois et de racines ont été ajoutés.

Le tableau 27 comporte aussi les premiers résultats obtenus par divers groupes du P.B.I. (Programme Biologique International), avec étude détaillée de la biomasse aérienne et de la productivité primaire (méthode OVERTON, WHITTAKER, KIRA et al., NEWBOULD, DUVIGNEAUD); il est important de noter qu'il s'agit de Chênaies assez semblables, tant celles étudiées en Angleterre (SACHELL), qu'en Hollande (P.B.I. hollandais), en Suède (ANDERSON) et en Belgique.

L'analyse du tableau 27 permet déjà quelques comparaisons intéressantes :

1° La productivité des Hêtraies est plus faible que celle des Chênaies, mais ce phénomène résulte de la différence dans la production de litière : la Hêtraie donne très peu de bois mort et la strate au sol y est souvent nulle. Si l'on ne tient pas compte de la litière, l'incrément des parties ligneuses de la Hêtraie est parfois plus important que celui de la Chênaie. D'une manière générale, on constate qu'une faible production ligneuse est compensée par une plus forte production de la strate au sol.

2° La comparaison des Chênaies entre elles est particulièrement prometteuse pour des recherches ultérieures si l'on tient compte de la multitude d'opérations que nécessite le calcul de la productivité, et des erreurs qui peuvent en résulter, du grand nombre d'extrapolations ou d'estimations empiriques et surtout du fait que les questions de nécromasse et de productivité de racines ne sont pas au point.

Si l'on examine, en effet, les productivités en fonction des indices de fertilité du sol, on constate que :

- les Chênaies sur mull (Suède, Belgique : Ferage, Wavreille) sont les plus productrices;
- les Chênaies sur moder (Hollande, Belgique : Villers, Orchimont) ont une productivité moyenne;
- la Chênaie sur mor de Vonèche a une mauvaise productivité, particulièrement en ce qui concerne la productivité ligneuse;
- les Chênaies sur calcaire ont une productivité moyenne (Virelles) ou médiocre (Grande-Bretagne).

L'amplitude des variations qui s'étend de 12 à 17 t/ha/an et qui semble s'expliquer logiquement est relativement faible pour une aussi grande diversité de types de sol et la moyenne de ces valeurs pourrait caractériser l'écosystème « Chênaie atlantique à subatlantique ».

TABLEAU 27. — Productivités aériennes et souterraines de divers types de forêts.

	Biomasse aérienne (t/ha)	Productivité aérienne (t/ha/an)			Productivité souterraine (t/ha/an)		Productivité totale (t/ha/an)
		incrément	litière	total	incrément	racines mortes	
Hêtraies d'Europe occidentale (<i>Fagus sylvatica</i>).							
Hêtraie continentale montagnarde (Allemagne) :							
à Luzule sur limon 100 ans	1	—	3,6	3,2	6,8	0,8	7,6
à Luzule sur calcaire 100 ans	1	—	4,1	3,8	7,9	0,9	8,8
Hêtraie mélangée riche en chênes (Allemagne) :							
sur calcaire	1	—	4,0	3,7	7,7	0,9	8,6
sur limon fin	1	—	3,8	3,7	7,5	0,8	8,3
Hêtraie érablière fraîche sur limon fin (Allemagne)	1	—	5,0	4,5	9,5	1,0	10,5
Hêtraie de 25 ans (Danemark)	2	—	8,0	3,7	11,7	1,6	13,5
Hêtraie de 46 ans (Danemark)	2	—	8,0	3,7	11,7	1,6	13,5
Hêtraie de 85 ans (Danemark)	2	—	6,2	3,7	9,9	1,2	11,3
Hêtraie de bonité I (Allemagne)	3	—	6,1	4,0	10,1	1,7	11,8
Hêtraie de bonité III (Allemagne)	3	—	3,5	2,5	6,0	1,4	7,4
Hêtraie ardennaise (Belgique)	4	—	4,5	5,2	9,7	0,9	10,6
Chênaies d'Europe occidentale (<i>Quercus robur</i> et <i>Q. petraea</i>) :							
Chênaie à <i>Pteris</i> et <i>Rubus</i> (Hollande)	5	320 à 400	5,3 à 6,5	5,4 à 5,6	10,3 à 11,9	—	—
Chênaie à <i>Betula</i> de 135 ans (Vonèche-Belgique)	—	204	3,1	7,2	10,3	1,6	11,9
Chênaie à <i>Betula</i> (taillis) de 23 ans (Orchimont-Belgique)	6	80	5,1	4,7	9,8	2,2	12,0
Chênaie de 90 ans (Villers-Belgique)	—	154	5,1	6,6	11,7	2,4	14,1
Chênaie mélangée de 75 ans (Virelles-Belgique)	7	120	6,3	6,0	12,3	2,3	14,6
Chênaie à <i>Corylus</i> de 120 ans (Wavreille-Belgique)	8	332	6,7	7,5	14,2	1,4	15,6
Chênaie à <i>Corylus</i> de 117 ans (Ferage-Belgique)	—	261	7,9	6,8	14,7	2,3	18,0
Chênaie à <i>Corylus</i> (Grande-Bretagne)	9	118	4,4	6,4	10,8	1,9	12,7
Chênaie à <i>Corylus</i> de 125-190 ans (Suède)	10	201	11,2	1,8	13,0	2,0	15,0
Forêts caducifoliées d'Europe orientale :							
Chênaie de 48 ans à Voronesj (U.R.S.S.)	11	191	3,5	4,8	8,3	1,6	10,7
Chênaie de 222 ans à Voronesj (U.R.S.S.)	12	407	2,5	5,7	8,2	0,3	8,9
Forêt de <i>Betula</i> de 35 ans (U.R.S.S.)	13	169	5,5	6,4	11,9	1,9	14,6
Forêt de <i>Tilia</i> de 74 ans (U.R.S.S.)	11	170	1,8	5,2	7,0	0,9	8,5
Forêt de <i>Populus tremula</i> de 50 ans (U.R.S.S.)	11	258	10,6	11,8	22,4	2,1	26,0
Forêts caducifoliées du Japon :							
Forêt de <i>Betula maximowicziana</i>	14	—	3,8	1,8	5,6	0,5	6,1
Forêt de <i>Betula maximowicziana</i>	14	—	4,7	2,6	7,3	0,3	7,6
Forêt de <i>Fagus crenata</i>	14	—	4,3	3,0	7,3	—	—
Forêt de <i>Populus davidiana</i>	14	—	6,5	2,2	8,7	3,6	12,3
Forêts de résineux :							
Forêt de <i>Picea abies</i> :							
de bonité I 100 ans (Allemagne)	3	—	7,4	4,5	11,9	1,6	14,0
de bonité III 100 ans (Allemagne)	3	—	3,5	3,0	6,5	0,8	7,8
à Kaarma (Estonie)	15	—	5,9	5,3	11,2	6,0	17,2
à Mihkli (Estonie)	15	—	8,1	4,9	13,0	4,9	17,9
Forêt de <i>Pinus sylvestris</i> :							
de bonité I 100 ans (Allemagne)	3	—	4,0	3,5	7,5	0,6	8,6
de bonité III 100 ans (Allemagne)	3	—	2,5	2,0	4,5	0,2	5,2

Références. — 1: SCHLENKER in LIETH, 1962, p. 99; 2: MÖLLER, MULLER et NIELSEN, 1954; 3: EHWALD, 1957; 4: NANSON, 1962; 5: Netherlands' Committee for the IBP, 1968; 6: KESTEMONT, 1970; 7: DUVIGNEAUD, DENAEYER, AMBROES et TIMPERMAN, 1969; 8: DUVIGNEAUD, 1968; 9: SATCHELL, 1971; 10: ANDERSSON, 1970; 11: REMEZOV in RODIN et BAZILEVICH, 1967, fig. 32; 12: MINA in RODIN et BAZILEVICH, 1967, fig. 32; 13: BAZILEVICH in RODIN et BAZILEVICH, 1967, fig. 32; 14: SATOO, 1970; 15: KOLLI et KAHRİK, 1970.

Le tableau 27 montre aussi que les valeurs obtenues pour les Chênaies d'U.R.S.S. sont plus faibles, ce que l'on peut attribuer, en première analyse, au caractère continental du climatope; le fait semble encore confirmé par la faible productivité des forêts secondaires caducifoliées étudiées au Sud de Moscou par DYLLIS. Remarquons pour ce même climat continental, l'énorme productivité des plantations de *Populus tremula*.

3° La productivité primaire nette des Chênaies est voisine de celle des forêts ou plantations de *Picea abies*. Elle est très supérieure à celle des forêts de *Pinus sylvestris*, mais il convient de remarquer que ces dernières sont généralement confinées à des sols très pauvres.

4° Dans la comparaison des biomasses et productivités des forêts, on se heurte au problème de la « nécromasse » (KESTEMONT, 1971); c'est essentiellement le problème du bois mort.

Il y a, dans les écosystèmes forestiers caducifoliés, trois principales catégories de bois mort :

- le bois mort sur pied (le tableau 28 donne quelques valeurs obtenues dans des forêts de Belgique);
- les rameaux tombés sur le sol;
- les branches et troncs tombés au sol (« timber litter » des écologistes soviétiques).

TABEAU 28. — Bois mort sur pied dans les cinq chênaies étudiées.

Station	Type forestier	Age (ans)	Espèces récoltées	kg/ha	% de la biomasse aérienne
Virelles, bois de Blaimont ...	Chênaie mélangée (jeune futaie)	35-75	<i>Quercus</i>	1.950	1,8
Wavreille, bois de Wève	Chênaie à Coudriers	120 20	Futaie : <i>Quercus</i> Taillis : diverses espèces	4.800 1.200	1,7 4,0
Ferage	Chênaie à Coudriers	117 20	Futaie : <i>Quercus</i> Taillis : <i>Corylus</i>	1.400 2.000	0,6 11,0
Villers s/Lesse	Chênaie pure, taillis sous futaie	90 20	Futaie : <i>Quercus</i> Taillis : <i>Quercus</i>	4.150 4.250	3,0 1,7
Vonêche, Quatre Seigneurs ...	Chênaie à Bouleaux (futaie)	135	Futaie : <i>Quercus</i>	8.200	4,3

Dans toute cette mortalité, quelle est la part qui revient aux tissus ligneux produits et morts pendant la période concernée et doit de ce fait être prise en considération pour l'établissement de la productivité ?

Notre idée est que, entre du bois bien vivant et du bois tout à fait mort, il y a tous les intermédiaires; les troncs, rameaux et branches peuvent mettre des années, voir des siècles à mourir; chacun d'entre eux présente, à un moment déterminé, un certain degré de « mortitude ».

Cette mort diffuse, qui affecte des organes de tous âges et progresse lentement dans l'arbre, comme progressent d'ailleurs antithétiquement les produits de la photosynthèse, a

pour résultat que chaque année une certaine quantité de tissus meurt ou périlite dans un organe apparemment vivant; c'est impossible à chiffrer, mais on peut émettre l'hypothèse que le bois mort tombant annuellement sur le sol de la forêt est une mesure de la mort des tissus ligneux formés pendant cette même année.

Dans les recherches entreprises en Belgique, nous avons adopté la solution provisoire suivante : lors des opérations d'abattage et de découpage des arbres sur le terrain, le bois mort sur pied est décompté; par conséquent, la biomasse et l'incrément annuel ainsi obtenus sont uniquement constitués de matière vivante; on peut considérer qu'il y a production simultanée de litière, non seulement de feuilles mortes, mais aussi de bois mort (ce qui est d'ailleurs une nécessité pour certaines chaînes trophiques de xylophages); dans une forêt équilibrée, l'auto-élagage devrait, pour une courte période où la forêt change peu, fournir des quantités de litière de bois mort à peu près égales d'une année à l'autre; mais il y a l'événement extérieur (action du vent, de la neige, des oiseaux, etc); la litière de bois mort ne peut être obtenue de façon précise que par des mesures effectuées sur plusieurs années et en faisant la moyenne.

Pour faciliter la comparaison, le tableau 25 renseigne séparément des nécromasses de branches et de rameaux. De même, il donne les valeurs de productivités avec bois mort (trop fortes) et sans bois mort (trop faibles).

11.2. Les quantités totales d'éléments biogènes (minéralomasses) contenues dans les cinq types de Chênaies étudiées en Belgique ne « suivent » pas les biomasses des phytocénoses en ce qui concerne les cations. Par contre, comme on doit s'y attendre, les quantités totales de N et de P sont très dépendantes des biomasses (tabl. 25).

Le cycle annuel de K ne varie guère, pour autant que l'on considère des Chênaies de productivité moyenne et établies sur des sols de type normal pour la région considérée. Il n'en va plus de même lorsque l'on considère le cycle de K dans une Chênaie de productivité moyenne mais établie sur sol calcaire, ou le cycle de K dans une Chênaie de faible productivité.

Dans la Chênaie calcicole de Virelles, l'absorption annuelle de K (69 kg/ha) est plus faible que dans les Chênaies de Wève et de Ferage (100-115 kg/ha) cependant moins productives (parce que plus âgées) mais établies sur sol non calcaire; cette réduction de l'absorption de K résulte probablement d'un antagonisme K/Ca au niveau de l'absorption de cet élément par la phytocénose.

Dans les Chênaies de faible productivité, la réduction de l'absorption de K résulte essentiellement d'une rétention très faible dans l'accroissement annuel des organes ligneux. Mais la productivité élevée de la strate herbacée dans ce type de forêt et sa richesse en K entraînent toutefois une mise en circulation et une restitution relativement importante de cet élément.

On peut donc considérer que dans les Chênaies de faible productivité, mais dont la strate herbacée est bien développée, il y a déplacement du cycle de K dont l'essentiel se déroule, non plus au niveau de la strate arborescente, mais à celui de la strate au sol.

Le cycle annuel de Ca est le plus variable; les quantités de Ca absorbées annuellement par la Chênaie calcicole de Virelles sont exceptionnellement élevées (201 kg/ha) et résultent probablement d'une consommation de luxe de cet élément par une phytocénose établie sur un sol calcaire. L'absorption de Ca par la Chênaie de Vonèche est exceptionnellement faible (60 kg/ha); elle résulte essentiellement de la pauvreté de l'édaphotope en cet élément, ce qui se traduit par une grande pauvreté en Ca de la litière et des écorces.

En ce qui concerne les cycles de Mg, S et P, nos premiers résultats doivent être considérés avec prudence en raison des difficultés d'analyse de ces éléments particulièrement peu abondants dans les organes ligneux. Les cycles de Mg et de S ne varient guère d'un type de

Chênaie à l'autre. Notons toutefois que l'absorption annuelle maximum de Mg ne se produit pas dans les Chênaies les plus productives mais dans celles établies sur sol très riche en Mg échangeable (fig. 20, D et E), ce qui indique donc une consommation de luxe de cet élément par les phytocénoses forestières.

L'absorption annuelle de S paraît moins élevée dans la Chênaie calcicole de Virelles et dans la Chênaie peu productive de Vonèche.

Les différences observées dans l'absorption annuelle de P sont essentiellement liées à des différences de restitution par la litière de feuilles dont la teneur en P est faible mais néanmoins très variable (0,03 à 0,09 %).

Le cycle annuel de N paraît moins affecté par l'importance de la productivité ligneuse que par la nature du sol. En effet, les différences observées entre les Chênaies de productivité moyenne (fig. 20, A, B) et les Chênaies de productivité plus faible (fig. 20, D, E, F), établies sur sol non calcaire, sont moins fortes que celles existant entre l'ensemble de ces Chênaies et la Chênaie calcicole de bonne productivité de Virelles (fig. 20, C).

Cette réduction du cycle de N, de même que celle du cycle de P et de K dans la Chênaie calcicole de Virelles semblent apporter une preuve supplémentaire à l'appui de la théorie déjà ancienne du célèbre rapport N-P-K si cher aux agronomes.

L'examen détaillé des divers maillons du cycle montre toutefois que la rétention de N dans l'accroissement annuel des organes ligneux est beaucoup plus faible dans les Chênaies peu productives; mais la restitution de cet élément par la litière des feuilles d'arbres est la même que dans les autres Chênaies; d'abord parce que la productivité foliaire d'une forêt adulte ne varie guère, quelle que soit sa productivité ligneuse ou la nature du sol sur lequel elle est établie; ensuite, parce que la teneur en N des feuilles d'arbres n'est guère influencée par l'édaphotope. D'autre part, dans le type de forêt peu productrice étudié à Vonèche, la productivité de la strate herbacée est beaucoup plus élevée (de 1,3 à 1,7 t/ha/an), ce qui, compte tenu de la richesse en N des plantes herbacées, entraîne une circulation et une restitution importantes de cet élément.

Ainsi, malgré une bonne concordance des ordres de grandeur, certaines différences apparaissent dans le cycle des éléments biogènes dans les cinq Chênaies étudiées et permettent de distinguer des sous-types au sein d'écosystèmes homogènes, ce qu'avait déjà montré KLAUSING (1957) pour des Hêtraies établies sur granite et diorite (tabl. 29).

11.3. Il est important de pouvoir comparer les cycles étudiés en Belgique avec d'autres cycles connus; c'est pourquoi nous avons dressé un tableau des données de la littérature (tabl. 29).

Lorsque l'on compare les estimations faites en U.R.S.S., en Allemagne, en Grande-Bretagne et en Belgique, beaucoup d'analogies apparaissent pour autant que l'on considère séparément les grands types forestiers: Chênaies, Hêtraies, Pessières, Pinèdes, par exemple.

Un certain nombre de contradictions apparaissent toutefois et montrent que les concepts et méthodes, dont nous avons esquissé l'extraordinaire complexité, sont loin d'être au point et envisagés de la même manière par les divers auteurs; en particulier, il arrive que les données publiées sur le même groupement forestier, dans la même région, ne soient pas convaincantes, même s'il ne s'agit que de citations de la même étude par divers auteurs; aucun cycle minéral d'un écosystème forestier ne paraît avoir été décrit avec des fortunes plus diverses que celui de la Chênaie à *Aegopodium* d'une réserve forestière située près de Voronesj, U.R.S.S. (MINA, 1955; EHWALD, 1967; OVINGTON, 1962; REMEZOV, 1963; SOUKATCHEV et DYLLIS, 1964; RODIN et BASILEVICH, 1967). Il est difficile de se prononcer d'une manière définitive sur le cycle des éléments biogènes dans cette Chênaie, tant de fois citée par des auteurs russes très variés; mais au travers des contradictions de ces auteurs, apparaît la conclusion que les

TABLEAU 29. — Comparaison du cycle des éléments bio
(LF=litière de feuilles, LT=litière t

Références	Pays	Type forestier	Age (ans)	Restitution	K		
					Rest.	Ret.	Abs.
10	U.R.S.S.	Forêt de <i>Populus tremula</i>	50	LT	93	11	104
10	U.R.S.S.	Forêt de <i>Tilia cordata</i>	74	LT	72	24	96
3a	Belg.	<i>Querceto-fraxinetum</i>	~140	LF	45	21	66
				LT	54	21	75
				LTP	78	21	99
3b	Belg.	<i>Quercetum mixtum</i>	70-75	LF	30	16	46
				LT	35	16	51
				LTP	53	16	69
3c	Belg.	<i>Querceto-coryletum</i>	117	LF	38	38	76
				LT	53	38	91
				LTP	77	38	115
3d		<i>Querceto-Crataegetum</i>	90	LTP	72	17	89
3e		<i>Querceto-Betuletum</i>	135	LTP	66	7	73
7	U.R.S.S.	<i>Querceto aegopodioso-caricosum</i>	~50	LT	62	23	85
10	U.R.S.S.	<i>Querceto aegopodioso-caricosum</i>	48	LT	46	27	73
9	U.R.S.S.	<i>Querceto aegopodioso-caricosum</i>	48	LT	12	9	21
9	U.R.S.S.	<i>Querceto aegopodioso-caricosum</i> (*) ...	24	LT	30	26	56
		<i>Querceto aegopodioso caricosum</i> (**). ...	24	LT	17	41	58
8	U.R.S.S.	<i>Querceto aegopodioso-caricosum</i>	22	LT	62	12	74
2	Allem.	<i>Fagetum</i>	—	LF	10	5	15
4	Allem.	<i>Fagetum</i> bonité I	—	LF	8,4	8,8	17,2
		bonité III	—	LF	6,0	5,1	11,1
6	Allem.	<i>Fagetum</i> sur diorite	115	LF	4,0	4,5	8,5
		sur granite	125	LF	2,2	2,5	4,7
5	U.R.S.S.	Forêt toundra de <i>Picea excelsa</i>	—	LT	24	3	27
11	U.R.S.S.	Forêt de <i>Picea excelsa</i> sur gley	~120	LF	17	3	20
4	Allem.	Forêt bonité I	—	LF	5	6,7	11,7
1	U.S.A.	Plantation de <i>Pseudotsuga</i> DOUGLAS ...	—	—	23	13	36
9	U.R.S.S.	Forêt de <i>Pinus sylvestris</i>	45	LT	5	15	20
4	Allem.	Forêt bonité I	—	LF	4,4	2,4	6,8

(*) D'après histogramme.

(**) D'après tableau.

Références. — 1 : COLE, 1967; 2 : DENGLER, 1930; 3a : DUVIGNEAUD, 1968; 3b : DUVIGNEAUD et al., 1969; 3c, 3d, 3e : DUVIGNEAUD, 1971; 4 : EHWALD, 1957; 5 : KARPOV et MARCHENKO, 1962, in RODIN et BAZILEVICH, 1967; 6 : KLAUSING, 1956; 7 : MINA, 1955; 8 : MINA, 1955, in RODIN et BAZILEVICH, 1967; 9 : REMEZOV, 1963; 10 : REMEZOV et al., 1959, in RODIN et BAZILEVICH, 1967; 11 : SONN, 1960.

s divers types d'écosystèmes forestiers tempérés.

P=litière totale+restitution par pluies.)

an											
Ca			Mg			N			P		
Rest.	Ret.	Abs.	Rest.	Ret.	Abs.	Rest.	Ret.	Abs.	Rest.	Ret.	Abs.
150	20	170	15	5	20	80	74	154	12	9	21
106	10	116	16	1	17	94	36	130	10	1	11
52	42	94	9	5	14	55	44	99	4	4	8
76	42	118	12	5	17	79	44	123	5,4	4,0	9,4
87	42	129	19	5	24	79	44	123	5,4	4,0	9,4
84	74	158	6	6	12	44	30	74	3,1	2,2	5,3
120	74	194	7	6	13	61	30	91	4,1	2,2	6,3
127	74	201	13	6	19	62	30	92	4,7	2,2	6,9
59	66	125	7	5	12	46	47	93	4	5	9
95	66	161	11	5	16	82	47	129	7	5	12
106	66	172	18	5	23	82	47	129	7	5	12
72	27	99	24	5	29	77	27	104	4,1	2,4	6,5
49	11	60	16	1	17	95	20	115	7	2	9
86	16	102	13	3	16	59	33	92	3	4	7
81	20	101	12	1	13	48	56	104	12	3	15
46	30	76	6,6	3,0	9,6	26	24	50	3,4	0,6	4,0
75	92	167	—	—	—	55	46	101	6	4	10
58	109	167	8	10	18	33	68	101	6	4	10
88	0	88	16	2	18	59	22	81	3	4	7
82	14	96	—	—	—	40	10	50	10	3	13
69	26	95	0,8	2,5	3,3	29	16	45	3,5	1,2	4,7
49	15,5	64,5	0,6	1,4	2,0	20,8	9,5	30,3	2,5	0,8	3,3
23,4	49	72,4	4,5	5,3	9,8	—	—	—	3,3	6,1	9,4
10,7	23,8	34,5	2,1	2,5	4,6	—	—	—	2,8	2,8	5,6
19	1	20	14	1	15	78	7	85	6	2	8
46	6	52	6	1	7	54	8	62	2,4	0,3	2,7
64	22,5	86,5	0,6	2,2	2,8	40	20,6	60,6	3,3	1,8	5,1
28	5	33	—	—	—	24	20	44	3	5	8
19	17	36	—	—	—	31	26	57	2	3	5
35,6	9,0	44,6	0,7	1,2	1,9	22,2	12,1	34,3	2,1	0,9	3,0

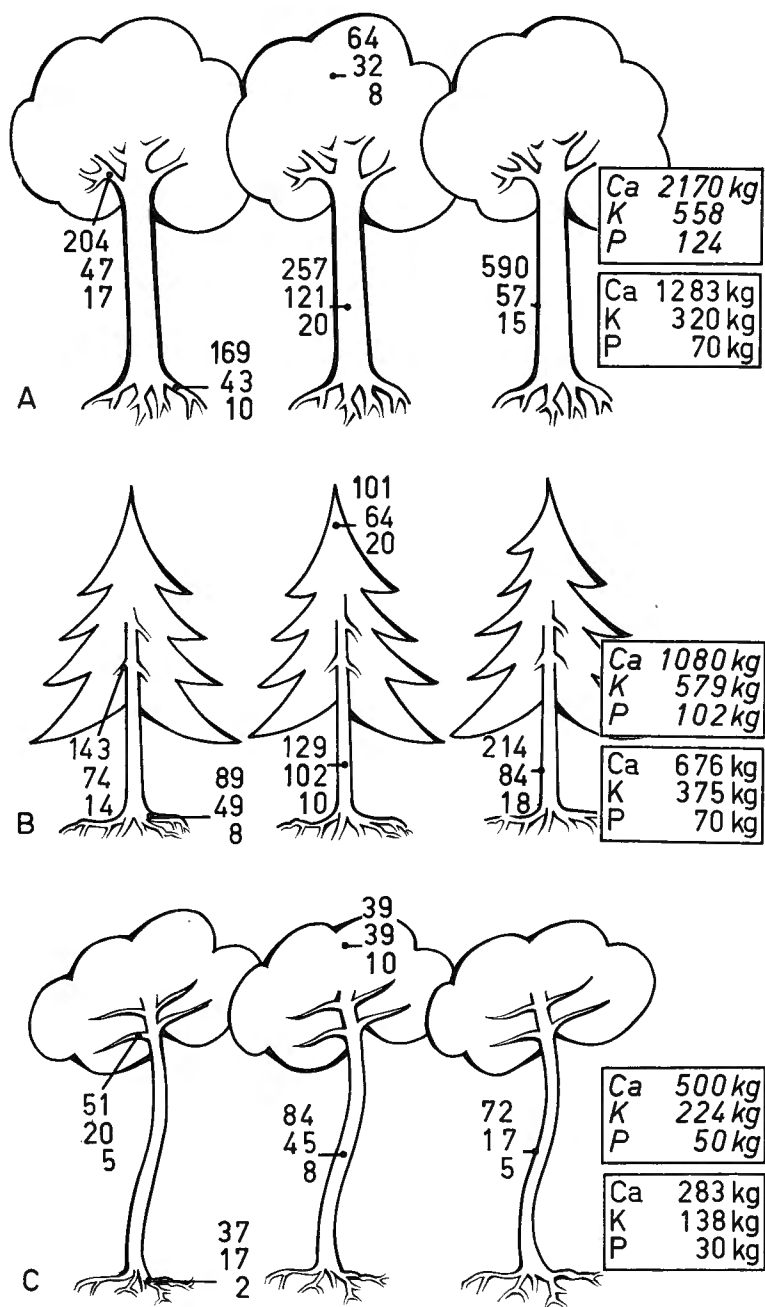


FIG. 21. — Contenu moyen, à l'hectare, en Ca, K et P de trois types de forêts exploitées, dont l'âge a été ramené à 100 ans; prélèvement total d'éléments pendant la même période (d'après les données de RENNIE, 1957).

- A. — Forêts ou plantations de feuillus caducifoliés des régions tempérées.
- B. — Forêts ou plantations de résineux autres que des Pins, en région tempérée.
- C. — Forêts ou plantations de Pins, en région tempérée.

Valeurs de K, Ca et P, en kg/ha, dans les feuilles, le petit bois (diamètre inférieur à 7 cm), le bois et l'écorce du gros bois (branches de diamètre supérieur à 7 cm et troncs) et les racines.

A droite, encadrés et en caractères droits, éléments nutritifs dans le volume sur pied, après une croissance de 100 ans; encadrés et en italique, prélèvements totaux (éléments contenus dans 1 ha de forêt de 100 ans+éléments exportés lors des éclaircies, pendant une période de 100 ans).

peuplements de cette Chênaie présentent, lorsqu'ils sont en pleine croissance (24 à 48 ans, ou un peu plus), un cycle des éléments minéraux très voisin de celui des Chênaies de Wavreille-Wève et de Ferage.

Il faut aussi tenir compte du fait que les divers auteurs ne disposent pas des mêmes possibilités techniques et donnent, suivant les cas, des cycles plus ou moins complets, avec ou sans « throughfall », avec ou sans « non leaf litter », avec ou sans restitution par la strate au sol, etc.

Il convient donc de comparer entre eux des cycles établis de la même façon, ce qui nécessite des divers auteurs qu'ils spécifient comment a été établi le cycle par eux étudié.

Pour les cinq forêts étudiées en Haute-Belgique, nous donnons (tabl. 29) le cycle minéral établi de la façon la plus complète possible (avec toutes les restrictions que nous avons mentionnées), avec restitution par litière totale, par strate au sol, par égouttement et écoulement; mais nous donnons aussi, pour permettre des comparaisons valables, les mêmes cycles établis sans tenir compte de la restitution par pluviolavage et pluviolessivage de la phytocénose et par chute de la « non leaf litter ».

On voit ainsi qu'en ce qui concerne la restitution, les valeurs obtenues par la litière de feuilles seule sont nettement inférieures à celles que l'on obtient en utilisant la litière totale; cette dernière restitue en effet, dans les divers cas étudiés, un supplément d'environ 20 % pour K, 25 % pour Mg, 33 % pour P, 40 % pour Ca et pour N.

La non-évaluation de la restitution par les précipitations atmosphériques (« throughfall » et « stem flow ») entraîne une sous-estimation importante pour K; pour cet élément, en effet, les quantités restituées par la pluie peuvent être aussi importantes que celles restituées par la litière totale. Il semble qu'il en soit de même pour Mg; rappelons toutefois que les valeurs de Mg, restituées par l'intermédiaire de la pluie, ont été empruntées à une étude de CARLISLE, réalisée dans une Chênaie britannique, située à proximité de la mer. Pour les autres cations, le rôle des précipitations est peu important. Pour les anions, ce rôle est quasi nul.

Ces différences, résultant des divers modes d'évaluation de la restitution annuelle, se reportent évidemment sur l'absorption, obtenue par addition de la restitution et de la rétention. L'absorption calculée d'après la restitution par la litière des feuilles seule doit être majorée d'environ 50 % pour K, 30 % pour Ca, 60 % pour Mg (très approximatif), 25 % pour N et pour P, pour être comparable à l'absorption calculée à l'aide de la restitution par la litière totale et par les précipitations.

Si l'on compare, compte tenu de ces restrictions, les divers cycles d'écosystèmes forestiers tempérés, étudiés dans divers pays (tabl. 29), on peut dire que, d'une manière générale, les Chênaies paraissent plus exigeantes que les Hêtraies et sont nettement plus exigeantes que les forêts ou plantations de Résineux, parmi lesquelles les forêts de *Pinus* sont particulièrement frugales; il apparaît entre autres choses que la rétention de Ca est beaucoup moins forte chez les Conifères que chez les Feuillus.

De telles différences apparaissent déjà nettement si on compare les minéralomasses de peuplements fermés et de même âge.

En utilisant toutes les données de la littérature, et en les extrapolant à une forêt de 100 ans, RENNIE a obtenu, pour trois des grands types d'écosystèmes forestiers précités (forêts de Feuillus, forêts de Pins, forêts de Conifères autres que *Pinus*), des valeurs de minéralomasse de Ca, K et P que nous avons repris dans les « bisects de distribution biogéochimique » (DUVIGNEAUD, 1968) de la figure 21. Cette figure montre que la minéralomasse de Ca dans les forêts de Feuillus est deux fois plus élevée que dans les forêts de Résineux autres que *Pinus* et quatre fois plus élevée que dans les forêts de Pins. Les minéralomasses de K et de P, assez

voisines dans les forêts de Feuillus et de Résineux autres que *Pinus*, sont deux fois plus élevées que dans les forêts de Pins.

Si l'on ajoute aux éléments contenus dans une forêt (théorique) de 100 ans, ceux qui, pendant la même période, ont été exportés par les éclaircies, on aboutit à la notion de « prélévements totaux en éléments nutritifs pendant 100 ans »; là encore, on voit que les Feuillus viennent largement en tête, devançant dans l'ordre les « Résineux divers » et les Pins (fig. 21, en italique).

11.4. Comparées aux Chênaies, les Hêtraies présentent un cycle de K peu important, marqué par une absorption réduite de cet élément résultant à la fois d'une restitution et d'une rétention également faibles; la faible restitution de K est difficile à expliquer au premier abord, car la litière des *Fagus* est généralement très abondante; s'agit-il d'une différence réelle, ou d'une différence d'ordre méthodologique liée au fait que les auteurs allemands (DENGLER, EHWALD, KLAUSING) ont utilisé, pour la litière de Hêtres, des teneurs en éléments biogènes obtenues à partir de feuilles récoltées un certain temps après leur chute, et déjà largement lessivées par la pluie ? Des données de MANIL et coll. (1963) pour des Hêtraies de Belgique semblent confirmer la première de ces hypothèses.

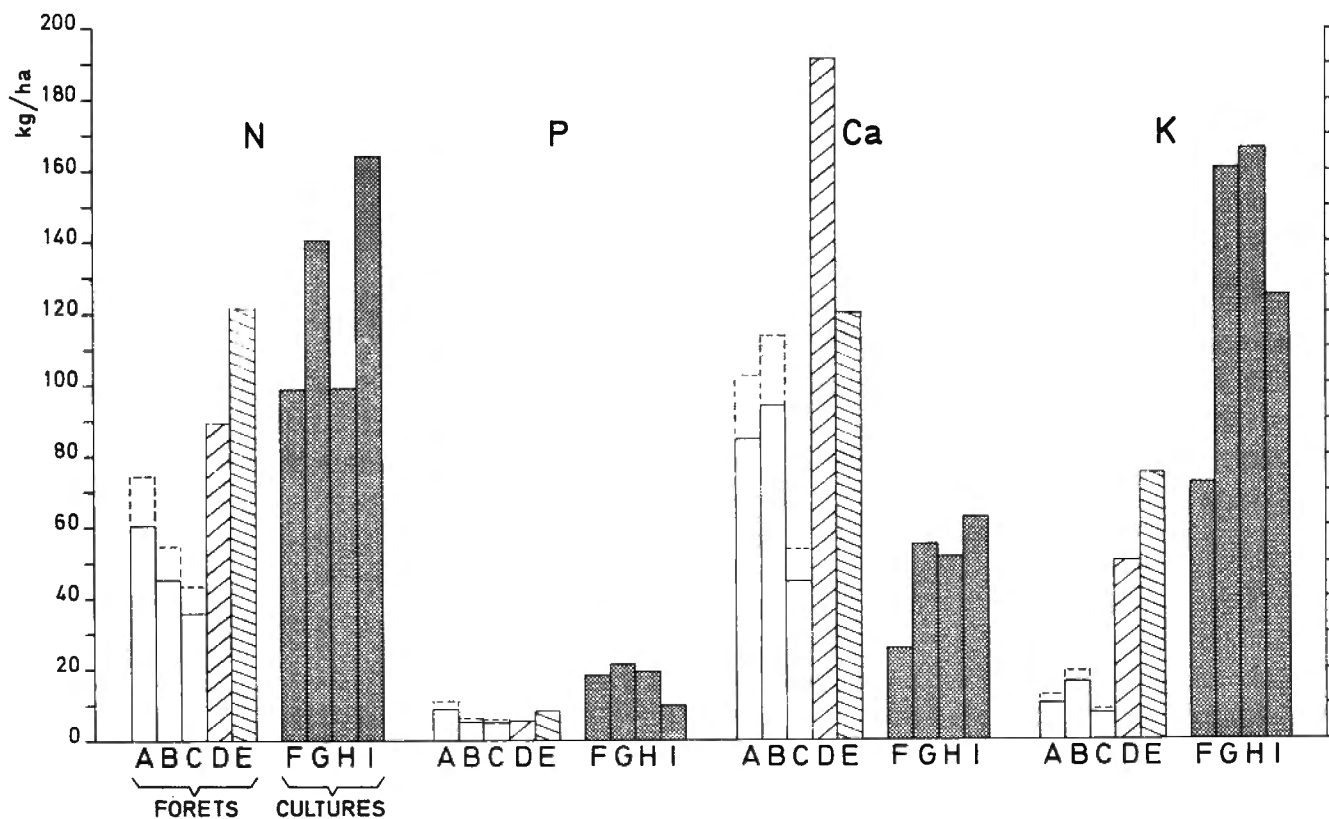
D'autre part, il est probable que la faible restitution de K dans les Hêtraies peut aussi être mise en rapport avec la faible densité, ou même l'absence totale d'une strate herbacée sous l'écran dense du couvert des Hêtres; or, lorsqu'elle existe, une telle strate est généralement très riche en K, parce que la teneur en K foliaire des plantes herbacées dépasse le plus souvent celle des arbres. Quant à la faible rétention de K dans l'accroissement ligneux annuel, elle résulte d'une teneur en K du bois et des écorces moins élevée chez *Fagus* que chez les autres espèces d'arbres considérés.

Il faut toutefois tenir compte du fait que les faibles valeurs données au tableau 29 pour les Hêtraies ont été obtenues à partir de la litière de feuilles uniquement et sont, par conséquent, trop basses, comparées à celles obtenues pour d'autres écosystèmes à partir de la litière totale (voir LF et Lt, tabl. 29). Notons cependant que la litière de rameaux est peu importante chez le Hêtre par rapport à celle des autres essences mentionnées.

La complexité du phénomène est encore renforcée du fait que si l'on tient compte du « throughfall » le lavage et le lessivage des feuilles par la pluie paraissent plus importants chez *Fagus* que chez *Quercus* (fig. 12).

Un autre fait saillant à signaler en ce qui concerne les Hêtraies est l'extrême frugalité en Mg de ces forêts par rapport aux Chênaies et même par rapport aux forêts de Conifères non *Pinus*; les Hêtraies semblent partager pour Mg la frugalité des forêts de *Pinus*.

11.5. La similitude des ordres de grandeur, obtenus cependant par des méthodes encore très simples mais susceptibles d'importantes améliorations, permet, semble-t-il, de caractériser l'écosystème « Chênaie caducifoliée tempérée » par le cycle des éléments biogènes et de la considérer comme un organisme structuré en compartiments (fig. 4, 7 et 9) entre lesquels s'effectuent les transferts les plus divers d'énergie, d'eau et de matières minérales ou organiques, et présentant son mode de nutrition particulier; on peut parler d'un superorganisme à métabolisme complexe, bien que, à l'échelle à laquelle on se place, ce métabolisme n'est en fait pas plus complexe ni plus difficile à étudier que celui d'une cellule. Ce système biologique complexe fonctionne bien, avec une alimentation en polyéléments biogènes de sa phytocénose relativement faible, et ceci, malgré l'énorme réserve contenue dans l'édaphotope (fig. 7, 16 et 20).



A: *Picea*, B: *Fagus*, C: *Pinus*, D: *Quercus* (Virelles), E: *Quercus* (Wève).

F: Froment, G: Betterave à sucre, H: Pommes de terre, I: Assolement.

FIG. 22. — Absorption annuelle comparée de N, P, Ca et K par forêts et cultures, en Europe centrale et occidentale.

L'absorption par les peuplements purs, de bonité I, de *Picea*, *Fagus*, *Pinus* (en blanc), et de cultures à haut rendement de Froment, Betterave à sucre, Pommes de terre (en grisé) est donnée d'après EWHALD, 1957 (Allemagne). On a ajouté (surfaces hachurées) les valeurs correspondant aux Chênaies de Virelles et Wavreille (Belgique), ce qui montre leur position intermédiaire pour N et K, et leur dominance calcique, due à l'accumulation de Ca dans les écorces de *Quercus*.

Dans les forêts d'Allemagne (valeurs moyennes), l'absorption est estimée, par EWHALD, par la somme de la rétention et de la restitution par la litière de feuilles; nous avons ajouté, en tireté, la restitution par la « non leaf litter », évaluée d'après les coefficients obtenus pour la litière totale de *Quercus*, en Belgique. Ceci permet une comparaison plus exacte avec les autres Chênaies de Belgique, dont nous avons d'autre part retiré la restitution par égouttement et écoulement, qui n'intervient pas dans les estimations d'EWHALD.

Pour les cultures constituées d'espèces annuelles, l'absorption d'éléments chimiques est assimilée à la quantité totale de ceux-ci dans 1 hectare de phytocénose (somme du contenu des racines, tiges, feuilles, fruits, etc.).

Les besoins en éléments biogènes de l'écosystème « Chênaie caducifoliée tempérée » (spécialement en N et K) paraissent plus élevés que ceux des autres écosystèmes forestiers, déjà étudiés en région tempérée par divers auteurs (voir tabl. 27); ils se rapprochent, par contre, de ceux des meilleures cultures de plantes alimentaires (écosystèmes-faits-par-l'homme), tels qu'ils ont été évalués par EHWALD (1957) pour l'Allemagne (fig. 22).

11.6. On peut se demander quel intérêt présente l'étude détaillée de l'écosystème forêt et de son fonctionnement.

En particulier, n'en connaît-on pas assez aujourd'hui sur la productivité forestière et sa mesure, après les dizaines de milliers de travaux qui lui furent consacrés au cours des cent dernières années par des générations de forestiers ? En outre, la productivité forestière est-elle encore d'actualité alors que, de plus en plus, on considère que le rôle et l'utilité de la forêt ont changé, la finalité essentielle de la forêt pour l'homme moderne étant celle d'un espace vert, servant à la récréation (sans oublier, pour certains, les plaisirs de la chasse), à la purification de l'air (voir, par exemple, CLICHEROUX, BOUDRU, VAN MIEGROET), à la régularisation du cycle de l'eau (lutte contre un assèchement généralisé des continents).

Remarquons d'abord que les très nombreuses données accumulées par les forestiers portent essentiellement sur la productivité (cubage) des troncs, alors que les concepts modernes de l'écosystème exigent la connaissance de la productivité totale en tonnes ou mieux en kcal/ha.

Le volume des troncs d'arbre peut se déduire, par simple mesure, du diamètre à 1,3 m (PARDE, 1961, etc.), de formules ou de courbes préalablement établies sur un petit nombre d'échantillons.

Il existe aussi des tables ou coefficients de transformation ou d'extrapolation qui permettent de passer, pour les principales essences forestières, du volume des troncs à l'hectare à la biomasse totale (et de là à la productivité) à l'hectare de la phytocénose arborescente; on admet que, pour une forêt fermée, d'une espèce déterminée, la biomasse des feuilles d'arbres à l'hectare est à peu près constante; les données d'EHWALD, qui émaillent le présent travail, ont été obtenues de cette façon et sont un exemple de la synthèse de nombreuses observations et mesures faites dans une région déterminée, en l'occurrence l'Europe centrale; la teneur en éléments biogènes des différents tissus et organes d'une espèce d'arbre déterminée est d'une constance relative pour une période de l'année déterminée et peut être ainsi utilisée pour calculer le cycle à partir des données simples mentionnées ci-dessus.

Nous croyons, quant à nous, à la nécessité de placer toute cette sèche dendrométrie dans le cadre biologique qui lui convient. Nous croyons à la nécessité de mesures nouvelles effectuées dans des phytocénoses homogènes se développant dans un climatope et un édaphotope homogènes, et où l'action, encore trop peu étudiée des consommateurs animaux, des décomposeurs et des bioréducteurs, doit aussi être connue. Nous croyons à la nécessité de « ressourcer » la foresterie, d'utiliser une façon de penser plus biologique et plus écologique pour l'asseoir sur des bases modernisées. Nous croyons à la nécessité de récolter les données les plus exactes et les plus valables pour les ordinateurs électroniques chargés de faire une analyse mathématique détaillée des systèmes de transfert qui caractérisent le fonctionnement des écosystèmes forestiers.

D'autre part, les études détaillées, faites sur le terrain et complétées en laboratoire, des écosystèmes et de leurs divers compartiments permettent la découverte de faits nouveaux innombrables, de lois nouvelles de la biologie, nécessaires à l'évolution future de cette science qui sera nécessairement de plus en plus marquée par le concept « rapports organismes/milieu », que l'« organisme » soit une molécule d'acide nucléique, une organelle cellulaire, une cellule isolée ou placée dans un complexe tissulaire, un individu plus ou moins complexe, une population ou une biocénose; l'adaptation des êtres à leur milieu par un conditionnement génétique figolé apparaît de plus en plus comme un des domaines les plus passionnants de la biologie de l'avenir. La spécificité de l'alimentation minérale des plantes dans la nature, qui est apparue tout au long de notre exposé, pourrait remettre en question bien des problèmes dans un domaine particulièrement utile à l'alimentation des hommes.

La sensibilité des écosystèmes forestiers aux polluants atmosphériques est un autre problème actuel, qui rejoint le problème plus général de l'aménagement du territoire sur lequel nous pourrions largement nous étendre.

Mais revenons à la productivité forestière et à son utilisation technologique. Va-t-on, comme certains le pensent, vers une chute progressive de l'utilisation du bois et de ses produits de transformation ?

Dans une synthèse récente sur la forêt belge de 1893 à 1968, CLICHEROUX (1968) nous apprend que cette forêt, localisée pour plus des 2/3 en Wallonie, couvre aujourd'hui 20 % environ de la surface du pays. Elle produit en moyenne plus de 4 m³ de bois à l'hectare (contre 1,5 m³ en 1895), ce qui aboutit à une production totale annuelle approximative de :

1.500.000 m³ de bois d'œuvre, soit

750.000 m³ de résineux,

350.000 m³ de peupliers,

350.000 m³ d'autres feuillus,

1.400.000 m³ de bois d'industrie (moins de 70 cm), soit

850.000 m³ de résineux,

150.000 m³ de feuillus,

400.000 m³ de bois de chauffage.

Il est certain que de nombreux facteurs de civilisation, comme par exemple la fermeture des charbonnages, la diffusion de charpentes légères en voliges, la généralisation des gîtages en béton dans les habitations collectives, la régression du meuble massif, jouent en faveur d'une baisse relative (en partie compensée par l'augmentation des populations et l'élévation de leur niveau de consommation) dans l'utilisation traditionnelle du bois (ANTOINE, 1968).

Le problème est de savoir si l'évolution de la technologie, qui semble aujourd'hui défavorable à la forêt, ne pourrait pas au contraire jouer en sa faveur; la valorisation ou la revalorisation du bois et de ses dérivés dépendent en grande partie d'une recherche fondamentale rénovée et bien conduite, qui part de la forêt elle-même, de sa structure et de son fonctionnement.

C'est ainsi que l'anatomie et la chimie du bois devraient être étudiées en fonction du développement de la forêt dans des conditions de climat et de sol déterminées.

Les troncs et branches de diamètre réduit (bois d'industrie et de chauffage), les écorces, les feuilles et aiguilles sont susceptibles d'utilisations des plus variées dans la papeterie, la panellerie, la chimie industrielle (liants, solvants, résines, insecticides, etc.), l'alimentation des animaux et des hommes.

Des mises au point récentes (ANDERSON, 1967; SEIDEL, 1967; ANTOINE, 1968) montrent les progrès et les possibilités futures de la silvichimie, utilisant tant l'écorce que le bois et absorbant les déchets (sciures, copeaux, bois de mauvaise qualité ou de diamètre insuffisant); à la pyrolyse du bois, à l'extraction des tannins d'écorces et à la récolte de la résine, de la térébentine et de la résine de Pin, se sont additionnées des techniques et des méthodes qui font de la silvichimie une branche moderne de la chimie; SEIDEL (1967) insiste, par exemple, sur l'intérêt de la lignine comme source de groupes méthyl, se combinant avec S pour donner du diméthyl sulfure et du diméthyl sulfoxyde (DMSO) dont les applications industrielles et agricoles sont aujourd'hui nombreuses.

Comme l'étude de la productivité d'une forêt ne s'adresse pas nécessairement à la biomasse totale, mais à des parties de celle-ci : glucides divers, lignine, protéines, terpènes, etc. (LIETH, 1965), on devine l'interpénétration des recherches biologiques et écologiques sur l'écosystème forêt et des recherches technologiques de silvichimie.

Mais revenons à la cellulose, premier pivot de la productivité forestière; on peut aujourd'hui, par l'action des rayons gamma, scinder sa grosse molécule en molécules plus petites, de tailles diverses, et ainsi multiplier les radicaux hydroxyles actifs; autrement dit, on peut rompre les chaînes cellulosiques en une gamme considérable d'osides et d'oses, et notamment de sucres.

Le second pivot de la productivité forestière est la lignine, d'ailleurs responsable de nombreuses complications dans le cycle du carbone (formation d'humus, entre autre); nous venons de dire qu'elle fournit des groupes méthyl pour la fabrication du diméthyl sulfure et dérivés. On peut aujourd'hui, par des techniques d'hydrogénation catalytique sous haute pression, faire le cracking de la lignine en ses dérivés aliphatiques linéaires et ses composants aromatiques; ces derniers paraissent être une source importante de phénols à poids moléculaire bas.

Ainsi, en plus d'un réservoir de bois d'œuvre dont les qualités technologiques sont encore fort mal connues, en plus d'un stock inépuisable de pâte à papier et de produits de panellerie et de cartonnerie de plus en plus diversifiés, la forêt s'affirme aussi, aujourd'hui, comme une source de matières premières des plus variées qui pourraient être offertes en quantités considérables à une industrie chimique rénovée des produits ligneux, ou, aussi, à une industrie alimentaire basée sur la cellulose réduite en sucres et fabriquant, à partir de ces sucres et d'une source d'azote minéral, des protéines de bactéries et de levures.

Etant optimistes sur l'avenir de l'utilisation de la productivité forestière, nous le sommes donc aussi quant à l'intérêt et l'utilité des recherches fondamentales dans ce domaine.

La présente recherche (qui participe aux premiers balbutiements d'une écologie nouvelle qui vient d'éclorre à la science) a voulu montrer que l'étude de l'écosystème forêt et de son fonctionnement peut et doit aboutir à une synthèse valable de l'ensemble de tous les problèmes théoriques et pratiques que nous venons de soulever.

BIBLIOGRAPHIE

- AALTONEN, V. T., 1948, *Boden und Wald*. Berlin, Hambourg, Paul Parey, 457 p.
- AMBROES, P., *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. La biomasse de la strate arborescente*. (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, en cours de publication.)
- ANDERSON, A. B., 1967, *Silvichemicals from the Forest*. (Economic Botany, 21, 1, 15-30.)
- ANDERSON, F., 1971, *Methods and preliminary results of estimation of biomass and primary production in a south Swedish mixed deciduous woodland*. Productivité des écosystèmes forestiers dans le monde. Actes du colloque de Bruxelles, Unesco, Paris (sous presse).
- ANTOINE, R., 1968, *Aspects et perspectives de la technologie fondamentale du bois*. (Bull. Soc. roy. forest. de Belgique, 75, 11, 605-515.)
- BAZILEVICH, N. I. and RODIN, L. E. 1968, *Reserves of organic matter in underground sphere of terrestrial phytocoenoses*. (In Methods of Productivity Studies in Root Systems and Rhizosphere Organisms. — Int. Symposium, USSR, Aug. 28-sept. 12, 1968. Leningrad, « NAUKA », 4-8.)
- BECKER-DILLINGEN, J., 1939, *Die Ernährung des Waldes*. Verslagsgesellschaft für Ackerbau. Berlin.
- BORMANN, F. H., and LIKENS, G. E., 1967, *Nutrient cycling*. (Science, 155, 424-429.)
- BORMANN, F. H., LIKENS, G. E., FISHER, D. W. and PIERCE, R. S., 1968, *Nutrient Loss Accelerated by Clear Cutting of a Forest Ecosystem*. — Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems (27.12.1967). University of Maine Press, 187-196.
- BOUDRU, M., 1968, *La forêt dans une société industrielle*. (Bull. Soc. roy. forest. de Belgique, 75, 11, 576-588.)
- CARLISLE, A., BROWN, A. H. F. and WHITE, E. J., 1966, *The organic matter and nutrient elements in the precipitation beneath a sessile oak canopy*. (J. of Ecol., 54, 87-98.)
- 1967, *The nutrient content of tree stem flow and ground flora litter and leaches in a sessile oak (Quercus petraea) woodland*. (J. of Ecol., 55, 3, 615-627.)
- CLICHEROUX, E., 1968, *La forêt belge de 1893 à 1968*. (Bull. Soc. roy. forest. de Belgique, 75, 11, 562-576.)
- COLE, D. W., GESSEL, S. P. and DICE, S. F., 1968, *Distribution and Cycling of Nitrogen, Phosphorus, Potassium and Calcium in a Second-Growth Douglas-Fir Ecosystem*. — Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems (27.12.1967). University of Maine Press, 197-232.
- CROSSLEY, D. A. and WITKAMP, M., 1964, *Forest soils mites and mineral cycling*. (Acarologia, fasc. h. s., 137-145.)
- DELECOUR, F., 1968, *Distribution des oligoéléments Cuivre, Zinc et Molybdène dans les sols forestiers de l'Ardenne belge*. (Pédologie, 28, 1, 43-62.)
- DENAEYER-DE SMET, S., 1958, *La répartition du manganèse dans une Chênaie à Bouleaux*. (Lejeunia, 22, 5-18.)
- 1962, *Contribution à l'étude du pluviollessivage du couvert forestier*. (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 258-308.)
- 1964, *Distribution de deux oligoéléments Cuivre et Manganèse dans une Chênaie Atlantique*. (Lejeunia, N. S. 29, 1-8.)

- DENAEYER-DE SMET, S., 1966, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Bilan annuel des apports d'éléments minéraux par les eaux de précipitation sous couvert forestier dans la forêt caducifoliée mélangée de Blaimont.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 99, 345-375.)
- 1967, *Teneurs en Potassium et Calcium des sèves du bois d'arbres et arbustes appartenant à divers écosystèmes forestiers de Haute-Belgique.* (Bull. Soc. Franc. Physiol. Végét., 13, 19-32.)
- 1967, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie à Galeobdolon et Oxalis de Mesnil-Eglise (Ferage). — Contribution à l'étude chimique de la sève du bois de Corylus avellana L.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 100, 353-372.)
- 1968, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Quelques données sur les teneurs en K et Ca des sèves xylémiques des racines, troncs et branches des essences forestières en fin de repos hivernal.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 101, 155-176.)
- 1969, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Apports d'éléments minéraux par les eaux de précipitations, d'égouttement sous couvert forestier et d'écoulement le long des troncs (65, 66, 67).* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 102, 355-372.)
- 1971, *Teneurs en éléments biogènes des tapis végétaux dans les forêts caducifoliées d'Europe.* Productivité des écosystèmes forestiers dans le monde. Actes du colloque de Bruxelles. Unesco, Paris (sous presse).
- DENGLER, A., 1930, *Waldbau auf ökologischer Grundlage.* Berlin, Springer Verlag.
- DOST, W. A., 1967, *Progress in Wood Residue Use in California.* (Economic Botany, 21, 1, 42-45.)
- DUCHAUFOUR, Ph., 1968, *L'évolution des sols. Essai sur la dynamique des profils.* Paris, Masson et Cie., 94 p.
- DUVIGNEAUD, J., 1961, *La végétation de l'Entre-Sambre-et-Meuse : La Hêtraie des sols calcaires.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 93, 161-174.)
- DUVIGNEAUD, P., 1946, *La variabilité des associations végétales.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 78, 107-134.)
- 1963, *L'écosystème forêt.* (Lejeunia, N. S. 20, 1-35.)
- 1967, *La productivité primaire des écosystèmes terrestres.* (In Problèmes de productivité biologique, publié par LAMOTTE, M. et BOURLIÈRE, F. Paris, Masson, 37-92.)
- 1968, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie-Frênaie à Coudrier du Bois de Wève. — Aperçu sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 101, 111-127.)
- 1968, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Bisect biogéochimique et composition des nappes foliaires en polyéléments biogènes.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 101, 129-139.)
- 1971, *Concepts sur la productivité des écosystèmes forestiers.* Productivité des écosystèmes forestiers dans le monde. Actes du colloque de Bruxelles. Unesco, Paris (sous presse).
- DUVIGNEAUD, P. et DENAEYER-DE SMET, S. 1962, *Distribution de certains éléments minéraux (K, Ca et N) dans les tapis végétaux naturels.* (Bull. Soc. Franc. Physiol. Végét., 8, 96-103.)
- 1964, *Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt.* (Lejeunia, N. S. 28, 1-148.)
- 1968, *Biomass, Productivity and Mineral Cycling in Deciduous Forest in Belgium.* — Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems (27.12.1967). University of Maine Press, 197-232.
- 1970, *Biological cycling of Minerals in temperate deciduous forests.* Analysis of Temperate forest ecosystems. Studies in Ecology 1 (D. E. Reichle ed.) Springer Verlag, Heidelberg and New York, 199-225.
- 1971, *Cycle des éléments biogènes dans les écosystèmes forestiers d'Europe (principalement forêts caducifoliées).* Productivité des écosystèmes forestiers dans le monde. Actes du colloque de Bruxelles. Unesco, Paris (sous presse).

- DUVIGNEAUD, P., DENAEYER-DE SMET, S. et MARBAISE, J.-L., 1969, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Litière totale annuelle et restitution au sol des polyéléments biogènes.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 102, 339-354.)
- DUVIGNEAUD, P. et FROMENT, A., 1969, *Recherches sur l'écosystème forêt. Série E : Forêts de Haute-Belgique. — Contribution n° 5 : Éléments biogènes de l'édaphotope et phytocénose forestière.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. de Belgique, 45, 25, 1-48.)
- DUVIGNEAUD, P., KESTEMONT, P. et AMBROES, P., 1971, *Productivité primaire des forêts tempérées d'essences feuillues caducifoliées en Europe occidentale.* Productivité des écosystèmes forestiers dans le monde. Actes du colloque de Bruxelles, Unesco, Paris (sous presse).
- DUVIGNEAUD, P. et TANGHE, M., 1968, *Ecosystèmes et Biosphère.* — Documentation 23, Ministère de l'Éducation nationale et de la Culture, 2^e éd., Bruxelles, 135 p.
- DYLIS, M., 1971, *Primary production of mixed forests.* Productivité des écosystèmes forestiers dans le monde. Actes du colloque de Bruxelles, Unesco, Paris (sous presse).
- EHWALD, E., 1957, *Über den Nährstoffkreislauf des Waldes.* (Deutsch. Akad. Landwirtsch. wiss. Sitz., Berlin, 6, 1-56.)
- ELLENBERG, H., 1939, *Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen- Mischwaldgesellschaften Nord-westdeutschlands.* (Mitt. Florist. -soziol. Arb. gem. Niederschassen, 5, 3-135.)
- 1963, *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen.* Stuttgart, Eugen Ulmer, 943 p.
- FROMENT, A. et TANGHE, M., 1967, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Répercussion des anciennes pratiques culturales sur le sol et la composition floristique.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 100, 2, 335-353.)
- FROMENT, A. et MOMMAERTS-BILLIET, F., 1969, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — La respiration du sol, l'azote minéral et la décomposition des feuilles de chêne et de hêtre en relation avec les facteurs de l'environnement.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 102, 2, 387-410.)
- GALOUX, A., 1953, *La Chênaie sessiliflore de Haute-Campine. Essai de biosociologie.* (Stat. Rech. des Eaux et For., Groenendaal, S.A., 8.)
- 1957, *La forêt, communauté vivante.* (Les Naturalistes Belges, 38, 3, 53-75.)
- 1963, *Budgets et bilans dans l'écosystème forêt.* (Lejeunia, N. S. 21, 1-15.)
- 1966, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Rythme énergétique et phénophases en chênaie calcaire.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 2, 109-116.)
- 1967, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Le mécanisme du refroidissement nocturne en forêt et hors forêt.* (Bull. Soc. roy. forest. de Belgique, 2, 109-116.)
- GALOUX, A., et GRU LOIS, J., 1968, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Echanges radiatifs et convectifs en phase vernale.* (Stat. Rech. des Eaux et For., Groenendaal, S. A. 13, 1-51.)
- GALOUX, A., SCHNOCK, G. et GRU LOIS, J., 1967, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Variabilité phénologique et facteurs climatiques.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 100, 2, 309-314.)
- 1967, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Les installations éoclimatologiques.* (Stat. Rech. des Eaux et For., Groenendaal, S. A. 12, 1-40.)
- GASPAR, Ch., 1968, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Coléoptères piégés en 1965 et 1966.* (Bull. Rech. agron. Gembloux, N. S. 3, 1, 76-82.)
- GASPAR, Ch., KRZELI, St., VERSTRAETEN, Ch. et WOLF, F., 1968, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Insectes récoltés dans des bacs d'eau.* (Bull. Rech. agron. Gembloux, N. S. 3, 2, 294-300.)
- GRU LOIS, J., 1967, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Tropismes, paramètres foliaires* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, 100, 2, 315-334.)

- GRULOIS, J., 1968, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — La variation annuelle du coefficient d'albédo des surfaces supérieures du peuplement.* (Bull. Soc. roy. de Belgique, 101, 141-133.)
- GRULOIS, J. et SCHNOCK, G., 1967, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Rayonnement global sous le couvert en phase défeuillée.* (Bull. Inst. roy. Sc. nat. de Belgique, 43, 35, 1-12.)
- HARTMANN, F., 1959-1960, *Dynamik und Naturgesetzlichkeit im Nährstoffhaushalt des Waldes.* (Cbl. f. d. g. Fw. : Teil I, 76 Jg., H. 1, 1959; Teil II, 77 Jg., H. 4, 1960.)
- 1961, *Grundsätzlichen zum Problem der Waldernährung.* (Allg. Forstztg. Wien, 72 Jg., H. 1/2, 1961.)
- 1963, *Zur Frage der Nährstoffbilanz im Waldboden.* (Allg. Forstztg. Wien, 74 Jg., H. 7/8, 1963.)
- 1967, *Was zeigt uns der Wald über die Naturgesetzlichkeiten im Nährstoffhaushalt?* (Cbl. ges. Forstwesen, 84, 2-6, 174-181.)
- HENRY, E., 1878, *Etudes chimiques sur les essences principales de la forêt de Haye et sur leurs cendres.* (Ann. Stat. Agron. de l'Etat.)
- KESTEMONT, P., 1970, *Recherches sur l'écosystème forêt. Série E : Forêts de Haute-Belgique. Contribution n° 8 : Etude de la biomasse et de la productivité de trois peuplements en taillis simple.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. de Belgique, 56, 17, 14 pp.)
- 1971, *Productivité primaire des taillis simples et concept de nécromasse.* Productivité des écosystèmes forestiers dans le monde. Actes du colloque de Bruxelles, Unesco. Paris (sous presse).
- KIRA, T. and SHIDEI, T., 1967, *Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western pacific.* (Jap. Journ. Ecology, 17, 2, 70-87.)
- KIRA, T. and OGAWA, H., 1968, *Indirect estimation of root biomass increment in trees.* (In Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organism. — Int. Symp. USSR, Aug. 28-Sept. 12, 1968. Leningrad, « NAUKA », 96-102.)
- KARIZUMI, N., 1968, *Estimation of root biomass in forests by soil block sampling.* (In Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms. — Int. Symp., USSR, Aug. 28-Sept. 12, 1968. Leningrad, « NAUKA », 79-86.)
- KLAUSING, O., 1956, *Untersuchungen über den Mineralumsatz in Buchenwäldern auf Granit und Diorit.* (Forstwiss. Cbl., 75, 18-32.)
- KOLLI, R. and KAHRİK, R., 1970, *Phytomass and net primary production in the forests of the Fragaria-Hepatica type.* (In Transactions of Estonian agricultural academy; soil regimes and processes 65, Tartu.)
- LEYTON, L., 1948, *Mineral nutrient relationships of forest trees.* (Forestry abst., 9, 399-408.)
- 1958, *The mineral requirements of forest plants.* (Handbuch der Pflanzenphysiologie, 4, 1026-1039.)
- LIETH, H., 1962, *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke.* — Vorträge und Diskussionsergebnisse des internationalen ökologischen Symposium in Stuttgart-Hohenheim vom 4-7 Mai 1960. Stuttgart, Gustav Fischer, 156 p.
- 1965, *Ökologische fragestellungen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduktion. I : Einführung, Definitionen und Wachstumsanalysen.* (Qualitas plantarum et materiae vegetabilis 12, 241-261.)
- LIKENS, G. E., BORMANN, F. H., JOHNSON, N. M. and PIERCE, R. S., 1967, *The Calcium, Magnesium, Potassium, and Sodium budgets for a small forested ecosystem.* (Ecology, 48, 5, 772-785.)
- LOSSAINT, P., 1967, *Etude intégrée des facteurs écologiques de la productivité au niveau de la pédosphère en région méditerranéenne dans le cadre du P.B.I. — Programme et description des stations.* (Oecol. Plant., 2, 341-366.)
- MC CONNEN, R. J., 1967, *The Use and Development of America's Forest Resources.* (Economic Botany, 21, 1, 2-14.)
- MANIL, G., 1961, *Quelques aspects actuels du problème de la matière organique des sols.* (Med. van de Landbouw. en de opzoek., Gent, 26, 1, 50-83.)
- 1963, *Profil chimique, solum biodynamique et autres caractéristiques écologiques du profil pédologique.* (Science du sol, 1, 1-14.)

- MANIL, G., 1963, *Niveaux d'écosystèmes et hiérarchie de facteurs écologiques. — Un exemple d'analyse dans les Hêtraies ardennaises de Belgique.* (Bull. Acad. roy. de Belgique, Cl. des Sci., 49, 6, 603-623.)
- MANIL, G., DELECOUR, F., FORGET, G. et AL ATTAR, A., 1963, *L'humus, facteur de station dans les Hêtraies acidophiles de Belgique.* (Bull. Inst. Agr. et St. de Rech. de Gembloux, 31, 1/2.)
- MARCHENKO, A. I., 1968, *Peculiarities of Biogeochemical Processes in Spruce Forest and Felled Areas.* — Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems (27.12.1967). University of Maine Press, 139-150.
- MÖLLER, C. M., MÜLLER, D. and NIELSEN, J., 1954, *Graphic presentation of dry matter production of European Beech.* (Det forstlige Forsgsvaesen i Danmark, 21, 327-335.)
- MULLENDERS W. et Coll., *Flore de Belgique, du Nord de la France et des régions voisines.* Liège, Ed. Desoer, 749 p.
- NANSON, A., 1962, *Quelques éléments concernant le bilan d'assimilation photosynthétique en Hêtraie ardennaise.* (Bull. Inst. Agr. et St. Rech. Gembloux, 30, 3 et 4.)
- NEWBOULD, P. J., 1967, *Methods for estimating the Primary Production of Forests.* IBP Handbook n° 2. Oxford-Edinburgh, Blackwell Scientific Publications, 62 p.
- NOIRFALISE, A., 1962, *La Hêtraie calcicole et ses taillis de substitution.* (Bull. Stat. Agron. et Stat. Rech. Gembloux, 30, 332-349.)
- ODUM, N. T., 1968, *Work Circuits and Systems Stress.* — Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems (27.12.1967). University of Maine Press, 81-138.
- OGAWA, H., YODA, K., OGINO, K. and KIRA, T., 1965, *Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. II : Plant biomass.* (Nature and Life in Southeast Asia, 4, 49-80.)
- OVINGTON, J. D., 1962, *Quantitative Ecology and the Woodland Ecosystem Concept.* (Advances in Ecological Research, 1, 103-203.)
- OVINGTON, J. D. and MADGWICK, H.A.I., 1959, *The growth and composition of natural stands of birch. I : Dry matter production.* (Plant and Soil, 10, 271-283.) II : *The uptake of mineral nutrients.* (Ibid., 10, 389-400.)
- OVINGTON, J. D. and MURRAY, G., 1964, *Determination of acorn fall.* (Quarterly Journ. of Forestry, 58, 2, 152-159.)
- 1968, *Seasonal periodicity of root growth of birch tree.* (In Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organism. — Int. Symp., USSR, Aug. 28-Sept. 12, 1968. Leningrad, « NAUKA », 146-154.)
- OVINGTON, J. D., FORREST, W. G. and ARMSTRONG, J. E., 1968, *Tree Biomass Estimation.* — Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems (27.12.1967). University of Maine Press, 4-31.
- PARDE, J., 1961, *Dendrométrie.* Nancy, Ecole des Eaux et Forêts, 350 p.
- RALSTON, Ch. W. and PRINCE, A. B., 1965, *Accumulation of Dry Matter and Nutrients by Pine and Hardwood Forests in the Lower Piedmont of North Carolina.* (Forest-soil Relationship in North America, 7, 77-94.)
- REMACLE, J., 1966, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — La microflore amylolytique des sols forestiers du Bois de Blaimont.* (Rev. Ecol. Biol. Sol, 3, 4, 563-570.)
- REMEZOV, N. P., 1963, *Über den biologischen Stoffkreislauf in den Wäldern des europäischen Teils der Sowjetunion.* (Archiv. fur Forstwesen, B. 12, H. 1, 1-43.)
- RENNIE, P. J., 1955, *The uptake of nutrients by mature forest growth.* (Plant and Soil, 7, 49-95.)
- 1957, *Les prélèvements des éléments nutritifs des forêts exploitées et leur importance sur les sols pauvres pour la production du bois.* (Rev. For. Franç., 7, 529-545.)
- RODIN, L. E. and BAZILEVICH, N. I., 1967, *Production and Mineral Cycling in Terrestrial vegetation.* Edinburgh-London, Oliver and Boyd, 288 p.
- ROISIN, P. et THILL, A., 1962, *Les forêts feuillues de la Famenne méridionale.* (Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. Gembloux, 30, 139-191.)

- RUBNER, K., 1960, *Die Pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaues*. Radebeul et Berlin, Neuman Verlag.
- RUBNER, K. und REINHOLD, F., 1953, *Das Natürliche Waldbild Europas*. Hamburg et Berlin, Parey, 288 p.
- SAROSIEK, J. and WACHOWSKA, K., 1960, *Studies on the manganese, copper and cobalt content in the soil and in the vegetation of beech forest at Muszkowice, Lower Silesia* (en polonais avec résumé anglais). (Acta. Soc. Botan. Poloniae, 29, 1, 99-148.)
- SATCHELL, J. E., 1971, *Feasibility study of an energy budget for Meatorp Wood*. Productivité des écosystèmes forestiers dans le monde. Actes du colloque de Bruxelles. Unesco, Paris (sous presse).
- SATOO, T., 1966, *Production and distribution of Dry Matter in Forest Ecosystems*. (Miscellaneous Informations, The Tokio Univ. Forests, 16, 1-15.)
- 1968, *Primary Production Relations in Woodlands of Pinus densiflora*. — Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems (27.12.1967). University of Maine Press, 52-80.
- 1970, *A synthesis of studies by the Harvest Method. Primary production relations in the Temperate Deciduous forests of Japan*. In : Analysis of Temperate Forest Ecosystems. ed. by Reichle, pp. 55-72. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- SCHNOCK, G., 1967, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Cours annuel de la température de l'habitat (sol et atmosphère) et période de végétation (1965)*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. de Belgique, 43, 35, 1-15.)
- 1967, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Thermisme comparé de l'habitat dans la forêt et la prairie permanente*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. de Belgique, 43, 36, 1-17.)
- 1967, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Réception des précipitations et écoulement le long des troncs en 1966*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. de Belgique, 43, 37, 1-15.)
- SCHNOCK, G. et GALOUX, A., 1967, *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. — Réception des précipitations et égouttement*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. de Belgique, 43, 33, 1-30.)
- SEIDEL, E. M., 1967, *New Developments in Silvichemicals*. (Economic Botany, 21, 1, 31-41.)
- SOON, S. W., 1955, *Die biogeozönotische Methode und ihre Bedeutung für die Erforschung der Rolle der biologischen Faktoren in der Boden genese unter Wald*. (Archiv. für Forstw., 4, 5/6, 578-587.)
- 1960, *Der Einfluss des Waldes auf die Böden*. Jena, Gustav Fischer, 166 p.
- SUKACHEV, V. and DYLLIS, N., 1964, *Fundamentals of Forest Biogeocoenology* (en Russe). Moscou, Publishing Office « NAUKA », 574 p.
- TAHON, J., 1968, *Notes écologiques sur Synchytrium mercurialis (LIB.) FUCK. (Phycomycète — Olipidiales Synchytriacées), un champignon parasite de Mercurialis perennis L.* (Les Naturalistes Belges, 49, 4, 183-192.)
- TAMM, C. O., 1951, *Removal of plant nutrients from tree crowns by rain*. (Physiol. plant., 4, 184-188.)
- TSUTSUMI, T., KAWAHARA, T. and SHIDEI, T., 1968, *The Circulation of Nutrients in Forest Ecosystem. On the Amount of Nutrients contained in the Above-ground Parts of Single Tree and of Stand*. (Journ. Jap. Forest. Soc., 50, 3, 66-74.)
- TURCEK, F., 1961, *Ökologische Beziehungen der Vögel und Gehölze*. Bratislava, Vydavatel'stvo Slovenskej Akademie Vied, 329 p.
- 1967, *Ökologische Beziehungen der Säugetiers und Gehölze*. Bratislava, Vydavatel'stvo Slovenkej Akademie Vied, 210 p.
- USSR ACADEMY OF SCIENCES, 1968, *Methods of Productivity Studies in Root Systems and Rhizosphere Organism*. — International Symposium, USSR, Aug. 28-Sept. 12, Leningrad, « NAUKA », 240 p.
- VAN MIEGROET, M., 1968, *Basisproblematiek van de hedendaagse bosbouw in Europa*. (Bull. Soc. roy. forest. de Belgique, 75, 11, 589-604.)

- VANSEVEREN, J.-P., *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. L'index foliaire et sa mesure par photoplanimétrie.* (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, en cours de publication.)
- VIRO, P. J., 1953, *Loss of nutrients and the nutrient balance of the soil in Finland.* (Comm. inst. Forest. Fenn., 42, 1-50.)
- WALTER, H., 1963, *La productivité du tapis végétal.* (Lejeunia, N. S. 22, 1-13.)
- WITKAMP, M., 1960, *Seasonal Fluctuations of the Fungusflora in Mull and Mor of an Oak Forest.* Arnhem, G. W. Van der Wiel et Co, 5* p.
- WITKAMP, M. and VAN DER DRIFT, J., 1959, *Seasonal fluctuation of the fungus flora in mull and mor of an oak forest.* Arnhem, G. W. Van der Wield et Co, 51 p.
- 1961, *Breakdown of forest litter in relation to environmental factors.* (Plant and Soil, 15, 4, 295-311.)
- WITTICH, W., 1939, *Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand.* (Forstarchiv., 15, 96-111.)
- WOODWELL, G. M. and WHITTAKER, R. H., 1968, *Primary Production and the Cation Budget of the Brookhaven Forest* — Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems (27.12.1967). University of Maine Press, 151-166.
- YOUNG, H. E., 1968, *Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems* (27.12.1967). University of Maine Press, 245 p.
- YOUNGS, R. L. 1967, *Present Methods of Drying and Conditioning Wood for Use.* (Economic botany, 21, 1, 46-50.)
-