CHAPITRE III

LA HÊTRAIE NATURELLE DE FONTAINEBLEAU

par

G. Lemée

et l'équipe PBI / Fontainebleau

Dans le cadre du Programme biologique international, une étude interdisciplinaire a été entreprise sur les écosystèmes de deux parcelles de la forêt domaniale de Fontainebleau qui, en l'absence de toute exploitation depuis une époque ancienne et classées en réserves biologiques intégrales depuis 1953, représentent un stade climacique de forêt feuillue caducifoliée. Il s'agit des parcelles dites de la Tillaie (n° 20 de la XXIe série dans l'ancien aménagement, nos 270-271 du nouvel aménagement) et du Gros-Fouteau (n° 13 de la XXIe série, n° 227 du nouvel aménagement). D'une superficie respective de 34 et de 26 ha, elles sont situées à 3 Km au nord-ouest de l'agglomération de Fontainebleau. La forêt est elle-même à une cinquantaine de Km au sud-est de Paris, sur la rive gauche de la Seine.

Les recherches ont été entreprises en 1967 et ont bénéficié du soutien financier du C.N.R.S. selon la formule des « Recherches coopératives sur programme » (R.C.P. n° 165) ainsi que la DGRST dans le cadre de l'aide au Programme Biologique International. Le laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau-Avon, géré par la Faculté des Sciences de Paris, puis par l'Université de Paris-VII, a fourni à ces recherches une base de travail permanente.

Les organismes et les chercheurs qui ont collaboré aux recherches sont les suivants :

— Laboratoire d'Écologie végétale de l'Université de Paris-Sud, Orsay : G. Lemée, professeur ; A. Faille et A. Schmitt, assistants.

— Station de Sylviculture et de Production du Département des recherches forestières de l'INRA, 54 Champenoux par Seichamps : J. Bouchon, Chargé de recherches.

— Laboratoire des Petits Vertébrés du Centre national de recherches zoologiques, INRA, 78 Jouy-en-Josas : F. Spitz, maître de recherches ; H. Le Louarn et Vincent, chargés de recherches.

— Laboratoire de la Faune du Sol, Centre de recherches agronomiques del'INRA, 21 Dijon. M. Bouché, maître de recherches ; Mme Athias, chargée de recherches.
— Station de Zoologie et Biocoenotique forestières, INRA, 78 La Minière par Versailles. J. Cancela da Fonseca, chargé de recherches CNRS.

Ces équipes ont reçu en outre la collaboration temporaire d'autres chercheurs, d'étudiants et de techniciens.

Le déroulement des recherches a bénéficié de l'intérêt qu'y ont apporté les services locaux de l'Office National des Forêts et la Commission des Réserves Biologiques, auxquels nous exprimons ici notre reconnaissance.

*I. — CADRE GÉOGRAPHIQUE ET STATIONNEL**

1° Situation topographique et géologique

Les réserves biologiques de la Tillaie et du Gros-Fouteau sont situées sur un des plateaux qui constituent les parties les plus hautes du massif forestier ; leur altitude est comprise entre 133 et 138 m. Ce plateau est constitué par une table de calcaire lacustre dit « calcaire de Beauce » et localement, dans une petite partie de la Tillaie (voir la carte fig. III.1), par le « grès de Fontainebleau » ; ces deux formations reposent sur les sables de Fontainebleau, l'ensemble étant d'âge oligocène. Elles sont elles-mêmes recouvertes d'un manteau de sables déposés au cours de la glaciation würmienne (A. M. Robin, 1974) et dont l'épaisseur, très variable, est comprise entre 30 cm et plus de 2 mètres.

2° Climat local

Le climat est du type subocéanique séquanien, avec une pluviosité cependant supérieure à la moyenne.

L'évapo-transpiration potentielle mensuelle a été calculée par la formule de TURC :

$$ETp_{mm} = (Rg + 50)\ 0{,}4\ \frac{t}{t + 15}$$

où Rg est le rayonnement solaire global et t la température sous abri en °C. Elle est, pour l'année entière, équivalente aux précipitations, mais la comparaison entre les valeurs mensuelles de cette dernière et de l'ETp fait ressortir l'existence de déficits hydriques climatiques d'avril à septembre.

L'analyse, par P. Doignon (1976), de l'évolution de la température depuis 1883 montre un réchauffement qui porte la moyenne mensuelle à 10°5 pour la période 1966-1974, le nombre de jours de gel étant tombé pour la même période à 68, alors que la moyenne depuis 1883 est de 97 jours.

---

* G. LEMÉE, Écologie végétale, Université de Paris-Sud, Orsay.

Tableau I. — MOYENNES CLIMATIQUES DE FONTAINEBLEAU

	J	*F*	*M*	*A*	*M*	*J*	*Jt*	*A*	*S*	*O*	*N*	*D*	*Moyennes et totaux annuels*
Rayonnement solaire global cal/cm^2/jour (1)	77	138	247	354	441	496	472	415	298	181	91	62	99 779
M J/m^2/mois	100	161	319	443	570	620	610	519	373	235	113	80	4 143
Insolation, heures/mois (1)	61	89	150	184	225	249	246	230	175	128	64	49	1 850
Température moyenne, °C (2)	2,2	2,7	6,9	10,2	13,8	16,7	18,5	17,2	14,5	10,1	5,6	3,4	10,15
Précipitations, mm (2)	55	45	53	53	60	62	63	50	55	74	63	64	697
Nombre de jours avec précipitations (2)	14	12	14	12	12	11	12	10	11	15	13	15	151
Évapotranspiration potentielle, mm	6,6	11,7	37,4	65,5	94,1	115,5	115,3	100,5	58,6	29,2	20,6	4,6	659,5

1. Versailles (INRA), moyennes établies sur 45 ans (1929-1973).
2. Ville de Fontainebleau, moyennes établies sur 88 ans (1883-1970).

3° *Les sols*

Les sols se sont formés sur toute l'épaisseur des sables éoliens et leur degré d'évolution, liée à l'épaisseur de ces derniers, s'organise en une séquence qui, partant du sol brun calcaire, aboutit au podzol humoferrugineux en passant par des profils intermédiaires avec lessivage et podzolisation plus ou moins prononcés. Ces sols ont fait l'objet d'une description détaillée et d'une cartographie pour la parcelle de la Tillaie (A. M. Robin 1970 ; J. Bouchon et coll. 1973) (fig. III.1).

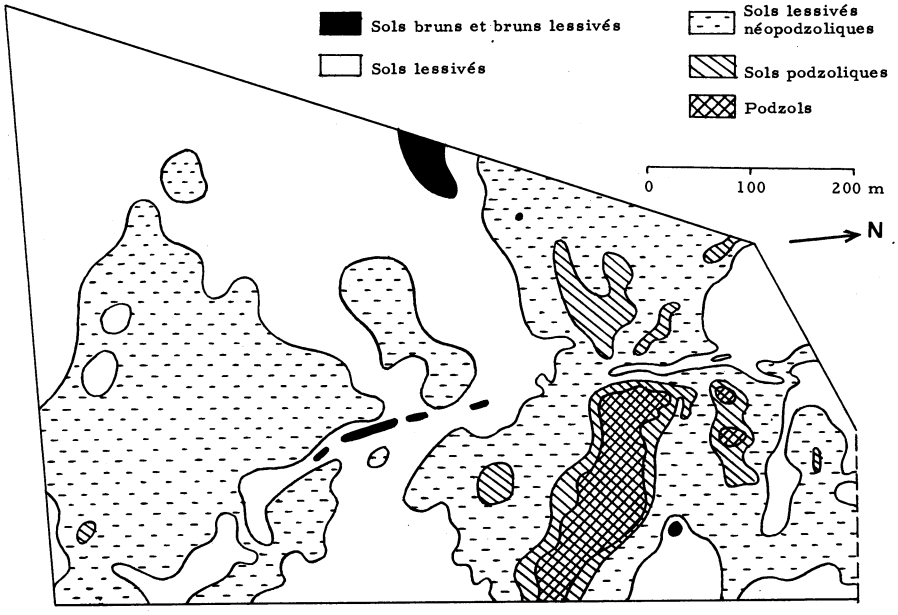

FIG. III.1. — *Carte des sols de la réserve biologique de la Tillaie.*

Le passage du sol lessivé aux autres sols a lieu par l'apparition de processus de podzolisation dans les horizons A à partir de la surface. Le premier stade consiste en une différenciation dans les 30 premiers cm d'un horizon décoloré peu épais et souvent masqué par la matière organique, surmontant un horizon d'accumulation humique et ferrugineuse diffuse : c'est le sol lessivé néopodzolique. Dans le stade plus évolué du sol podzolique, l'épaisseur du profil modifiée par la podzolisation atteint 40 à 50 cm et les horizons A_2 et B sont bien distincts. Le stade ultime de podzol humoferrugineux, qui n'existe qu'à la Tillaie, est épais de 70 à 80 cm, comprend un horizon A_2 décoloré d'environ 30 cm et un horizon d'accumulation humique B_h et ferrugineux B_s, assez induré. Au-dessous de ces horizons podzolisés se retrouvent la base de l'horizon A_2 et l'horizon argillique structural B du sol lessivé antérieur.

Les horizons holorganiques H et humifères A_1 présentent des caractères morphologiques et chimiques différents d'un type de sol à l'autre, illustrés par le tableau II.

Tableau II. — CARACTÈRES DE L'HUMUS DES SOLS DES RÉSERVES BIOLOGIQUES DE LA TILLAIE ET DU GROS-FOUTEAU, ET GROUPEMENTS VÉGÉTAUX CORRESPONDANTS

	Sol lessivé	*Sol néopodzolique*	*Sol podzolique*	*Podzol*
Groupements végétaux correspondants	hêtraie du Fagetalia	hêtraie intermédiaire	hêtraie-chênaie du Quercetalia robori-petraeae	
Caractères morphologiques	mull-moder	moder	moder	mor
Horizon H : épaisseur, cm	0	0 - 1	1 - 2	3 - 5
Horizon A_1 : épaisseur, cm	6 - 8	6 - 10	8 - 16	15 - 20
matière organique, %	3,5 - 5,5	4,5 - 10	5 - 10	7 - 10
rapport C/N	12 - 17	14 - 19	15 - 21	20 - 23
taux de saturation cationique, %	30 - 35	20 - 25	20 - 25	20 - 30
pH	4,1 - 4,8	3,8 - 4,5	3,6 - 4,0	3,4 - 3,7

II. — COMPOSITION, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DU PEUPLEMENT VÉGÉTAL

*1° Groupements végétaux**

Les groupements de plantes vasculaires et Bryophytes ont été établis selon la méthode phytosociologique zuricho-montpelliéraine au moyen de relevés floristiques sur 100 m² (généralement moins dans les clairières) effectués sur des surfaces aussi homogènes que possible, chaque espèce étant affectée d'un coefficient d'abondance-dominance.

La composition floristique subit avec l'âge des peuplements ligneux des modifications surtout quantitatives. Les futaies qui, en raison de leur longévité, constituent les stades les plus homogènes et les plus stables de cette évolution cyclique, ont été retenues pour la caractérisation des groupements. Ceux-ci sont au nombre de trois, dont le Tableau III donne la composition floristique et dont le traitement par l'analyse factorielle des correspondances, fondée sur le critère présence-absence à l'exclusion des coefficients d'abondance, a confirmé l'individualité (fig. III.2)[1].

a) Une association de l'Ordre du *Fagetalia* est représentée par une hêtraie pure à strate herbacée dense où domine l'une ou l'autre des 4 espèces suivantes : *Brachypodium silvaticum* Beauv. (30 % de la surface), *Melica uniflora* Retz (22 %), *Festuca heterophylla* Lmk (16 %), *Ruscus aculeatus* L. (11 %). Les strates arbustive et muscinale sont peu développées.

---

* G. LEMÉE, Écologie végétale, Université de Paris-Sud, Orsay.

1. Nous remercions Mme GARDOU et M. BRIANE, du laboratoire de Taxonomie Végétale Expérimentale et Numérique de l'Université de Paris-Sud qui ont réalisé ce travail.

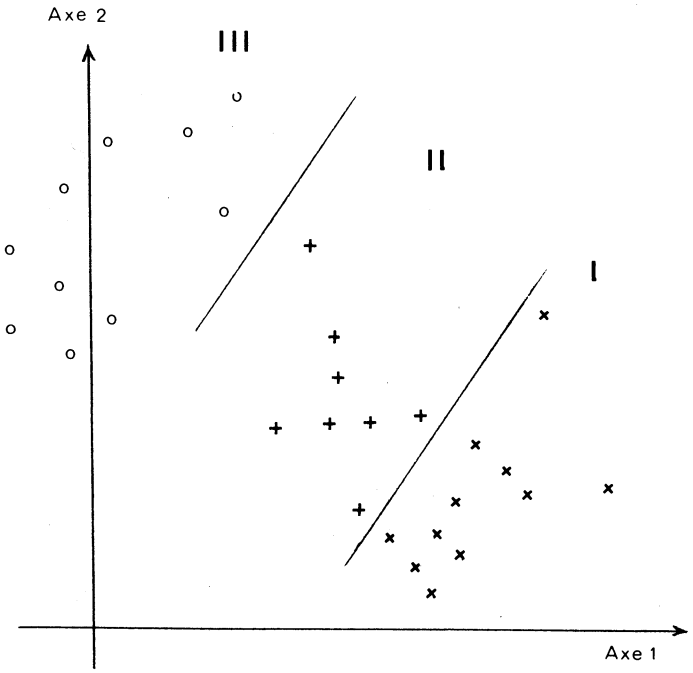

FIG. III.2. — *Traitement des relevés floristiques des associations végétales de la Tillaie et du Gros-Fouteau par l'analyse factorielle des correspondances.* I, Quercetalia robori-petraeae ; II, groupement intermédiaire ; III, Fagetalia.

Les espèces caractéristiques de l'Ordre du *Fagetalia* sont précédées de la lettre F. S'y ajoutent *Neottia nidus-avis* Rich. et *Polygonatum multiflorum* (L.) All., absents des relevés.

Les espèces caractéristiques du Fraxino-Carpinion sont rares et localisées à la périphérie des parcelles ou dans les clairières. Cette association a été décrite par Roisin (1962) sous le nom de Rusceto-Fagetum.

Lorsqu'une clairière est ouverte dans ce groupement, sa composition floristique peut demeurer inchangée ; mais elle peut aussi être colonisée par des espèces sociales héliophiles, *Calamagrostis epigeios* Roth, *Brachypodium pinnatum* (L.) P.B. ou *Rubus fruticosus* L. agg., qui font obstacle à la régénération du hêtre.

b) Une association de l'Ordre du *Quercetalia robori-petraeae* est établie sur les sols podzoliques et le podzol. C'est une hêtraie pure ou mélangée de quelques vieux chênes sessiles ; au Gros-Fouteau, où le chêne est plus abondant, une antique chênaie doublée par un sous-étage de hêtres existe encore localement. Ces deux facies (colonnes Ia et Ib du Tableau III) sont identiques quant aux autres caractères floristiques. Dans la strate arbustive, le houx, absent de l'association précédente, forme au Gros-Fouteau des fourrés denses couvrant 10 % de la surface, alors qu'à la Tillaie il est beaucoup plus discret, bien que constant. La strate herbacée, très clairsemée, comprend les caractéristiques acidiphiles du *Quercetalia robori-petraeae*, indiquées sur le tableau III par la lettre Q.

Les clairières de ce groupement se couvrent généralement de fougère-aigle. La carte des groupements végétaux de la Tillaie (fig. III.3), où elles sont représentées,

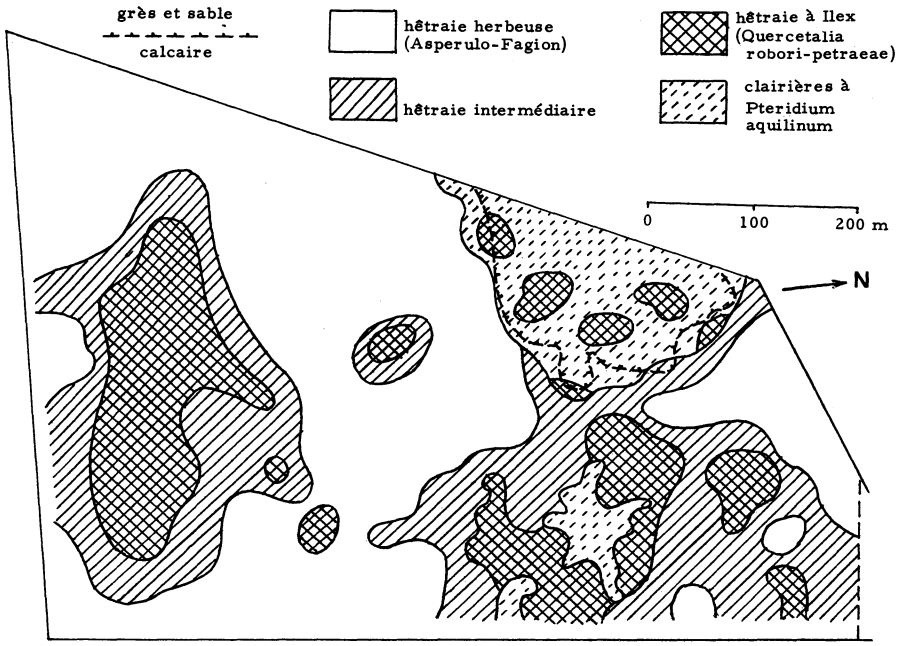

FIG. III.3. — *Carte des groupements végétaux de La Tillaie.*

montre un peuplement étendu et ancien dans la partie nord-ouest, correspondant à l'absence du substrat calcaire sous les sables éoliens, et un peuplement récent, plus à l'est, qui s'est établi dans une clairière ouverte par la tempête de 1967.

c) Un *groupement intermédiaire* entre les deux précédents (fig. III.2 et colonne II du tableau III) est représenté par une hêtraie mêlée de quelques chênes sessiles. Le houx y est constant et forme, au Gros-Fouteau, des bosquets denses. La strate herbacée est abondante et forme une mosaïque d'espèces dominantes semblable à celle de l'association du *Fagetalia*, mais en proportions différentes : *Brachypodium silvaticum* Beauv. est rare (recouvrement moyen : 8 %) et peu vigoureux, *Melica uniflora* (35 %) et *Festuca heterophylla* (20 %) sont plus abondants, *Ruscus aculeatus* plus rare (4 %). Le tableau III montre le caractère intermédiaire de la composition floristique de ce groupement, qui comporte en mélange les acidiphiles du *Quercetalia robori-petraeae* et les espèces les plus tolérantes du mull de l'*Asperulo-Fagion*. Il se situe d'ailleurs topographiquement entre les deux premiers groupements et sur des sols lessivés comportant un début de podzolisation. L'absence de caractéristiques ou de différentielles propres permet seulement de considérer cette hêtraie comme une sous-association de l'une ou de l'autre des deux associations précédentes.

*2° Structure du peuplement ligneux**

a) **Stratification.** — Comme dans tout peuplement naturel non exploité, la couverture ligneuse est constituée d'individus de toutes dimensions, isolés ou en bouquets,

* G. LEMÉE (Université de Paris-Sud, Orsay) et J. BOUCHON (Station de Sylviculture, C.N.R.F., Nancy).

Tableau III. — GROUPEMENTS VÉGÉTAUX DES
LA TILLAIE ET DU

	Ia	*Ib*	*II*	*III*
Nombre de relevés :	6	5	8	10
Strate arborescente sup. :	*8-9/10*[1]	*8-9/10*	*8-10/10*	*6-10/10*
Quercus petraea	6 3 . 5		2 3 . 4	
Fagus silvatica	1 1	5 4 . 5	8 + . 5	10 4 . 5
Strate arborescente inf. :	*2-5/10*	*0-2/10*	*0-1/10*	*5-5/10*
Fagus silvatica	5 1 . 3	4 + . 1	7 + . 1	4 + . 3
Strate arbustive :	*1-8/10*	*1-5/10*	*+ - 2/10*	*+ - 2/10*
Ilex aquifolium	6 1 . 5	5 + . 3	7 + . 2	
Fraxinus excelsior				3 + . 1
Acer campestre				1 +
Fagus silvatica	5 + . 2	5 + . 1	8 + . 1	5 + . 2
Strate herbacée :	*1-5/10*	*+ - 2/10*	*2-8/10*	*6-10/10*
Quercus petraea (germin.)	6 1 . 2	5 +	7 + . 1	
Q Carex pilulifera	6 + . 1	5 + . 1	5 + . 2	
Pteridium aquilinum	6 1 . 3	4 + . 2	5 + . 1	
Q Lonicera periclymenum	4 + . 1	2 + . 1	4 + . 2	
Q Deschampsia flexuosa	1 +	1 1	1 2	
Melica uniflora	3 +	2 1	8 1 . 4	10 1 . 3
Festuca heterophylla	1 1	5 + . 1	5 + . 2	10 + . 3
F Viola silvestris	1 +		6 +	10 + . 2
Brachypodium silvaticum		2 + . 1	6 + . 2	10 1 . 5
F Euphorbia amygdaloïdes			5 +	10 + . 2
Mycelis muralis			5 + . 1	7 + . 1
F Milium effusum			2 +	7 + . 1
Moehringia trinervia			1 +	5 +
F Scrofularia nodosa				8 + . 1
F Carex silvatica				4 + . 1
Athyrium filix-foemina				3 +
Vicia sepium				2 + . 1
Poa nemoralis				2 + . 1

Dans chaque colonne, le premier chiffre indique le nombre de
des valeurs du coefficient

STADES DE FUTAIE DES RÉSERVES BIOLOGIQUES DE GROS-FOUTEAU

	Ia	*Ib*	*II*	*III*
F Circaea lutetiana				2 +.1
F Veronica montana				2 +.1
Geranium robertianum				2 +.1
Galeopsis tetrahit				2 +
Stellaria holostea				2 +
Festuca gigantea				1 +
Ruscus aculeatus	5 +.1	5 +	5 +.2	10 +.3
Hedera helix	6 +.2	4 +.1	8 +.1	9 +.2
Rubus fruticosus agg.	6 +.1	3 +	2 +	7 +.1
Anemone nemorosa	4 +.2	4 +.1	6 +.1	4 +.2
Fagus silvatica (germin.)	3 +.1	5 +.1	8 +.1	5 +.1
Carpinus betulus (germin.)	3 +	1 1	4 +	
Teucrium scorodonia		1 +		1 +
Dactylis glomerata			1 +	3 +
Sorbus latifolia (germin.)	2 +	1 +		
Endymion non-scriptum	1 +		1 +	
Strate muscinale :	*+-1/10*	*+-1/10*	*+-1/10*	*0-1/10*
Q Leucobryum glaucum	1 +	2 +		
Dicranella heteromalla	2 +	2 +.1		
Atrichum undulatum		1 +		6 +.1
Eurhynchium stokesii				4 +
Mnium hornum				1 +
Fissidens taxifolius				1 +
Polytrichum formosum	6 +.2	5 +.2	5 +.1	7 +.1
Hylocomium splendens		2 +		

Ia : Hêtraie du Quercetalia robori-petraeae, facies à chêne.
Ib : Id., facies à hêtre.
II : Hêtraie intermédiaire.
III : Hêtraie du Fagetalia.

(1) Degré de recouvrement, en 1/10es.

relevés où l'espèce est présente, et les suivants la marge d'abondance-dominance (+ à 5).

parmi lesquels nous avons distingué des classes de dimensions (tableau IV), qui ont été retenues comme unités structurales pour la cartographie dont la figure III.4 donne un détail et la photographie ci-après, une image.

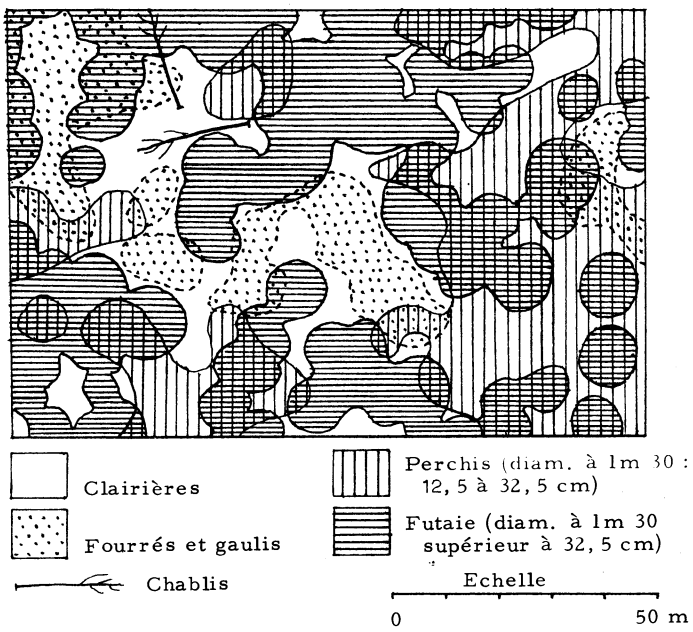

FIG. III.4. — *Détail de la structure du peuplement ligneux de la réserve biologique de la Tillaie.*

Hêtraie de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau : aspect hivernal. On remarque l'abondance des troncs morts sur pied ou tombés sur le sol. Au centre, une ancienne clairière est fermée par un jeune peuplement. (Cliché Lemée).

Tableau IV. — DONNÉES DIMENSIONNELLES SUR LES UNITÉS STRUCTURALES DU PEUPLEMENT LIGNEUX

Unités structurales	*Surface, en ha*		*Diamètre à 1,30 m en cm*	*Hauteur moyenne en m*
	Tillaie	*Gros-Fouteau*		
Clairières	4,05	1,74	–	–
Fourrés et gaulis . . .	8,83	8,3*	<12,5	<14
Perchis	7,4	3,76	12,5 - 32,5	14 - 24
Futaie	12,56	10,45	>32,5	24 - 40
Surface cartographiée.	26,7	17	–	–

* Dont 1,7 ha de fourrés de houx.

On a distingué ainsi 3 strates : une strate arborescente supérieure (futaie), une strate arborescente inférieure (perchis) et une strate arbustive (gaulis, fourrés) ; cette dernière comprend, outre le hêtre, quelques charmes, frênes et érables champêtres vers les lisières et, au Gros-Fouteau, des fourrés de houx qui occupent au total 1,7 ha sur la surface cartographiée, soit 10 % de celle-ci.

La répartition des strates supérieures détermine celle des strates inférieures : dans les clairières ouvertes par la mort sur pied ou la chute des arbres, ou sous les populations discontinues de ceux-ci, s'établissent les fourrés, puis les gaulis ; dans les peuplements fermés à couronnes jointives, les strates subordonnées restent très discontinues, voire absentes.

Cette diversité de la structure verticale sur de petites surfaces se traduit par une hétérogénéité latérale dont le caractère répétitif assure une certaine homogénéité à l'échelle d'une parcelle entière.

b) **Densité et répartition des classes de diamètre.** — La densité des tiges, qui dépasse 10 000 par ha dans les fourrés de 10 à 15 ans, tombe à 5 000 dans les gaulis de 25 à

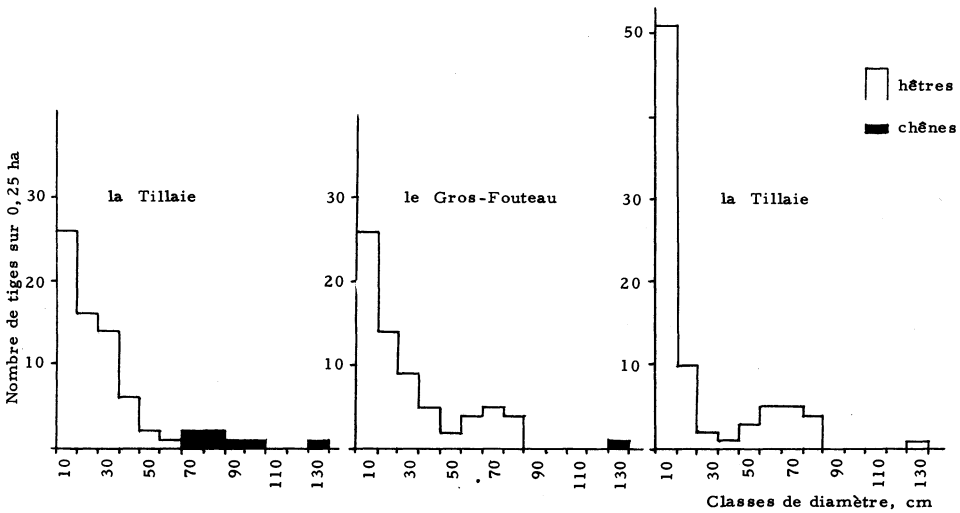

FIG. III.5. — *Répartition des arbres vivants en classes de diamètre de 10 cm dans des placettes de 0,25 ha de futaie fermée* (en noir = chênes ; en blanc = hêtres).

30 ans et enfin à 350 dans la futaie. Dans les peuplements âgés, la répartition en classes de diamètre à 1 m 30 présente une décroissante d'allure exponentielle caractéristique des peuplements inéquiennes de futaie jardinée jusqu'à un diamètre d'environ 50 cm, suivie d'une remontée des gros arbres avec un maximum vers 70 cm (fig. III.5). Cette particularité se retrouve à l'échelle de l'ensemble de la parcelle, mais bien plus marquée à la Tillaie (fig. III.6) qu'au Gros-Fouteau. Un tel excès de « gros bois » caractérise les massifs forestiers non exploités.

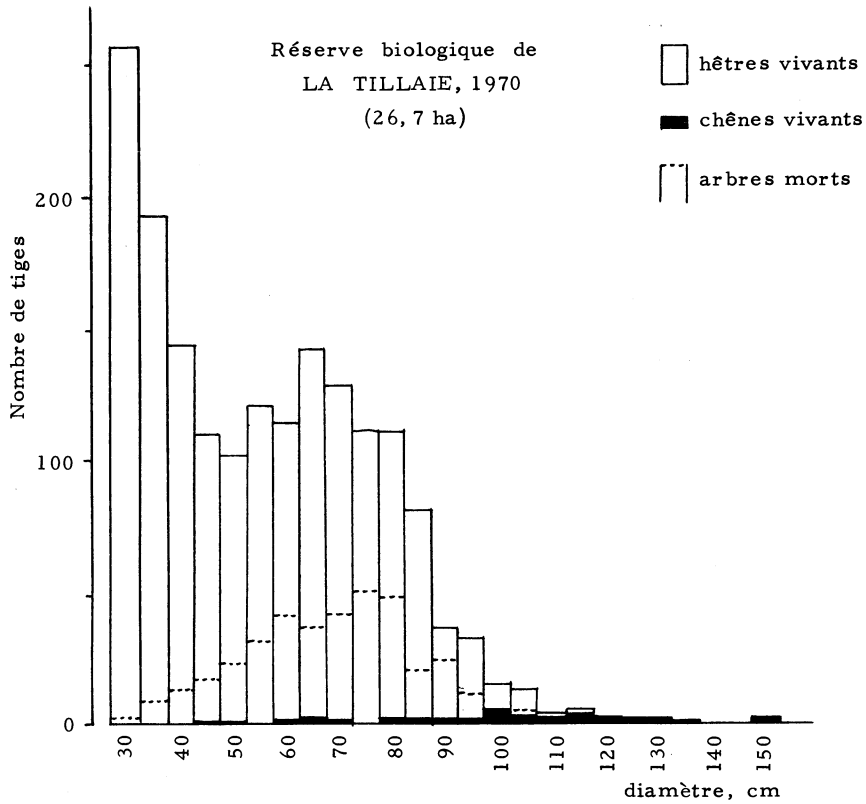

FIG. III.6. — *Répartition des arbres vivants et des arbres morts sur pied en classes de diamètre de 5 cm dans l'ensemble de la parcelle de la Tillaie.*

c) **Aire basale.** — La valeur moyenne, pour la Tillaie comme pour le Gros-Fouteau, est de 27,5 m^2/ha. Elle s'établit à 18 pour les gaulis de 25 à 30 ans, 30 à 35 pour les futaies et s'élève à 50 m^2/ha lorsque de très vieux arbres, généralement des chênes, sont présents.

d) **Indice de surface foliaire** (« leaf area index » : LAI). — La méthode par pesée de disques de limbes pris sur des prélèvements de 10 m^2 de litière de l'année a conduit à établir un indice foliaire moyen de 6,6 m^2/m^2 (pétioles exclus), non significativement différent dans les peuplements fermés jeunes et âgés. Dans la partie du Gros-Fouteau encore occupée par une chênaie à sous-étage de hêtres, cet indice se partage approximativement entre 1/3 pour le chêne et 2/3 pour le hêtre.

*3° Régénération du hêtre**

Des données concernant la régénération dans la réserve de la Tillaie sont disponibles depuis la génération de plantules apparues en 1966 à la suite de la très abondante faînée de l'automne 1965.

Les principaux problèmes qui ont été abordés concernant la régénération sont d'une part l'évaluation de la quantité de semences produites, d'autre part la destinée de ces semences et des plantules qui en sont issues.

a) **Production de semences.** — Dans les hêtraies de Fontainebleau, la périodicité des faînées varie autour de deux ou trois ans ; en effet, les dernières années de fructification du hêtre ont été 1962, 1965, 1968, 1970, 1972 et 1974.

Cependant, la valeur de ces faînées du point de vue de la production de semences est très inégale. Ainsi en 1968 et 1970, les semences produites, classées en différentes catégories selon leur qualité, ont montré la répartition suivante en nombre de faînes par m^2 :

	1968	1970
en bon état :	112	102
parasitées :	59	56
avortées :	43	58
total :	214	216

En 1972, par contre, la faînée fut très réduite, de l'ordre de 12 semences au total par m^2, dont à peine 10 % étaient viables.

b) **Destinée des semences.** — A partir du moment où elles sont au sol, les semences se trouvent soumises à l'attaque de divers parasites ainsi qu'à une forte pression de prédation dont les effets conjugués amènent au printemps le nombre de semences à un niveau réduit par rapport à l'effectif initial (voir p. 102 et suiv.).

Parmi les prédateurs, deux espèces sont particulièrement actives ; d'une part le Pigeon ramier (*Columba palumbus*), dont les troupes importantes séjournent tout l'hiver en forêt de Fontainebleau les années de forte faînée ou de forte glandée, d'autre part le Mulot (*Apodemus sylvaticus*), dont l'étude de l'évolution des densités de populations menée parallèlement à l'étude du nombre de faînes présentes au sol a permis de mettre en évidence les relations étroites qui existent entre les deux populations et l'influence de l'une sur la structure de l'autre (Le Louarn et Schmitt, 1972).

c) **Destinée des semis.** — Des comptages périodiques sur des surfaces-échantillons ont permis de suivre, à partir de la germination, l'évolution des densités des populations de plantules apparues. Cette évolution se présente différemment selon le stade d'évolution du peuplement et selon les années.

A partir de la deuxième année de vie des plantules, l'influence de l'éclairement relatif devient prépondérante, la survie la meilleure étant obtenue dans les clairières et la plus faible sous les gaulis et perchis, les futaies étant dans une situation intermédiaire.

---

* A. SCHMITT, laboratoire d'Écologie végétale, Université de Paris-Sud, Orsay.

*4° Evolution de la végétation**

Celle-ci est de nature diverse ; il faut distinguer :

1° des modifications cycliques liées à l'âge du peuplement ;

2° une modification linéaire irréversible en l'absence d'intervention humaine, avec la substitution du hêtre au chêne sessile ;

3° une possibilité d'évolution interdépendante à long terme des groupements végétaux et des sols.

a) **Modifications cycliques.** — Le traumatisme du clairiérage est suivi, comme on l'a vu, d'une évolution rapide et diverse. Le cas le plus simple est l'absence d'irruption d'une espèce sociale en même temps que la régénération est assurée par 2 ou 3 années de faînée abondante. Des espèces à haute sociabilité et pouvoir compétitif interspécifique élevé peuvent cependant bloquer la reconstitution de la forêt : si la ronce ou la fougère-aigle ont peu d'action, le *Calamagrostis epigeios* et le *Brachypodium pinnatum*, à multiplication végétative rapide et à appareil souterrain dense, empêchent l'établissement des semis. Ces « nappes de graminées » constituent une formation prairiale stable qui n'est éliminée que par l'envahissement à partir de leurs bordures par les ronces ; celles-ci, surmontant le peuplement herbacé, l'éliminent par leur ombrage et les germinations du hêtre peuvent alors se maintenir.

Le stade de fourré, atteint plus ou moins rapidement, puis celui de gaulis, provoquent par leur ombrage intense une quasi disparition de la strate herbacée où ne persistent que les espèces les plus sciaphiles. Ce n'est que lorsque le peuplement de hêtres a plus de 50 ans que les groupements tels qu'ils sont décrits dans le Tableau III sont à peu près reconstitués. Un tel cycle a une durée moyenne de 200 à 250 ans. Les clairières non encore cicatrisées représentant 10 % de la surface totale des parcelles, c'est donc en moyenne de 20 à 25 ans qui seraient nécessaires pour reconstituer un couvert continu de hêtres.

b) **Substitution de la hêtraie à une chênaie.** — La seule observation de la répartition des classes de dimensions respectives du chêne et du hêtre montre cette succession (fig. III.5), confirmée par le diagramme pollinique établi par B. Guillet (1972) dans le podzol de la Tillaie, où l'on voit de bas en haut la courbe croissante du pollen de hêtre se croiser avec la courbe décroissante du pollen de chêne. L'identification et la datation par le ^{14}C de charbons de bois recueillis dans le sol de la Tillaie montre qu'au 8e siècle après J.-C., cette partie de la forêt était déjà un peuplement mixte de chênes et de hêtres (C. Jacquiot *et al.* 1973).

L'évolution vers la hêtraie est plus avancée dans la Tillaie, où la densité des chênes est réduite à 15 pour 10 ha, alors qu'elle est encore de 89 pour 10 ha au Gros-Fouteau.

c) **Modifications du système sol-phytocoenose.** — Une évolution post-glaciaire, dont le début et la vitesse n'ont pu être fixés, est inscrite dans la séquence des profils pédologiques, allant du sol brun lessivé à mull en équilibre avec un groupement neutrophile acido-tolérant jusqu'au podzol humo-ferrugineux à mor avec un groupement fortement acidiphile (voir fig. III.1 et III.3).

---

* G. Lemée, Écologie végétale, Université de Paris-Sud, Orsay.

Cette séquence paraît, sous le climat actuel, stabilisée en un *complexe climacique*. Cependant l'existence de discordances locales entre sols et groupements végétaux peut être interprétée comme un indice de modifications actuelles affectant la végétation et les sols avec des vitesses différentes, dans un sens ou dans l'autre, autour d'un équilibre moyen où le clairièrage ainsi que la répartition des strates végétales herbacée et arbustive semblent jouer un rôle déterminant.

III. — PRODUCTION PRIMAIRE ET MATIÈRE ORGANIQUE.*

La diversité floristique et stationnelle des réserves biologiques, dont les caractéristiques et les causes ont été décrites précédemment, nous a conduits à entreprendre nos investigations quantitatives à deux niveaux :

1° le niveau des unités structurales et stationnelles où nous avons retenu des placettes homogènes sur une surface suffisante pour les mesures ; les stades de gaulis sans arbres émergents et de futaie fermée sur sols lessivé et podzolique ont été plus particulièrement étudiés, en raison de la surface qu'ils occupent.

2° le niveau des parcelles entières, qui intègrent les différents éléments de cette mosaïque, a été retenu pour certaines estimations, telles que la biomasse et la productivité ligneuses primaires ou les peuplements de rongeurs et d'oiseaux.

1° La biomasse végétale

a) **Biomasse ligneuse.** — 1° A l'échelle des parcelles entières, un inventaire par échantillonnage systématique a été réalisé selon un réseau à mailles carrées de 40 m de côté aux intersections desquelles étaient inventoriées des placettes de 6 m de rayon, représentant 7 % de la surface des parcelles. Cet inventaire était complété par celui de l'ensemble des tiges de diamètre supérieur à 27,5 cm.

Les cubages ont été établis par la méthode de Pressler à l'aide du relascope de Bitterlich, selon la formule :

$$V = \frac{2}{3} s \left(h_1 + \frac{m}{2}\right)$$

où V est le volume de la tige totale, s la surface terrière à 130 cm, h_1 la hauteur au-dessus du sol à laquelle le diamètre est égal à la moitié du diamètre à 130 cm et m la hauteur à laquelle a été établie la surface terrière. Les données ont fait l'objet d'un traitement sur ordinateur.

Pour les arbres de futaie, la densité spécifique (poids sec à 100° / volume frais) a été établie par prélèvements à la tarière de Pressler. Un échantillonnage préalable sur arbres abattus par la tempête de 1967 ayant montré l'absence de variations systématiques selon la hauteur, un nouvel échantillonnage a été réalisé sur 54 hêtres vivants à la hauteur de 130 cm.

En ce qui concerne les couronnes, les peuplements âgés posent le problème de leur dépérissement qui se traduit par des mutilations de branches de dimensions

* J. Bouchon et Bédéneau (Station de Sylviculture, C.N.R.F., Nancy) et G. Lemée (Écologie végétale, Université de Paris-Sud, Orsay).

diverses. Une étude sur documents photographiques en phase défeuillée, nous a permis de constater que celles-ci apparaissent à partir d'un diamètre de 45 cm du tronc à 1,30 m, qui correspond à un âge d'environ 150 ans, bien que des hêtres de 85 cm de diamètre, âgés d'environ 270 ans, puissent avoir encore une couronne intacte. Une évaluation de l'importance des pertes subies par mutilations sur un échantillon d'une centaine d'arbres nous a conduits à estimer à un quart la réduction de la biomasse moyenne des couronnes dans la futaie et à adopter pour celle-ci une valeur de 25 % de celle des tiges. La densité spécifique a été établie, pour les branches d'un diamètre inférieur à 12 cm, sur un échantillon de 30 branches.

Quant aux racines, qui n'ont fait l'objet d'aucune mesure, nous adoptons la valeur de 17 % de la biomasse aérienne, moyenne de celles qui ont été établies dans différentes hêtraies.

2° Au niveau des *unités structurales*, des inventaires complets ont été réalisés sur 5 surfaces de 100 à 200 m² dans les peuplements jeunes, 7 surfaces de 2 500 m² dans les futaies, ainsi que sur 20 surfaces de 9 m² pour les fourrés de houx. Pour les hêtres des gaulis et les houx, la relation biomasse-diamètre a été établie par prélèvements et pesée de la totalité des parties aériennes de 20 hêtres et de 10 houx. Pour les futaies, la biomasse a été établie par la méthode décrite plus haut.

b) **Biomasse des organes caducs et de la strate herbacée.** — Les méthodes d'échantillonnage et de mesure ont été exposées dans une publication antérieure (Lemée et

Tableau V. — BIOMASSES VÉGÉTALES DES RÉSERVES BIOLOGIQUES EN TONNES/HA

	Stades		*Parcelles*	
	Gaulis	*Futaie*	*Tillaie*	*Gros-Fouteau*
Strates arborescentes :				
troncs	71	232	185	195
branches		58	46	48
racines	14	49	39	41
total :	85	339	270	284
feuilles + écailles	3,8	3,45	3	3,2
organes reproducteurs*	0	1,2	0,7	0,9
Strate arbustive (fourrés de houx) :				
troncs + branches	–	–	0	4,8
feuilles	–	–	0	0,7
Strate herbacée :				
parties aériennes				
hêtraie du Fagetalia	0	1,2	–	–
– intermédiaire	0	0,6	–	–
– du Quercetalia r.-p.	0	0,02	–	–
parties souterraines				
hêtraie du Fagetalia	0	1,3	–	–
– intermédiaire	0	0,6	–	–
– du Quercetalia r.-p.	0	0,02	–	–

* Production 2 années sur 5 en moyenne.

Bichaut, 1971). En ce qui concerne les feuilles, les données obtenues pour leur litière au moment de la chute ont été multipliées par un coefficient de 1,1 qui est le rapport approché du poids sec des feuilles en place à celui des feuilles après abscission. Dans le cas du houx, la biomasse foliaire a été évaluée au moyen d'un échantillonnage comme il a été indiqué ci-dessus.

En ce qui concerne la strate herbacée, la participation à la biomasse aérienne a été établie dans les 3 associations au stade de futaie pour chacune des 4 espèces qui forment pondéralement la quasi totalité de cette strate. La biomasse souterraine a été estimée par l'intermédiaire de l'établissement du rapport entre parties souterraines et parties aériennes sur des échantillons ; ce rapport est de 3,1 pour *Melica uniflora*. 2,0 pour *Festuca heterophylla*, 1,15 pour *Ruscus*, 0,6 pour *Brachypodium silvaticum*.

L'ensemble des résultats concernant la biomasse végétale figure au tableau V.

2° *Les bois morts*

Les forêts inexploitées sont caractérisées par une grande masse de bois morts :

a) Arbres morts sur pied : on en a dénombré 14 par ha à la Tillaie, 22 au Gros-Fouteau, dont au moins la partie inférieure du tronc est encore debout ; la plus

Tableau VI. — STOCKS DE MATIÈRE ORGANIQUE DANS LA LITIÈRE ET DANS LE SOL, EN TONNES/HA

	Gaulis Fagetalia sol lessivé		*Futaie Fagetalia sol lessivé*		*Futaie Quercetalia r.-p. sol podzolique*	
	mat. sèche	*mat. org.*	*mat. sèche*	*mat. org.*	*mat. sèche*	*mat. org.*
Litière :						
feuilles + écailles :						
avant chute automnale	6,7	4,7	6,6	4,5	6,35	5,1
après chute automnale	10,5	8,25	10,2	7,85	9,55	8,0
cupules*	0	0	0,6	0,6	0,6	0,6
bois morts** . . .	3,27	3,18	2,0	1,95	2,1	2,05
total :						
avant chute automnale	9,97	7,88	9,2	7	8,45	7,15
après chute automnale	13,77	11,43	12,8	10,4	12,25	10,65
Sol :						
horizons humifères ($H+A_1$)	–	35	–	35	–	55
horizons minéraux	–	111	–	111	–	180
total :	–	146	–	146	–	235

* Les fruits, considérés comme organes vivants, ne figurent pas dans ce tableau.
** Diamètre inférieur à 7 cm.

grande quantité en valeur absolue ainsi que la proportion la plus élevée de ces arbres morts est dans les classes de 70 à 85 cm de diamètre à la Tillaie (voir fig. III.6) comme au Gros-Fouteau, ce qui représente un âge compris approximativement entre 220 et 270 ans. Les observations sur les placettes permanentes pendant plusieurs années consécutives ont mis en évidence une mortalité moyenne annuelle de 5,35 % de la population dans les gaulis de 25 à 35 ans, et de moins de 1 % dans les futaies.

b) Arbres abattus par coups de vent : les tempêtes de 1967 ont ainsi déraciné 164 gros arbres sur les 34 ha de la Tillaie.

c) Arbres vivants portant des branches mortes non encore tombées ou dont le tronc est partiellement détruit par des nécroses.

d) Branches et rameaux tombant sur le sol, irrégulièrement répartis dans le temps comme dans l'espace.

Seule cette dernière catégorie a pu faire l'objet d'une évaluation quantitative. Les valeurs figurant dans le tableau VI ont été établies sur 10 carrés de 25 m^2 sous gaulis et sur 20 carrés de même dimension sous futaie, avec un coefficient de variation d'environ 35 %.

3° La litière

On entend par litière la totalité de la matière organique, autre que celle des troncs tombés, non encore incorporée à l'humus. Le tableau VI en donne la composition pondérale. Celle-ci présente un cycle de variation annuel, avec un maximum immédiatement après la chute des feuilles et un minimum à la fin de l'été, avant cette chute automnale. Cette différence est dans le rapport 3 : 2. On remarque la différence importante entre matière sèche totale et matière organique proprement dite, qui est due à l'incorporation dans la litière ancienne de matériel minéral du sol, particulièrement dans la hêtraie du Fagetalia, où la litière repose sur un mull à faune assez active.

La vitesse de décomposition pour les feuilles des arbres a fait l'objet d'une publication (Lemée et Bichaut, 1973). Le *coefficient de décomposition* de H. Jenny : $k = \frac{L}{F + L}$ où L est l'apport annuel de feuilles et F la quantité antérieurement produite restant sur le sol, s'échelonne entre 0,31 et 0,38. Le temps de demi-décomposition pour le hêtre, établi sur échantillons in situ en sacs de filet de nylon à larges mailles, est compris entre 16 et 20 mois. Pour les feuilles des Graminées, ce temps, établi par la même technique entre 8 et 15 mois, montre donc une décomposition sensiblement plus rapide que pour les feuilles du hêtre. Pour les branches mortes, le coefficient de Jenny s'établit à 0,5, ce qui représente une vitesse de décomposition apparemment plus rapide que celle des feuilles, mais les branches âgées qui tombent au sol ont déjà perdu une partie de leur matière sèche.

4° La matière organique du sol

La quantité de matière organique du sol a été mesurée sur de nombreux prélèvements faits au moyen de cylindres et de la tarière, par la perte au feu sur les échantillons dépourvus de calcaire et d'argile, par le dosage du carbone sur les autres,

les racines vivantes étant éliminées au préalable. La quantité par unité de surface a été établie en utilisant la densité apparente et l'épaisseur des horizons pédologiques (Tableau VI).

La matière organique des horizons minéraux, d'origine racinaire, est répartie assez également dans ceux-ci et constitue une masse importante par unité de surface, de telle sorte que pour la totalité du compartiment sol, elle représente de 15 à 25 fois le stock du compartiment litière et entre 1/3 et 2/3 de la matière végétale vivante, les quantités les plus faibles se trouvant dans le sol lessivé du Fagetalia, et les plus élevées dans le sol podzolique du Quercion robori-petraeae. Cette différence est due, pour l'humus, à l'activité minéralisatrice plus faible dans ce dernier groupement, et pour les horizons minéraux, à leur plus grande épaisseur.

5° *La production primaire nette*

(Tableau VII)

La production primaire se répartit, pour les arbres, entre un accroissement de la biomasse ligneuse, qui est l'« accroissement courant » des sylviculteurs ou « incrément », et la production d'organes caducs qui alimentent les chaînes trophiques hétérotrophes.

Tableau VII. — PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE EN MATIÈRE SÈCHE ET FIXATION DE CARBONE ANNUELLES, EN TONNES/HA

	Gaulis		*Futaie*	
	matière sèche	*C*	*matière sèche*	*C*
Strates arborescentes :				
Production ligneuse				
– aérienne	3,83	1,74	4,76	2,2
– souterraine	0,77	0,36	0,8	0,37
– totale	4,6	2,1	5,56	2,57
Production d'organes caducs				
feuilles + écailles	3,8	1,88	3,45	1,62
organes reproducteurs (1)	0	0	0,5	0,24
Production totale	8,4	3,98	9,51	4,43
Strate arbustive (fourrés de houx) : (2)				
tiges et branches	–	–	0,3	0,14
feuilles	–	–	0,1	0,047
Strate herbacée (parties aériennes) :				
hêtraie du Fagetalia	0	0	0,6	0,27
– intermédiaire	0	0	0,46	0,2
– du Quercetalia r.-p.	0	0	0,01	0,005

1. Inflorescences mâles + cupules + faînes. On a retenu comme valeur moyenne annuelle la production multipliée par 0,4 en retenant la proportion de 2 années fertiles sur 5.
2. Dans le Quercetalia robori-petraeae du Gros-Fouteau, où ces fourrés couvrent 10 % de la surface.

a) **Accroissement annuel.** — Il a été établi pour les troncs selon deux méthodes non destructives, soit sur des arbres marqués à 1,30 m pendant 3 à 8 années, soit par examen des cernes des 10 dernières années sur cylindres prélevés à la tarière de Pressler.

1° Cas des peuplements jeunes de gaulis. — L'accroissement annuel a été suivi sur trois surfaces homogènes totalisant 131 tiges au début des mesures sur 280 m². Les résultats, qui figurent dans le tableau VII, donnent pour les parties aériennes l'accroissement annuel de biomasse auquel on ajoute la production par les tiges et les branches qui sont mortes entre la première et la dernière année des mesures, soit 300 kg par ha et par an. Cette valeur représente 4,2 % de la biomasse aérienne. Le même rapport a été appliqué à la production souterraine.

2° Cas des peuplements d'age varié de la futaie. — On a établi les relations suivantes entre le taux moyen d'accroissement annuel de surface terrière et le diamètre à 130 cm :

Classes de diamètres à 130 cm, en cm :	Augmentation annuelle de surface terrière, en % :
2,6 — 7,5	6,6
7,6 — 17,5	4,4
17,6 — 27,5	3,27
27,6 — 37,5	2,2
37,6 — 47,5	1,53
47,6 — 67,5	1,1
> 67,5	0,85

Ces valeurs appliquées à 5 placettes de 0,25 ha et 2 de 600 m² dont la surface terrière était comprise entre 31 et 34 m²/ha ont fourni des résultats très semblables représentant un taux d'accroissement moyen de 1,27 %. La production ligneuse aérienne a été évaluée par l'augmentation correspondante de biomasse à laquelle nous avons ajouté la chute annuelle de branches considérée comme équivalente à sa production, qui est de 1 060 kg/ha par an. Cette dernière valeur est sans doute quelque peu sous-estimée. Par contre, la sous-estimation résultant de la mortalité des arbres au cours des années de mesure était négligeable dans les placettes étudiées.
La production des racines a été estimée en appliquant à leur biomasse le rapport de 2 % établi pour les parties aériennes.

b) **Production des strates herbacée et arbustive.** — Absente des peuplements jeunes de hêtres, la strate herbacée devient abondante dans les futaies de Fagetalia où seule la production aérienne a été mesurée, en l'absence de données sur la durée de vie moyenne des parties souterraines.

Dans les futaies du Gros-Fouteau, où sont représentés seulement la hêtraie intermédiaire et le Quercetalia robori-petraeae, les fourrés de houx, qui couvrent 10 % de la surface, ont une production de 400 kg par hectare de la parcelle, se répartissant en 100 kg pour les feuilles et 300 kg pour les tiges et les branches.

IV. — CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES*

Les cycles biogéochimiques des éléments nutritifs à l'intérieur d'un écosystème sont caractérisés par des phases d'immobilisation temporaire dans des sites de stockage et par des phases de circulation ou flux entre ceux-ci. Ces cycles internes à l'écosystème sont ouverts sur l'extérieur par des flux entrants et sortants. La possibilité de décomposer les cycles en plusieurs phases a conduit à en tenter la modélisation selon le principe des modèles à compartiments. La figure III.7 propose un modèle simple qui n'a d'autre but que de clarifier les données développées dans ce chapitre.

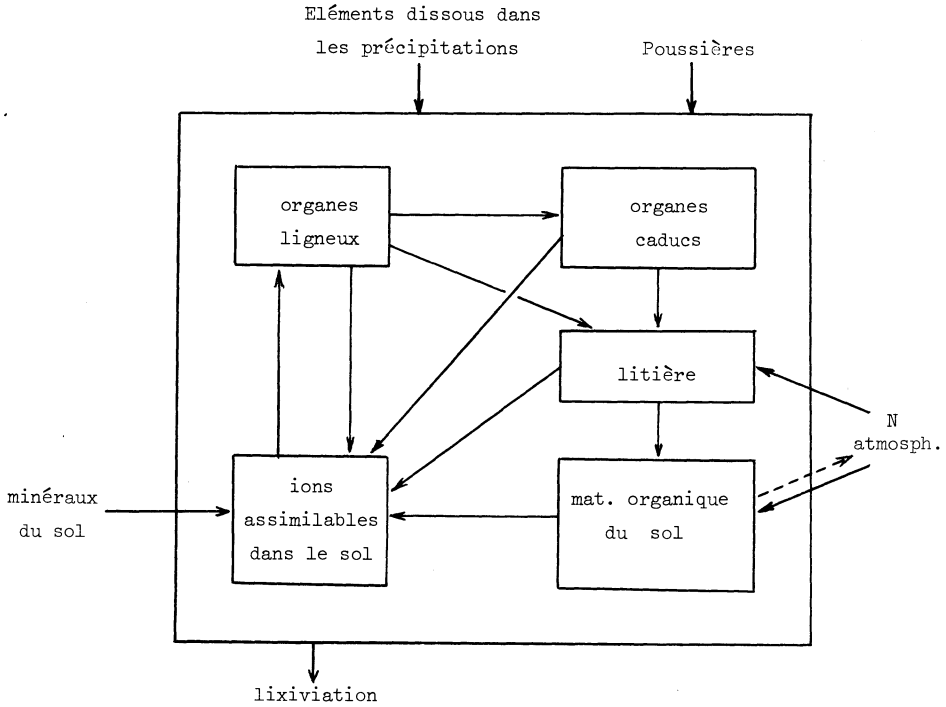

FIG. III.7. — *Modèle des cycles d'éléments minéraux dans la hêtraie.*

1° Stocks des macroéléments dans la biomasse végétale

(Tableau VIII)

L'immobilisation dans les parties ligneuses aériennes a été établie à partir des biomasses et de leur teneur en éléments dosée sur des sciures de tronçonnement de l'ensemble du bois et de l'écorce. L'immobilisation dans les racines des arbres a

* G. LEMÉE, Écologie végétale, Université de Paris-Sud, Orsay.

été évaluée en faisant l'hypothèse d'une teneur identique à celle des parties aériennes.

L'accumulation transitoire dans les organes caducs a été établie à partir des biomasses et des dosages d'éléments dans les différents organes des espèces dominantes (G. Lemée et N. Bichaut, 1971).

L'évolution du stade jeune de gaulis à celui de la futaie est marquée par une augmentation de la « minéralomasse », mais dans des proportions différentes suivant les éléments entre la futaie du *Fagetalia* et le gaulis ; les rapports sont :

N	P	K	Ca	Mg
2,66	1,8	6,1	4,9	4,4

Tableau VIII. — STOCKS DES MACROÉLÉMENTS DANS LA BIOMASSE VÉGÉTALE

	C	*N*	*P*	*K*	*Ca*	*Mg*
	t/ha	*kg/ha*				
GAULIS :						
troncs et branches	32,5	426	14,9	60	263	39
racines	6,5	84	3,6	14	63	9
feuilles+écailles	1,9	53	1,7	42,8	48	9,1
total :	40,9	563	20,2	116,8	374	57,1
FUTAIE :						
• *Strates arborescentes :*						
troncs et branches	132	1 217	28	414	1 514	203
racines	22	220	6	75	284	42
feuilles+écailles	1,6	35	1,3	31	40	6,5
• *Strate arbustive (fourrés de houx) :* hêtraie intermédiaire et du Quercetalia r.-p.*	2,7	71	3,6	89	67	14
• *Strate herbacée :*						
hêtraie du Fagetalia	1,1	38	1,4	12,6	18,2	3,8
hêtraie intermédiaire	0,6	22	0,9	7,2	9,1	1,7

* Parcelle du Gros-Fouteau.

2° *Stocks de macroéléments dans la litière et le sol*

(Tableau IX)

Dans la litière totale (L + F), le pool d'éléments nutritifs subit les variations saisonnières liées à celles de la matière organique (voir le tableau VI) et à leur libération plus ou moins rapide par celle-ci.

L'établissement du stock d'éléments disponibles dans le sol pose un problème délicat en raison des difficultés à définir les degrés de disponibilité des ions nutritifs

pour les plantes. On a retenu sur le tableau IX les éléments présents sous forme échangeable pour les cations, sous forme organique et échangeable pour N et P.

Tableau IX. — STOCKS DES MACROÉLÉMENTS DANS LA LITIÈRE ET LE SOL

	C	*N*	*P*	*K*	*Ca*	*Mg*
	t/ha	*kg/ha*				
Litière :						
Gaulis, avant chute automnale	3,5	131	5,2	44,2	111	22,3
après chute automnale	5,25	184	6,9	89	160	31,4
Futaie, avant chute automnale	3	147	5	46,4	110	15
après chute automnale	4,9	194	6,6	93	154	22
Sol :						
Horizon humifère :						
mull du Fagetalia (hor. A_1)	18	1 330	30	560	2 940	270
moder du Quercetalia r.-p. (hor. $H + A_1$)	26	1 630	28	300	1 590	260
Horizons minéraux :						
sol lessivé du Fagetalia	–	6 150	255	422	792	70
sol podzólique du Quercetalia . . .	–	10 080	290	356	1 085	58
Total :						
sol lessivé du Fagetalia	–	7 480	292	982	3 730	340
sol podzolique du Quercetalia. . . .	–	11 710	317	656	2 675	318

3° Entrées dans le système

(Tableau X)

Les apports par les précipitations ont fait l'objet de mesures au cours de 3 années consécutives (G. Lemée, 1974). Il est possible par ailleurs qu'une fixation d'azote atmosphérique existe dans la litière en décomposition, où l'on observe un enrichissement absolu en cet élément compris entre 3 et 10 kg par ha et par an (G. Lemée et N. Bichaut, 1973). Quant à la décomposition de minéraux, elle est négligeable dans le sol même, constitué par un sable siliceux, mais importante au niveau du substrat calcaire meuble, profond de 40 cm à 2 m, au sein duquel pénètrent les racines des arbres.

Tableau X. — APPORTS ANNUELS AU SOL DES MACROÉLÉMENTS DE DIVERSES ORIGINES

	C	*N*	*P*	*K*	*Ca*	*Mg*
	t/ha	*kg/ha*				
Entrées par précipitations	–	9,8	0,12	2,4	9	2,9
Gaulis :						
Égouttement . . .	–	4,4	tr.	9	6,3	3,3
Litière : feuilles + écailles	1,75	53	1,7	42,8	48	9,1
bois mort	0,3	9,3	0,34	0,63	9,5	0,7
Flux total au sol .	–	76,5	2,16	54,8	72,8	16
Futaie :						
Égouttement . . .	–	4,7	0,14	14,9	9,2	3,26
Litière : feuilles + écailles	1,48	35,2	1,3	31	40,3	6,5
organes reproducteurs (1)	0,23	11,6	0,27	2,5	3,15	0,64
bois mort	0,5	7	0,57	0,5	7,2	0,53
Strate herbacée + houx :						
hêtraie du Fagetalia	0,27	11,3	0,64	6,8	3,9	0,67
hêtraie intermédiaire	0,2	7,6	0,3	4,4	3	0,47
hêtraie du Quercetalia r.-p.	0,05	1,2	0,05	0,9	1,35	0,43
Flux total au sol .	–	69,5 à 79,6	2,45 à 3,04	49,8 à 55,7	70,2 à 72,7	13,9 à 14,5

1. Les quantités apportées par année fertile ont été divisées par 2,5 pour tenir compte de la proportion de ces années.

4° Restitution au sol par la végétation

(Tableau X)

a) **Pluviolessivage.** — L'enrichissement des précipitations en éléments après traversée de la strate arborescente a été mesuré pour la fraction qui constitue l'égouttement, non pour celle qui s'écoule sur les troncs. Le pluviolessivage augmente sensiblement avec l'âge du peuplement, tout en restant dans l'ordre suivant : K > Ca > N minéral > Mg > P.

b) **Retour par les litières.** — Il est quantitativement plus important que le pluviolessivage, et dans un ordre différent : Ca > N > K > Mg > P.

Le flux de ces éléments entre la litière et le sol a été établi, comme la décomposition de la matière organique, sur des échantillons enfermés dans des sacs en filet de nylon (Lemée et Bichaut, 1973). Le classement selon la vitesse de libération par rapport aux quantités initiales est le suivant : K > Mg > Ca > P > N.

En ce qui concerne l'azote, une augmentation en valeur absolue a été observée, représentant 3 kg/ha sur le mull du Fagetalia et 12 sur le moder du Quercetalia robori-petraeae. Cet enrichissement, dont l'origine est encore énigmatique, a été également observé par Gilbert et Bocock (1960) sur la litière de chêne et par J. M. Anderson (1973) sur celle de hêtre.

La strate herbacée dans la futaie du Fagetalia, les fourrés de houx dans les futaies intermédiaires et du Quercetalia, contribuent de façon non négligeable, particulièrement en ce qui concerne le potassium, aux flux entre la biomasse aérienne et le sol. Rapportés aux apports par la litière totale des arbres, ils sont les suivants :

		N	P	K	Ca	Mg
Futaie herbeuse du Fagetalia	:	21 %	30 %	79 %	8 %	9 %
Futaie du Quercetalia r.-p. (sous fourrés de houx)	:	22	23	100	25	56

La part des racines mortes annuellement demeure inconnue.

5° *Minéralisation de l'azote*

Le processus a été étudié sur la litière de feuilles et sur l'humus par une méthode d'incubation *in situ* sans remaniement du matériel, au moyen de boîtes protégeant l'azote minéralisé contre les sorties par entraînement pluvial ou par absorption racinaire (G. Lemée, 1967). Cette minéralisation nette ne représente qu'une faible partie de l'azote total, comme le montre le tableau XI les futaies du Fagetalia et du Quercetalia robori-petraeae. Elle est dans ces deux stations équivalente aux apports par la litière de feuilles. La plus grande quantité d'azote minéralisé dans la litière en décomposition, F, sur moder que sur mull peut être en relation avec son plus grand enrichissement absolu en cet élément.

Tableau XI. — MINÉRALISATION NETTE ANNUELLE DE L'AZOTE DANS LA LITIÈRE DE FEUILLES DES ARBRES ET DANS L'HUMUS SOUS FUTAIE

	SOL LESSIVÉ		*SOL PODZOLIQUE*	
	% de N total	*kg/ha*	*% de N total*	*kg/ha*
Litière de l'année, L	2,6	0,8	2,8	0,84
Litière des années antérieures, F	3,2	3,8	5,4	5,4
Humus, $H + A_1$	5,1	67,7	3,4	54
Total :	4,85	72	3,3	60

6° *Evaluation de l'absorption annuelle par la végétation arborescente*

L'absorption a été évaluée par la somme des éléments retenus dans la biomasse ligneuse et des éléments restitués par les organes caducs (pluviolessivage + litière). Le tableau XII montre que les quantités recyclées dans l'année sont, selon les éléments, de 3 (pour N) à 13 fois (pour K) plus élevées que les quantités retenues dans la biomasse. La comparaison entre les gaulis de 25 à 30 ans et les futaies d'âge moyen d'environ 100 à 150 ans montre une absorption annuelle par unité de surface augmen-

tant avec l'âge du peuplement pour le potassium et le calcium, demeurant équivalente pour le magnésium et le phosphore, mais diminuant pour l'azote. En fait, le développement d'une importante strate herbacée ou de fourrés de houx au stade de futaie augmente sensiblement la masse d'éléments minéraux en circulation par rapport aux stades jeunes.

Tableau XII. — ÉVALUATION DE L'ABSORPTION ANNUELLE D'ÉLÉMENTS MINÉRAUX PAR LE PEUPLEMENT DE HÊTRES, EN KG/HA

	N	*P*	*K*	*Ca*	*Mg*
Gaulis :					
absorption	94,3	2,97	56,3	81	15,6
rétention	27,6	0,97	3,9	17	2,5
restitution	66,7	2	52,4	64	13,1
Futaie :					
absorption	81,8	2,84	56,8	89,7	14,8
rétention	23,3	0,56	7,9	28,9	3,9
restitution	58,5	2,28	48,9	60,8	10,9

7° Conclusions sur la répartition et la circulation des éléments nutritifs majeurs dans l'écosystème

La figure III.8 donne des schémas, inspirés de ceux de B. Nihlgard (1972), du cycle biologique quantitatif de trois éléments dans le peuplement ligneux au stade de futaie du Fagetalia. Ils montrent l'importance de la réserve du sol comparativement aux stocks engagés dans le cycle biologique. On remarque également que, pour N, K et Ca, la somme des apports annuels au sol est inférieure à la quantité absorbée dans le même temps par les arbres, dont la biomasse ligneuse est en augmentation. Il en est de même de P et Mg. Cette différence est d'environ 13 kg/ha pour N, 1 kg pour P, 5,5 kg pour K, 20 kg pour Ca, 1 kg pour Mg. Au stade de gaulis, l'excès de l'absorption annuelle sur les apports à la surface du sol est de 18 kg/ha pour N, valeur plus élevée qu'au stade de futaie, mais de moins de 1 kg pour P, 1,5 kg pour K, 8 kg pour Ca, alors qu'il est nul pour Mg. Bien que ces valeurs soient surestimées du fait que le pluviolessivage par écoulement sur les troncs n'a pas été mesuré, il en ressort un excès notable de l'absorption de l'azote et du calcium sur les apports mesurés, excès qui peut être compensé par une fixation d'azote atmosphérique et par la dissolution de carbonate de calcium du calcaire de Beauce, dans lequel pénètrent les racines du hêtre.

Quant à la vitesse de circulation dans le cycle biologique, mesurée par le rapport des quantités entrant annuellement dans la biomasse (ou en sortant) aux quantités stockées dans celle-ci, elle est la plus grande pour le potassium et la plus faible pour le calcium.

Au cycle empruntant la strate arborescente s'ajoute, dans le stade de futaie, le cycle de la strate herbacée pour le Fagetalia, du peuplement arbustif de houx pour le Quercetalia, qui montrent également une circulation importante du potassium, faible du calcium, intermédiaire pour les autres éléments.

Les cycles biogéochimiques des hêtraies d'Europe montrent entre elles des différences importantes liées à l'âge du peuplement, mais surtout à la nature du sol.

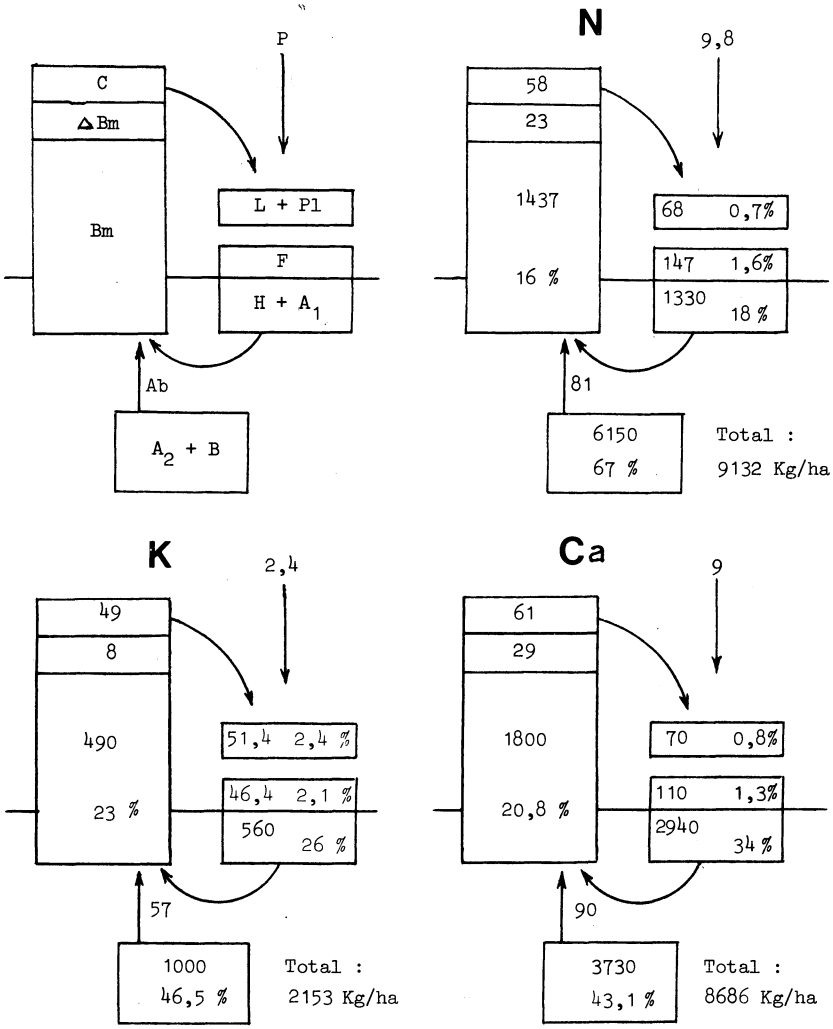

FIG. III.8. — *Stocks et flux annuels de quelques macroéléments dans la futaie du Fagetalia sur sol lessivé, en kg/ha.*

Bm	: biomasse ligneuse	H + A_1	: horizon humifère (mull)
ΔBm	: production ligneuse	A_2 + B	: horizons minéraux (N total, K et Ca éch.)
C	: organes caducs + branches	Ab	: absorption annuelle
L + Pl	: litière + pluviolessivage annuels	P	: entrée par précipitations
F	: litière des années antérieures		

La hêtraie de Fontainebleau occupe une situation moyenne, entre des peuplements de haute fertilité comme ceux étudiés par Ehwald (1957) en Allemagne fédérale ou la hêtraie à *Mercurialis perennis* étudiée par F. Andersson (1973) en Suède méridionale, et des peuplements de production médiocre comme une hêtraie à *Deschampsia flexuosa* également en Suède méridionale.

V. — PEUPLEMENT ANIMAL ET PRODUCTION SECONDAIRE

Des inventaires et des approches quantitatives ont été réalisés sur des groupes qui ont généralement une importance particulière dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers et pour lesquels des spécialistes ont pu apporter leur collaboration. Ce sont les Micromammifères, les Oiseaux, les Microarthropodes du sol et les Lumbriciens.

Les lacunes les plus importantes de cette étude concernent les grands Mammifères et les Insectes. Les réserves biologiques sont en effet fréquentées par le gros gibier, particulièrement chevreuils et sangliers ; si les premiers ne font que de légers dégâts à la végétation ligneuse par l'abroutement des charmes et des hêtres dans quelques clairières ainsi que des écorces des frênes et des houx, les sangliers, en labourant l'horizon humifère et en brassant la litière sur des surfaces parfois importantes, jouent un rôle écologique non négligeable. Les insectes occupent de très nombreuses niches écologiques ; si l'action des défoliateurs est restée négligeable pendant les six années d'études, celle des xylophages est particulièrement importante en raison de l'abondance des bois morts.

*1° Micromammifères**

Les recensements ont été faits par des méthodes d'échantillonnage relatif dont les résultats sont ensuite comparés à ceux de recensements absolus. Des lignes de pièges ont été posées périodiquement depuis juillet 1968, selon une méthode décrite par ailleurs (Le Louarn *et al.* 1969), dans les parcelles de la Tillaie et du Gros Fouteau, ainsi que dans les parcelles voisines avant leur exploitation récente. Trois espèces de rongeurs et trois espèces de musaraignes ont été piégées. Certaines sont très rares, telles la Crocidure pygmée (*Crocidura suaveolens*) et le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*). Les deux autres musaraignes, *Crocidura leucodon*, et surtout *Sorex araneus*, sont plus répandues. La faune de Micromammifères est en majorité représentée par le Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) et le Mulot (*Apodemus* sp.) ; ce sont ces deux espèces qui fourniront le sujet de l'étude suivante.

a) **Démographie.** — La figure III.9 donne une image de la dynamique de population des deux espèces principales de 1968 à 1973. Les densités varient beaucoup : de plus de 200/10 ha à d'autres si faibles que les résultats des piégeages sont nuls.

L'examen du tractus génital des captures montre qu'il n'y a pas de véritable cycle annuel : ainsi en automne 1968 et 1970 la prolongation de la saison de reproduction a amené de fortes densités durant les mois de janvier et février suivants. Durant l'année 1970 la reproduction a d'ailleurs été continue. La liaison avec les faînées sera étudiée plus loin. On doit signaler pourtant que l'augmentation de population débute avant la chute des semences.

b) **Distribution dans les microbiotopes.** — Lors des piégeages périodiquement effectués, on a soigneusement noté, outre l'emplacement précis des pièges, la nature de la végétation herbacée et ligneuse basse traversée par la ligne. Dans une première

* F. Spitz et H. Le Louarn, laboratoire des Petits Vertébrés, CNRS, Jouy-en-Josas.

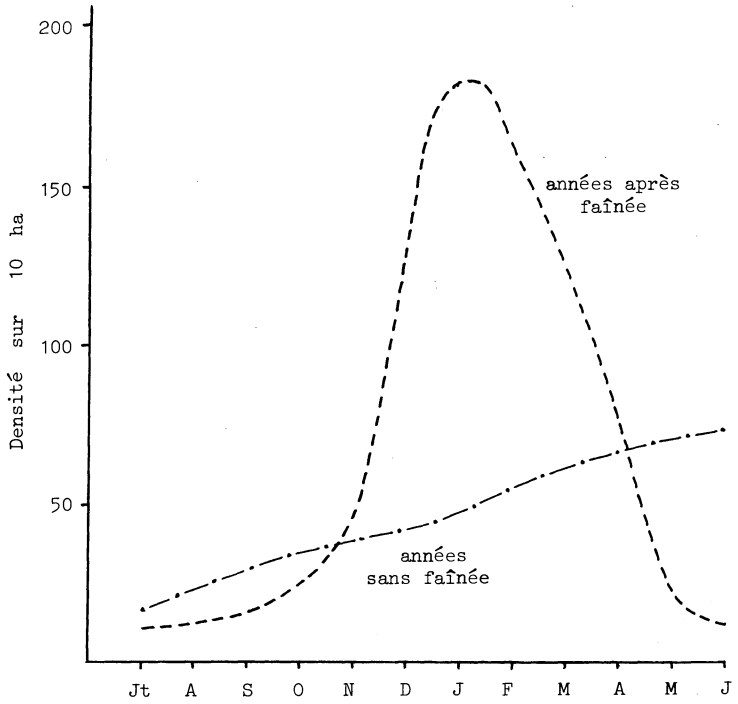

FIG. III.9. — *Dynamique comparée de la population de mulots dans la réserve biologique de la Tillaie après une année avec faînée et sans faînée.*

analyse des résultats, on a calculé pour chaque espèce de Micromammifère et pour chaque biotope, l'indice suivant :

$$I = \frac{N}{L \times T} \; 10^5$$

L : longueur de ligne, en mètres, traversant la combinaison végétale considérée ;
N : nombre de captures de l'espèce effectuées sur cette longueur ;
T : nombre total de captures de l'espèce effectuées dans l'ensemble des piégeages ;
10^5 : coefficient permettant de donner à l'indice une expression simple.

Les tableaux XIII et XIV résument la distribution de cet indice respectivement pour le Mulot et pour le Campagnol roussâtre. On y voit que le Mulot marque une nette préférence pour les ronciers et les bois morts au sol, surtout en présence de gaulis, tandis que le Campagnol roussâtre se rencontre surtout dans les zones à fougères, également les ronciers et chablis, mais que le gaulis n'affecte pas sa répartition sauf parmi les zones à fougères.

Une analyse factorielle des résultats de *piègeages effectués dans l'ensemble de la forêt* a permis une étude plus complète de la répartition, 75 variables du milieu ayant été prises en compte, ainsi que plusieurs niveaux de présence pour les animaux. Pour le *Campagnol roussâtre*, les éléments préférentiels, pour chaque strate considérée, sont une végétation herbacée éparse et des mousses abondantes, des arbustes et arbrisseaux constitués par des gaulis de feuillus divers (surtout du hêtre) et des ronces basses éparses, la strate dominante étant une chênaie fermée. Le type pédologique et floris-

Tableau XIII. — RÉPARTITION DES INDICES DE CAPTURE DU MULOT SUIVANT LA COMPOSITION VÉGÉTALE DU MILIEU PIÉGÉ
(les cases vides indiquent les combinaisons qui n'ont pas été rencontrées)

Strate arbustive / *Surface du sol*	*nulle*	*feuillus*	*houx*	*feuillus + houx*	*Indice moyen*
Litière nue, ou mousses	1,3	8,6	5,8	10,8	4,1
Hautes herbes	0,6				0,6
Herbes basses	1,9				1,9
Fougère-aigle	1,4	0	13,3		1,5
Ronces	3,1				
Bois morts	4,4	17,9	26		8,7
Indice moyen	1,7	9,4	7,2	10,8	

Tableau XIV. — RÉPARTITION DES INDICES DE CAPTURE DU CAMPAGNOL ROUSSATRE SUIVANT LA COMPOSITION VÉGÉTALE DU MILIEU PIÉGÉ
(les cases vides indiquent les combinaisons qui n'ont pas été rencontrées)

Strate arbustive / *Surface du sol*	*nulle*	*feuillus*	*houx*	*feuillus + houx*	*Indice moyen*
Litière nue, ou mousses	1,1	2,1	0	0	1,3
Hautes herbes	2,1				2
Herbes basses	0				0
Fougère-aigle	6,7	19,3	0	0	7,5
Ronces	7,4				7,4
Bois morts	9,5	9,5	0		9,2
Indice moyen	3,6	4,7	0	0	

tique préféré correspond à la Chênaie acidiphile. Pour le Mulot : une végétation herbacée éparse ou du lierre, sans mousses, mais avec des troncs couchés et des souches, un gaulis fermé de feuillus (chêne ou charme) avec quelques ronces ou des plaques de *Ruscus aculeatus* ; le type pédologique et floristique préféré correspond à une hêtraie-

chênaie acidiphile ou une chênaie-charmaie. Ces divers types écologiques existent à la Tillaie, et les premiers piègeages effectués dans des biotopes sélectionnés ont permis de retrouver ces relations. La liaison est surtout nette en ce qui concerne le Campagnol roussâtre, le Mulot étant en fait très lié à la densité des arbustes.

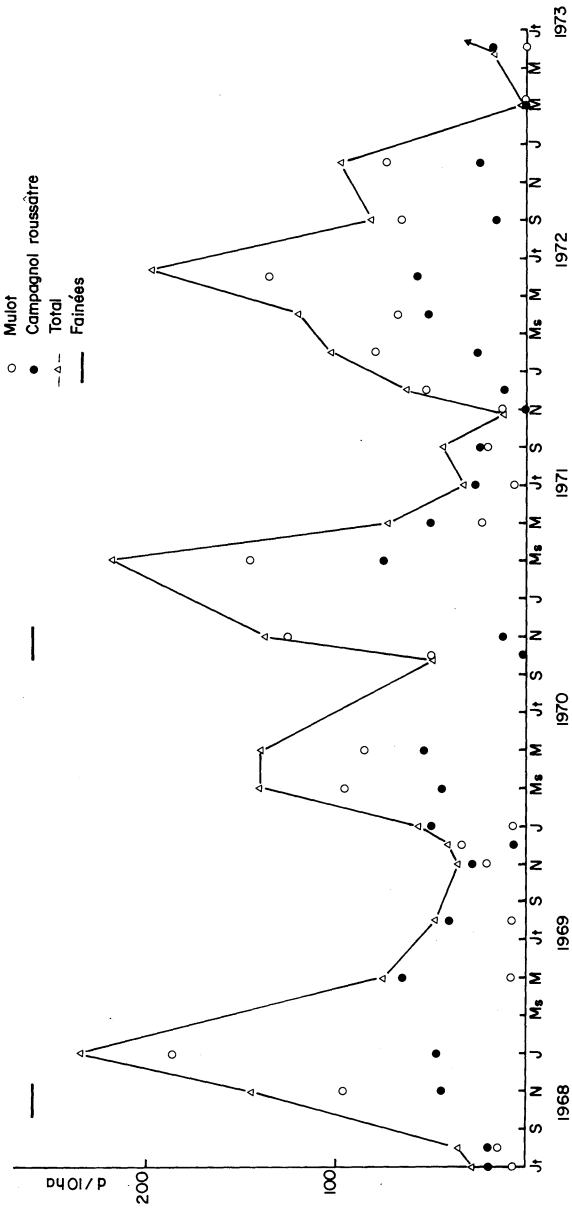

FIG. III.10. — *Dynamique des populations du mulot et du campagnol roussâtre : au cours d'années avec faînée et sans faînée.*

c) **Rôle dans la régénération.** — Lors des années de faînée, les densités de population des Micromammifères augmentent avant les chutes de semences, mais en octobre les densités sont toujours inférieures à 50 individus pour 10 ha. La figure III.10 montre la dynamique moyenne des populations de Mulots pour les années à faînes (1968, 1970) et pour les années sans faînes (1969, 1971, 1972).

L'augmentation de la population est due à la prolongation de la saison de reproduction : 50 et 66 % des individus étaient actifs les deux années de forte faînée. Il est probable qu'il s'agit là d'une action directe de l'abondance de nourriture. Watts (1970) et Fordham (1971) notent la même conséquence à la suite d'apport de nourriture supplémentaire sur le terrain[1]. En revanche, il n'a pas été observé de prolongation de la durée de vie des adultes durant l'hiver suivant. Les populations ont ensuite subi une forte baisse, à la suite de l'arrêt de la saison de reproduction, et sans doute aussi à cause d'une carence d'ordre nutritionnel. En effet, les comptages relatifs à la faînée de 1970 ont permis de montrer que la majorité des faînes disparues avant germination l'étaient dès la mi-novembre (Le Louarn et Schmitt, 1972).

A la suite de ces résultats, des enclos de protection de semences ont été mis en place. L'expérimentation a été effectuée dans la Tillaie, et des batteries d'enclos sont actuellement en place dans les parcelles de hêtres et de chênes en régénération. Quoique la disparition semble moins rapide (Vincent, comm. pers.), ces dispositifs confirment la part très importante des Rongeurs dans la disparition des semences.

2° *Oiseaux*

a) **Inventaire quantitatif.** — 1°) Les espèces a grand territoire individuel. — Un recensement des espèces à grand territoire individuel a été fait en 1969 par la méthode des plans quadrillés sur une surface de 430 ha de hêtraie relativement homogène englobant les réserves biologiques. Les résultats de ce recensement figurent dans le tableau XV. Les espèces arrivant tard en saison (tourterelle des bois, loriot) n'ont pas été recensées. Un deuxième recensement fait en 1970 confirme celui de 1969.

Tableau XV. — Résultat des recensements d'oiseaux à grand territoire individuel (printemps 1969)

		Nombre de couples par km²
Pigeon colombin	*Columba oenas*	4,5
Pigeon ramier	*Columba palumbus*	3,8
Coucou gris	*Cuculus canorus*	3,3
Pic vert	*Picus viridis*	5,1
Pic cendré	*Picus canus*	2,6
Pic noir	*Dryocopus martius*	0,4
Pic epeiche	*Dendrocopos major*	7,5
Pic epeichette	*Dendrocopos minor*	2,5
Pic mar	*Dendrocopos medius*	2,3
Torcol	*Jynx torquilla*	0,4
Merle noir	*Turdus merula*	12,5
Grive musicienne	*Turdus philomelos*	8,4
Geai	*Garrulus glandarius*	2,7

1. Déjà Pline l'Ancien rapportait dans son *Histoire naturelle* que « la faîne est très aimée des rats, et c'est pourquoi cet animal pullule où elle se trouve » (trad. J. André, 1962).

Tableau XVI. — COMPARAISON DES DENSITÉS ET DES BIOMASSES DE DEUX PEUPLEMENTS DE PICIDÉS EN HÊTRAIE ET EN CHÊNAIE

Espèce	*Poids individuel en g*	*Hêtraie de Fontainebleau*		*Chênaie de Citeaux*	
		N/km²	*Biomasse/km²*	*N/km²*	*Biomasse/km²*
Picus viridis	180	5,1	1 830	1,1	400
Picus canus	115	2,6	600	0,9	210
Dryocopus martius	300	0,4	240	0	0
Dendrocopos major	85	7,5	1 280	7,5	1 280
Dendrocopos minor	20	2,5	100	2,5	100
Dendrocopos medius	60	2,3	280	8,2	980
TOTAL		20,4	4 330	20,2	2 970

Le tableau XVI compare les nombres de couples et les biomasses d'adultes par km² des populations de *Picidés* de la parcelle étudiée et d'une vieille futaie de chênes en régénération de la forêt de Cîteaux (Côte-d'Or) (Ferry et Frochot, 1965). On voit que :

— l'abondance du genre *Picus* et sa biomasse sont près de quatre fois plus grandes en hêtraie qu'en chênaie ;

— *Dryocopus martius* n'est présent qu'en hêtraie ;

— *Dendrocopos medius* est près de quatre fois plus abondant en chênaie qu'en hêtraie ;

— *Dendrocopos major* et *D. minor* ont exactement les mêmes abondances dans ces deux milieux.

En outre la biomasse totale de Picidés apparaît plus élevée à Fontainebleau qu'à Citeaux.

Il semble donc que, comme pour les groupements végétaux, on puisse définir des espèces caractéristiques à divers niveaux : par exemple les deux *Picus* caractériseraient la hêtraie, *D. medius* la Chênaie, *D. major* et *D. minor* la futaie caducifoliée en général.

L'*alimentation* des Picidés a été étudiée au printemps 1970 sur une nichée de *Dryocopus martius* comportant trois jeunes. Pour 8 nourrissages répartis sur 8 matinées différentes entre le 19 et le 28 mai, on trouve environ 5 300 proies dont 1 845 larves et 3 047 imagos d'une fourmi probablement du genre *Lasius*. On compte par jour une douzaine de nourrissages qui peuvent donc apporter environ 7 000 fourmis, soit environ 150 000 pour la durée de l'élevage. La représentation des larves xylophages a été trouvée faible (6 larves de *Cerambyx cerdo* au total), mais il faudrait étudier l'alimentation des autres espèces de Picidés pour conclure sur ce point.

2°) LES ESPÈCES A PETIT TERRITOIRE INDIVIDUEL. — Le recensement des espèces à petit territoire individuel a été réalisé en 1970 sur la parcelle de la Tillaie. Le recensement a été effectué par la méthode du plan quadrillé pour les 23 ha centraux de la parcelle.

Au tableau XVII figurent les résultats de ce décompte. On notera l'abondance remarquable de 3 espèces (*Parus major*, *P. caeruleus*, *Trogoldytes*), représentées par plus de 14 couples par 10 ha chacune. Il s'agit toutefois d'espèces s'alimentant à des niveaux différents dans la forêt. Il nous a donc paru intéressant de comparer les biomasses d'adultes de chaque espèce en les classant par niche alimentaire. Les données

ainsi classées pour les insectivores stricts figurent sur le tableau XVIII et en regard sont portées les données analogues recueillies par Ferry et Frochot (1968) dans la parcelle 27 de la forêt de Citeaux (Côte-d'Or) et par Le Louarn (1970) en forêt de Rambouillet. On peut ainsi comparer une hêtraie naturelle (la Tillaie), une vieille chênaie pédonculée en régénération (Citeaux) et une chênaie sessiflore dense de 80 ans (Rambouillet).

Tableau XVII. — RÉSULTAT DES RECENSEMENTS D'OISEAUX A PETIT TERRITOIRE

		Nombre de couples par 10 ha
Mésange charbonnière	*Parus major*	14,5
Mésange noire	*Parus ater*	0,5
Mésange bleue	*Parus caeruleus*	14,1
Mésange nonette	*Parus palustris*	3,7
Mésange à longue queue	*Aegisthalos caudatus*	0,5
Sittelle	*Sitta europaea*	4,1
Grimpereau brachydactyle	*Certhia brachydactyla*	2,5
Troglodyte	*Troglodytes troglodytes*	14,5
Rouge gorge	*Erithacus rubecula*	9,2
Rouge-queue à front blanc	*Phoenicurus phoenicurus*	2,3
Fauvette à tête noire	*Sylvia atricapilla*	4,2
Pouillot véloce	*Phylloscopus collybita*	7,4
Pouillot siffleur	*Phylloscopus sibilatrix*	6,1
Roitelet triple bandeau	*Regulus ignicapillus*	1,8
Gobemouche noir	*Ficedula hypoleuca*	2,8
Accenteur mouchet	*Prunella modularis*	2,2
Pipit des arbres	*Anthus trivialis*	(1,5)*
Gros-bec	*Coccotraustes coccotraustes*	(1,5)
Pinson	*Fringilla coelebs*	4,4
Bouvreuil	*Pyrrhula pyrrhula*	(2)
		99,8

*Les nombres entre parenthèses sont des valeurs approximatives.

Le sol dégagé couvrant une plus grande surface à la Tillaie, il est naturel que la biomasse d'oiseaux qui lui est inféodée soit plus grande qu'à Citeaux. La pauvreté du peuplement de cette niche à Rambouillet est sans doute due à des caractères du sol. De même la masse considérable de *branches ou arbres tombés* dans la Tillaie peut expliquer la biomasse très importante de Troglodytes.

La *végétation basse* (hautes herbes et arbustes) est nettement plus importante à Citeaux que dans les deux autres milieux et cela correspond à une diversité et à une biomasse plus grandes des oiseaux correspondants. On notera la remarquable similitude des biomasses d'oiseaux s'alimentant sur les *troncs et branches*. Les quatre dernières niches montrent des richesses assez nettement plus grandes à la Tillaie qu'à Citeaux et à Rambouillet, ce qui correspond à une structure verticale et latérale plus diversifiée.

En allant plus dans le détail, l'analyse est plus délicate. La balance Sitelle-Grimpereau est très variable dans nos trois exemples, ce qui pourrait s'expliquer par la dominance d'écorces lisses (favorables aux Sitelles) dans un cas, d'écorces crevassées (favorables aux Grimpereaux) dans les deux autres.

Tableau XVIII. — COMPARAISON DES BIOMASSES DES PEUPLEMENTS DE PETITS PASSEREAUX DANS TROIS FORÊTS

Niche alimentaire	*Espèces*	*Biomasses d'adultes en g*					
		Citeaux 27		*La Tillaie*		*Rambouillet*	
Sol dégagé	*Erithacus rubecula*	0	*212*	294	*360*	80	*102*
	Anthus trivialis	212		66		22	
Litière et bois mort au sol	*Troglodytes troglodytes*		*54*		*261*		*72*
Végétation basse	*Sylvia borin*	53	*312*	0	*252*	0	*24*
	Sylvia atricapilla	128		168		24	
	Sylvia communis	123		0		0	
	Prunella modularis	8		84		0	
Troncs et branches	*Bitta europaea*	118	*223*	180	*223*	158	*209*
	Certhia brachydactyla	105		43		51	
Rameaux	*Parus major*	155	*439*	522	*914*	144	*327*
	Parus caerulaeus	285		310		128	
	Parus palustris	59		82		55	
Frondaisons basses	*Phylloscopus sibilatrix*	0		122	*122*	32	*48*
	Phylloscopus trochilus	0		0		16	
Frondaisons hautes	*Phylloscopus collybita*	90	*90*	111	*129*	21	*21*
	Regulus ignicapillus	0		18		0	
	Phoenicurus phoenicurus	99	*99*	69	*142*	15	*54*
	Ficedula hypoleuca	0		73		13	
	Muscicapa striata	0		?		26	

Comme pour les Picidés, la valeur de biomasses la plus constante (Sitelle + Grimpereau) caractérise sans doute la forêt caducifoliée en général.

b) **Ecologie du peuplement avien de la Tillaie.** — Un traitement par l'analyse factorielle des correspondances a été effectué en considérant la fréquence de chaque espèce de passereau dans chaque maille du quadrillage de 40 m × 40 m de la parcelle et en affectant une description sommaire du milieu végétal à chaque maille.

L'axe de variation le plus important est le gradient floristico-pédologique (depuis *Quercetalia-podzols* jusqu'à *Fagetalia-sols lessivés*) et l'axe secondaire concerne l'état du boisement, principalement la densité des ligneux bas. La répartition des points « Oiseaux » est très spectaculaire : en effet 15 espèces sur les 18 étudiées forment un nuage dense centré sur l'origine des axes, au niveau des peuplements fermés. Ce nuage est allongé seulement sur le 2e axe, selon la liaison des espèces avec les diverses densités des ligneux bas (gaulis). Seules trois espèces échappent à ce schéma : le Gobemouche noir s'écarte vers les variables « Fagetalia » et « clairière à Brachypode », le Grimpereau brachydactyle vers les variables « podzols », « clairière à Fougère » et « Quercetalia », le Pipit des arbres vers les variables « sols podzoliques » et « absence de gaulis ».

On arrive donc à la conclusion que la forêt climacique de la Tillaie est habitée par une avifaune extrêmement homogène et caractéristique, où plus de 80 % des es-

pèces ont leur optimum dans l'habitat « moyen » formé par cette parcelle, et où moins de 20 % sont plus attirées par des caractères écologiques extrêmes ou marginaux.

Ce peuplement est par ailleurs riche en espèces (33 en comptant les *Picidae* et *Colombidae*) et abondant (plus de 100 couples par 10 ha) ; il représente une biomasse de consommateurs très diversifiée : sur un total de 2 400 g de passereaux entomophages par 10 ha, aucune des 8 strates alimentaires qui ont été définies n'est occupée par moins de 100 g.

Ces résultats confirment ceux qui ont déjà été publiés sur la diversification et l'enrichissement des peuplements aviens au fur et à mesure du vieillissement d'une forêt (Frochot 1971), mais ils présentent l'intérêt de concerner un peuplement naturel, pour la première fois en Europe occidentale.

3° Microarthropodes édaphiques : composition et distribution spatiotemporelle (*)

1. Méthodes et techniques. — *a*) **La placette.** — On a choisi, pour l'étude des Microarthropodes édaphiques, une placette de 650 m^2 dont le sol est uniformément lessivé, avec humus du type mull-moder ; la couverture végétale est un gaulis de hêtres de 20 à 30 ans sans végétaux herbacés.

b) **L'échantillon de sol.** — Bien que l'étude ait duré au total 32 mois (03.05.1971 - 10.12.1973), l'état d'avancement du dépouillement des Microarthropodes extraits ne permet actuellement de fournir de résultats complets que pour les 12 premiers mois. L'intervalle entre les prélèvements est approximativement de 30 jours, avec huit répétitions, et la stratification est à quatre niveaux :

L — *litière de feuilles de hêtre tombées au cours des 12 mois précédents* ;
F — *litière sous-jacente à L* ;
A_s — *horizon humifère, partie superficielle (0-3 cm)* ;
A_i — *horizon humifère, partie inférieure (3-6 cm).*

La pauvreté de la faune des niveaux plus profonds (6 à 18 cm), prélevés lors d'un échantillonnage préliminaire, conduit à négliger ces niveaux dans l'échantillon définitif. La surface de chaque prélevat est de 20 cm^2 ; son poids sec a été établi à 105° C.

c) **Extraction et dépouillement des prélèvements.** — L'extraction des animaux a été réalisée dans une batterie de sélecteurs « haut gradient ». Après tri du matériel recueilli en groupes taxonomiques majeurs, certains d'entre eux, comme les Gamasides non Uropodes (GAMNUs) et les Acariens Oribates, ont fait l'objet d'un recensement plus ou moins exhaustif (taxonomique, démographique et, pour les GAMNUs, également pondéral). Nous avons utilisé essentiellement ici les données d'abondance, calculées à partir des comptages par prélevat, c'est-à-dire le nombre d'individus par 20 cm^2 de substrat.

2. Résultats. — *a*) **Caractères mésologiques importants de la placette.** — Quelques facteurs locaux semblent avoir une incidence directe sur la vie des organismes édaphiques étudiés : la pluviosité, la température dans le sol et l'épaisseur de la litière (fig. III.11).

---

*J. Cancela da fonseca et L. Meziane (Laboratoire de zoologie de l'E.N.S., de Paris).

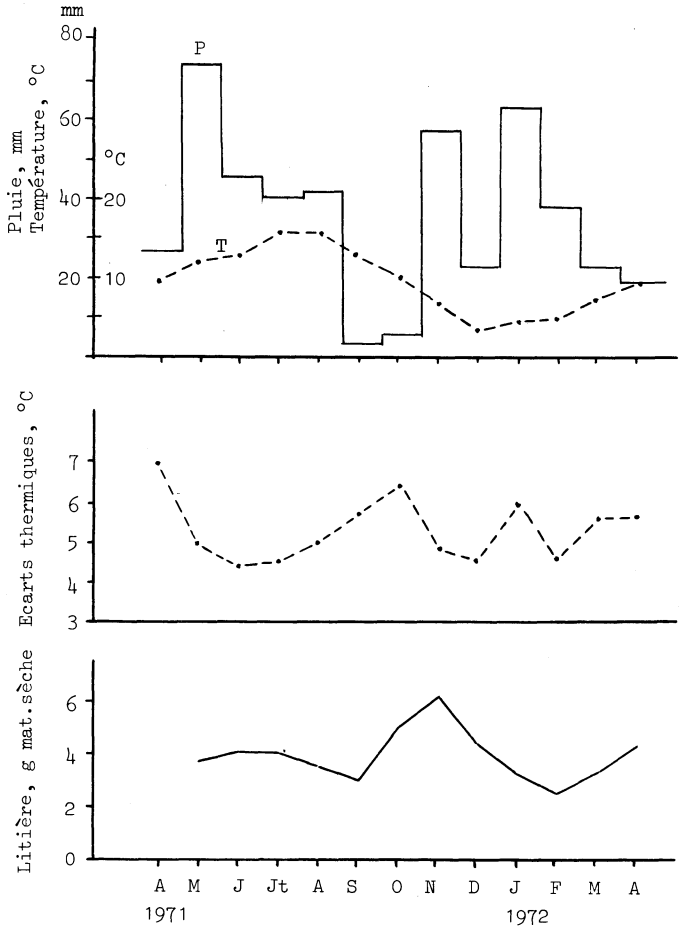

FIG. III.11. — *Évolution mensuelle des précipitations P, de la température moyenne T à 1 cm dans l'humus, des écarts thermiques maximaux et du poids sec moyen de litière récoltée (L + F).*

Le plus important événement pédoclimatique est le sévère déficit hydrique de septembre-octobre 1971, accompagné de températures supérieures à la moyenne et d'écarts thermiques importants.

La quantité de litière est un facteur d'atténuation des actions pédoclimatiques ; la valeur minimale observée en septembre 1971 a au contraire accru le « stress » hydrothermique.

En combinant l'action de ces trois facteurs (eau-température-litière), il apparaît que les mois de mai, juin, juillet et novembre 1971 sont favorables à la vie des Microarthropodes et les mois de septembre et octobre 1971 et janvier, février et mars 1972, défavorables.

b) **Effectifs globaux et évolution saisonnière et spatiale du peuplement.** — 1°) ACARIENS ET COLLEMBOLES TOTAUX. — Le nombre moyen d'individus est, pour les 12 mois d'observations, de l'ordre de 50 500/m^2 (tabl. XIX).

Tableau XIX. — MICROARTHROPODES : NOMBRE MOYEN PAR m² ET PAR MOIS DES PRINCIPAUX GROUPES TAXONOMIQUES ET DE L'ENSEMBLE.

	COLLEMBOLES	*ORIBATES*	*« GAMNUs »*	*UROPODES*	*ACARIENS Divers*	*TOTAL*
1971						
Mai	20 400	14 100	4 000	2 900	8 000	49 400
Juin	15 300	18 200	4 600	7 200	6 800	52 100
Juillet	15 000	12 300	4 000	3 900	2 400	37 600
Août	17 100	10 400	5 200	3 900	1 300	37 900
Septembre	15 400	10 100	10 100	3 100	1 000	39 700
Octobre	7 800	3 900	4 500	1 100	1 200	18 500
Novembre	25 000	27 200	11 800	3 500	8 100	75 600
Décembre	18 500	12 700	9 000	3 800	5 900	49 900
1972						
Janvier	21 700	23 000	5 200	3 800	10 500	64 200
Février	14 300	16 100	5 100	2 300	8 900	46 700
Mars	17 800	24 800	4 900	3 100	14 600	65 200
Avril	20 900	24 500	5 700	1 600	16 200	68 900
MOYENNE ANNUELLE	17 450	16 450	6 200	3 350	7 100	50 500

Pendant les mois chauds (mai à septembre 1971), les densités sont en moyenne plus faibles (43 300 individus/m²) que pendant les mois froids (novembre 1971 à avril 1972 : 61 800 individus/m²). En octobre 1971 l'abondance apparente tombe à environ 18 000 individus/m². Cette décroissance brutale ne tient pas à une mortalité massive, puisque le niveau remonte en quatre semaines et que l'abondance maximale de l'année a même été observé en novembre 1971, valeur inexplicable par la seule production en 4 semaines de nouveaux individus. Sans doute les deux mois de « stress » très sévère (septembre et octobre) ont-ils écarté la majorité des Microarthropodes du champ de prélèvement, soit par la fuite vers des refuges édaphiques indéterminés, soit par induction d'un conditionnement qui modifierait la réponse des animaux aux stimuli des sélecteurs « haut-gradient ».

Même en négligeant cet épisode accidentel et en tenant compte du fait que les couches du sol plus profondes et plus pauvres (de 6 à 12 cm) n'ont pas été étudiées, l'abondance moyenne par unité de surface est remarquablement faible, parmi les valeurs minimales observées dans des sols forestiers de l'Europe tempérée, où elle varie de 50 000 à 300 000 individus/m² (Lebrun, 1971).

2°) COMPOSITION TAXONOMIQUE. — Les groupes dominants sont les Collemboles, les Oribates et les Gamasides (tabl. XIX et XX). Les autres groupes d'Acariformes présents ont été groupés sous la désignation d'« Acariens divers ». Parmi les Gamasides, les Uropodes ont été séparés des GAMNUs en raison des différences éthologiques, en particulier d'ordre trophique.

Les prédateurs — les GAMNUs et une partie des Acariens divers — sont environ quatre fois moins nombreux que les Microarthropodes se nourrissant de matériel végétal mort ou vif.

3°) ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DES EFFECTIFS (tableau XIX). — De tous les groupes, les « Acariens divers » sont les moins stables chronologiquement (coefficient de

variation égal à 72 %) ; cette évolution est principalement fonction de celle des Actinédides (litièricoles pionniers) dont la multiplication printanière est fortement marquée (mars-avril 1972, moyenne : 15 000 individus/m²).

En dépit de leur nombre restreint, les Uropodes sont peu stables dans le temps, avec un coefficient de variation (40 %) du même ordre que celui des GAMNUs et des Oribates ; la valeur minimale des effectifs au mois d'octobre contribue largement à ce résultat.

Les oscillations des GAMNUs sont aussi importantes (coefficient de variation = 43 %). Leur effectif moyen double pratiquement de septembre à décembre 1971, mis à part le mois d'octobre, où la valeur n'est pas très différente de la moyenne des autres mois.

Si les effectifs des Oribates sont également sujets à de fortes oscillations (coefficient de variation = 44 %), ceux des Collemboles sont en revanche les plus stables (coefficient de variation = 25 %). Bien que ces deux groupes soient plus abondants dans les mois froids que dans les mois chauds, les Oribates ont tendance à dominer sur les Collemboles en saison froide, tandis qu'en saison chaude cette tendance est inversée.

4°) DISTRIBUTION VERTICALE (tableau XX). — La litière renferme en moyenne annuelle les 2/3 de l'effectif total. Cette asymétrie verticale est encore plus forte du point de vue pondéral qu'il n'apparaît au vu des nombres, puisque la proportion d'individus lourds est supérieure dans la litière : un *Pergamasus* litièricole adulte pèse ainsi 70 fois plus qu'un *Rhodacarus* terricole ; l'appauvrissement en biomasse est donc plus rapide dans les couches humifères.

Tableau XX. — DISTRIBUTION VERTICALE DES EFFECTIFS DES PRINCIPAUX GROUPES TAXONOMIQUES DE MICROARTHROPODES EXPRIMÉE EN NOMBRE PAR M² ET EN POURCENTAGE (ENTRE PARENTHÈSES)

Niveaux	*Collemboles*	*Oribates*	*« GAMNUs »*	*Uropodes*	*Acariens divers*	*TOTAUX*	
L	3 500 (6,92)	4 150 (8,21)	750 (1,48)	1 000 (1,98)	2 450 (4,85)	11 850 (23,44)	33 750 (66,77)
F	6 650 (13,16)	8 600 (17,01)	1 600 (3,16)	1 800 (3,56)	3 250 (6,43)	21 900 (43,32)	
As	4 950 (9,79)	3 150 (6,23)	1 950 (3,86)	450 (0,89)	900 (1,78)	11 400 (22,55)	16 800 (33,23)
Ai	2 350 (4,65)	550 (1,09)	1 900 (3,76)	100 (0,20)	900 (0,99)	5 400 (10,69)	
TOTAL	17 450 (34,52)	16 450 (32,54)	6 200 (12,26)	3 350 (6,63)	7 100 (14,05)	50 550 (100,00)	

Dans la litière, bien que la couche de l'année, L, renferme le tiers des effectifs et la couche plus ancienne, F, les deux tiers, l'abondance moyenne par gramme de poids sec est la même dans ces deux niveaux, soit 20 individus.

Les Collemboles et les Oribates dominent dans la litière, particulièrement au niveau de la couche F.

Dans le groupe des Gamasides existent deux comportements différents. Les Uropodes, qui se nourrissent principalement de substances végétales, dominent dans la litière, principalement en F. Les GAMNUs, bien que relativement abondants en F, dominent dans l'horizon humifère A avec des effectifs moyens semblables dans les deux niveaux As et Ai. Quant aux « Acariens divers », ils sont surtout abondants dans la litière, et plus particulièrement dans la litière ancienne.

Les rapports des densités entre litière et horizon humifère sont plus nets si l'on exprime les abondances moyennes mensuelles en nombre d'individus par gramme de poids sec (fig. III.12). On constate ainsi des évolutions inverses des effectifs dans

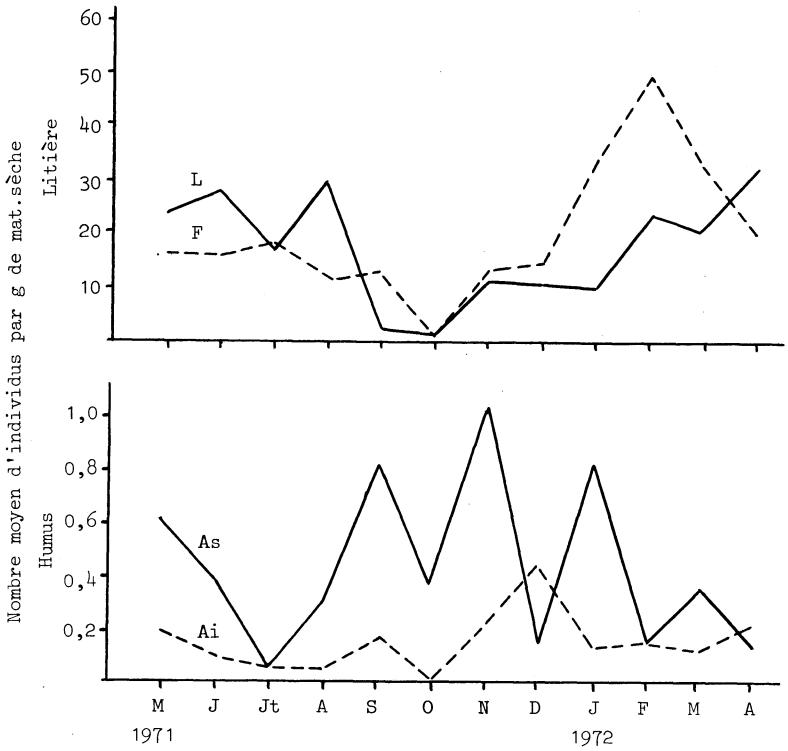

FIG. III.12. — *Densité moyenne mensuelle des microarthropodes dans les différents niveaux.* L : litière de l'année. — F : litière des années antérieures. — As. : mull supérieur (0-3 cm). Ai : mull inférieur (3-6 cm).

la litière et dans l'humus. Cette évolution est encore plus évidente pour les effectifs exprimés en pourcentage relatif (fig. III.13) : les effectifs dans la litière décroissent brusquement en septembre-octobre 1971, pour remonter par la suite à partir du mois de novembre 1971.

Dans l'horizon humifère, l'abondance moyenne est supérieure dans la couche superficielle A_s (fig. III.12). Dans la litière, le phénomène est plus complexe : de mai à août 1971 et en avril 1972, les animaux dominent dans la litière de l'année, tandis que dans les mois de « stress » (septembre-octobre 1971) et jusqu'à mars 1972, ils dominent dans la litière plus ancienne.

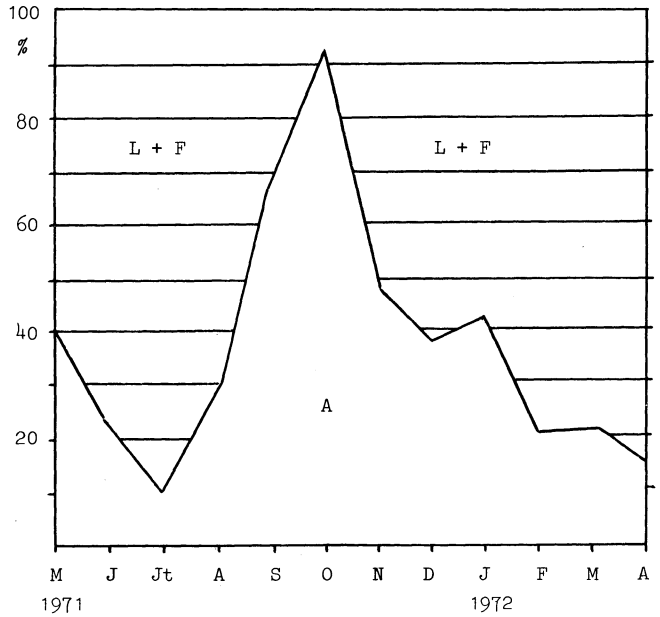

FIG. III.13. — *Abondance relative des microarthropodes dans la litière (L + F) et dans l'humus (A) au cours d'une année.*

L'hypothèse de mouvements verticaux saisonniers entre la litière et l'humus a été testée par le χ^2. Les résultats tendent à confirmer ces déplacements d'animaux vers les couches profondes sous l'effet du froid, mais surtout sous l'effet de la sécheresse estivale. L'inversion des dominances d'effectifs dans les deux couches de litière a aussi une autre cause : la litière de l'année, tombée en octobre et novembre, ne commence à être colonisée massivement par les Microarthropodes qu'à partir d'un certain degré d'attaque par les champignons ; c'est principalement le cas pour les Collemboles et les Oribates.

Les migrations verticales au fil des mois entre l'humus et la litière sont plus marquées chez les Collemboles que chez les Oribates. Elles sont aussi particulièrement évidentes pour les Uropodes, principalement entre août et décembre 1971, c'est-à-dire la période englobant le « stress » d'octobre 1971 (F. Athias, 1976).

c) **Renouvellement de la biomasse chez les Acariens Oribates et Gamasides** (non Uropodes : GAMNUs). — En s'appuyant sur les poids individuels moyens indiqués pour chaque groupe par Lebrun (1971) et par Lions (1972), on obtient des biomasses moyennes en poids vif variant entre 2,5 et 3,5 g/m² pour l'ensemble des Microarthropodes.

Une approche quantitative de la dynamique de ce peuplement a été tentée pour les Oribates et les GAMNUs.

Le rapport $\frac{L}{T_{OR}} \times 100$ des larves L au nombre total T_{OR} d'individus recensés traduit l'activité démographique des Oribates. Ce groupe apparaît le plus actif en juillet-août, avec respectivement 1 688 et 1 562 larves/m², soit environ 14 et 15 % du total des individus.

Pour les GAMNUs, une classification chronodynamique a été utilisée en raison de la spécialisation interne du peuplement (C. Athias-Henriot, 1976 b et c) :

1° une fraction litiéricole variant fortement dans sa potentialité de réponse énergétique aux stimuli pédoclimatiques, avec les saisons et parallèlement aux rythmes énergétiques de l'écosystème (fraction hétérodyname harmonique), qui représente près des 9/10es du stock avec 22 espèces ;

2° une fraction litiéricole variant avec les saisons, mais indépendamment de la température (fraction hétérodyname dysharmonique), réduite au *Leitneria granulata* Halbert, qui se reproduit en hiver (C. Athias-Henriot, 1976 a) ;

3° une fraction terricole saisonnièrement peu variable (homodyname) comprenant deux espèces du genre *Rhodocarus* et représentant 1/10e de la biomasse.

Les biomasses observées sont évidemment une sous-évaluation des biomasses réelles, par suite de la méthode d'extraction, qui est soumise aux aléas éthologiques. Une biomasse moyenne annuelle corrigée a été calculée pour l'ensemble des GAMNUs, exprimée en poids sec : 530 g/ha, dont les quatre espèces ayant la plus forte dominance pondérale forment la moitié. La production annuelle de ce peuplement est de 2 800 g/ha en poids sec, de telle sorte que le rapport de cette production au poids moyen du peuplement, c'est-à-dire le taux de renouvellement, est de 5,25.

L'établissement de la dynamique saisonnière du peuplement a présenté des difficultés qui ont été discutées par C. Athias-Henriot (1976 b). La production nette mensuelle, qui varie en fonction de la température, est maximale de juin à septembre et minimale de décembre à février ; son rapport à la biomasse du peuplement est maximal entre mars et août. L'exposé détaillé de ces résultats ainsi que leur comparaison avec un peuplement prairial de Gamasides font l'objet de publications analytiques (C. Athias-Henriot, 1976, a et b).

Au total, les caractères essentiels de la communauté d'Acariens et de Collemboles édaphiques se montrent donc être une biomasse médiocre avec une diversité systématique modérée et une proportion numérique des prédateurs faible, de l'ordre du quart de l'ensemble. Il y a continuité du renouvellement de la biomasse (sans l'interruption hivernale) et production maximale en été (de juin à septembre) ; le déficit estivo-automnal de septembre-octobre 1971 a été durement ressenti par les microarthropodes. Un gradient qualitatif et quantitatif vertical très marqué existe, lié à des migrations saisonnières.

4° Macroarthropodes : abondance relative et activité saisonnière de quelques groupes

(Isopodes, Diplopodes, Chilopodes et Opilions)*

Sur la même placette que les Microarthropodes a été étudié un autre ensemble d'animaux du sol : les Isopodes (Crustacés), Diplopodes et Chilopodes (Myriapodes) et Opilions (Arachnides).

Les espèces des deux premiers groupes se nourrissent principalement de matériel végétal en décomposition (feuilles et bois mort), tandis que celles des deux derniers se nourrissent d'autres animaux du sol, particulièrement des Collemboles et des Acariens.

* C. Athias (Laboratoire de la Faune du Sol, I.N.R.A., Dijon) et J. Cancela da Fonseca (Laboratoire de Zoologie de l'E.N.S., Paris).

Le rôle des Isopodes et des Diplopodes dans la décomposition de la matière organique fait que leur étude est aussi importante que celle des Microarthropodes (Wallwork, 1970).

a) **Matériel et Méthodes.** — Les individus de ces groupes ont été récoltés par piègeage dans des pots dont l'ouverture est protégée contre les chutes de litière par un grillage de maille d'environ 1,5 cm (Bouché, 1972). Le liquide fixateur est une solution saturée de NaCl. Les prélèvements étaient faits tous les mois et les observations ont duré 19 mois.

b) **Résultats.** — Le procédé par piègeage ne permet pas une estimation directe de l'abondance, mais plutôt une estimation de l'activité. Il donne toutefois une idée de l'abondance relative des différents groupes (tableau XXI).

Tableau XXI. — NOMBRE TOTAL (Nb.), POURCENTAGE RELATIF (%) ET COEFFICIENT DE VARIATION

$$(CV\ \% = \frac{\text{écart type}}{\text{moyenne par pot}} \times 100)$$

DES INDIVIDUS PIÉGÉS (12 PIÈGES)
PENDANT LES DOUZE MOIS DE FÉVRIER 1972 À JANVIER 1973

Groupes	*Nb.*	*%*	*CV %*
Isopodes	1 943	64,06	45,95
Diplopodes	359	11,84	54,01
Chilopodes	124	4,09	32,33
Opilions	607	20,01	29,68

Près des deux tiers des individus (64 %) appartiennent au groupe des Isopodes qui, avec les Diplopodes, forment environ les trois quarts des individus, tandis que le quart restant est formé par les prédateurs : Chilopodes et Opilions.

La distribution spatiale diffère pour chaque groupe : le coefficient d'agrégation est plus élevé chez les Isopodes et les Diplopodes que chez les Chilopodes et chez les Opilions. De plus, les pots les plus riches en individus sont généralement ceux des zones où il y a du bois mort, et les plus pauvres ceux des peuplements de *Ruscus*. Les Isopodes et les Opilions sont, en outre, particulièrement abondants dans une petite clairière à *Festuca heterophylla*.

Le cycle annuel d'activité (tableau XXII) est très bien marqué dans trois groupes — Isopodes, Diplopodes, Opilions —, moins pour les Chilopodes. Les amplitudes les plus importantes entre les pics et les creux de l'activité s'observent chez les Isopodes et les Opilions, les groupes les plus abondants.

Les Isopodes commencent à être plus abondants, les deux années, à partir du mois d'avril, avec un maximum en juin et juillet. En 1972 ils sont encore relativement abondants au mois d'octobre. Des différences entre les deux années s'observent au contraire chez les Diplopodes : en 1972 ils sont plus abondants entre février et juillet avec un maximum en mars-avril, et en 1973 entre avril et juillet avec un maximum en juin. Les Opilions sont plus abondants entre juillet et décembre 1972, avec une pointe en septembre-octobre, et à partir de juin en 1973.

c) **Discussion.** — Les quatre groupes étudiés sont, dans leur ensemble, des groupes forestiers ayant une préférence pour les milieux où la matière organique est abondante (Wallwork, 1970). Selon ce même auteur, la distribution spatiale des Isopodes et des

Tableau XXII. — CYCLE D'ACTIVITÉ DES GROUPES PIÉGÉS ENTRE FÉVRIER 1972 ET AOUT 1973 TRADUIT PAR LE NOMBRE D'INDIVIDUS PIÉGÉS PAR MOIS (TOTAUX DE 12 PIÈGES)

	Année	*F*	*M*	*A*	*M*	*J*	*J*	*A*	*S*	*O*	*N*	*D*	*J*	*Total*
Isopodes	1re	19	52	182	194	522	404	250	180	92	20	17	11	1 943
	2e	15	33	66	173	399	291	255	–	–	–	–	–	1 232
Diplopodes	1re	30	58	57	49	45	36	11	15	17	18	12	11	359
	2e	10	28	37	44	63	35	28	–	–	–	–	–	245
Chilopodes	1re	19	4	8	17	11	9	4	11	10	9	15	7	124
	2e	4	4	9	8	10	5	7	–	–	–	–	–	47
Opilions	1re	26	31	32	18	21	60	38	141	111	93	54	12	607
	2e	8	10	17	28	72	71	52	–	–	–	–	–	258

Diplopodes est très influencée par l'humidité du milieu (comme d'ailleurs celle des Chilopodes et des Opilions) et par le type de sol. Dans un même type de sol les endroits plus humides abritent un plus grand nombre d'individus que les endroits plus secs. Leur activité étant principalement nocturne, ils ont tendance à s'abriter pendant le jour dans des cavités du sol ou dans le bois mort en décomposition, surtout sous les écorces. Ceci peut expliquer pourquoi ces groupes sont relativement plus abondants aux endroits riches en bois mort.

Par ailleurs, les Isopodes sont en général plus abondants dans les sols acides à humus de type mor ou mull-moder que dans les sols calcaires à mull, tandis que les Diplopodes montrent une certaine préférence pour ces derniers. Ce fait explique la dominance des Isopodes par rapport aux Diplopodes dans la parcelle étudiée de la Tillaie.

On a observé, en outre, qu'un piège placé au milieu de Graminées (*Festuca heterophylla*) dans une petite clairière avait récolté le plus grand nombre d'Isopodes. De fait, certaines espèces de ce groupe, comme *Armadillidium vulgare*, ont une préférence marquée pour les milieux prairiaux (Wallwork, 1970) et à cet endroit cette espèce domine, avec environ 50 % des effectifs, alors que dans les autres pièges c'était *Philoscia muscorum*.

L'activité est normalement assez réduite en hiver et plus importante au printemps, en été et au moins jusqu'au début de l'automne. Si l'on met à part les Chilopodes, pour lesquels les faibles effectifs ne permettent pas de déceler des tendances nettes d'accroissement d'activité, il y a une succession de l'activité maximale dans les trois autres groupes. Les Diplopodes commencent à être plus actifs à partir des mois de février-mars jusqu'à juillet-août, mais leur activité maximale se situe entre mars et iuin. Les Isopodes deviennent plus actifs légèrement plus tard en mars et leur période d'activité peut s'étendre jusqu'au mois d'octobre, les valeurs maximales se situant en juin-juillet. Quant aux Opilions, leur période de grande activité commence aux mois de juin-juillet et s'étend jusqu'à décembre, les valeurs maximales se situant en septembre-octobre.

Pour les deux groupes qui peuvent se nourrir de litière en décomposition (Isopodes et Diplopodes) et qui par conséquent ont plus de chances d'entrer en compétition, les décalages d'activité observés permettent une meilleure exploitation des ressources disponibles.

*5° Oligochètes : recensement et fonctions**

Dans les réserves biologiques de Fontainebleau, les Oligochètes sont représentés par deux familles : les Lombriciens et les Enchytraeidés.

a) **Lombriciens.** — Les prélèvements ont été pratiqués par les techniques stationnelles du formol et du béchage et lavage. Douze stations ont été explorées à la Tillaie, différentes par l'état du peuplement de hêtres, de la strate herbacée et de l'humus (tableau XXIII).

Il existe une forte hétérogénéité qualitative et quantitative en rapport avec la diversité microstationnelle. Sur le plan qualitatif, les trois endogés (En) sont différemment répartis : *Allolobophora chlorotica* disparaît seulement dans les sols à litière

*J. Bouché (Laboratoire de la Faune du sol, INRA, Dijon).

Tableau XXIII. — LOMBRICIENS DES RÉSERVES BIOLOGIQUES

État du peuplement forestier	*Futaie*				*Gaulis*		*Clairières*						*Présence*
Nature de l'humus	*mull*	*moder*		*mor*	*mull*	*moder*	*mull*				*moder*	*mor*	
Strate herbacée	*Brachyp. silv.*	*Melica*	*0*	*0*	*0*	*0*	*Rubus*	*Brachyp. pinn.*	*Calamagr. ep.*	*Calamagr. ep.*	*Pteridium*	*Pteridium*	
Allolobophora chlorotica chlorotica (En)	+	+			+		+	+	+	+			7
Allolobophora rosea (En)		+								+			2
Nicodrilus caliginosus tuberculatus (En)	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		10
Nicodrilus longus longus (An)								+		+			2
Lumbricus terrestris (Ep-An)	+	+	+	+			+			+	+		7
Lumbricus castaneus (Ep)		+	+		+		+	+		+		+	6
Lumbricus sp. (larves)	+								+			+	3
Dendrobaena rubida rubida (Ep)			+										1
Dendrobaena rubida tenuis (Ep)		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	10
Dendrobaena octaedra (Ep)				+						+	+	+	4
Dendrobaena pygmaea cognetti (Ep)						+	+	+					3
Eisenia eiseni (Ep)		+											1
Nombre d'espèces	4	7	5	3	4	2	6	6	5	7	4	3	
Nombre d'individus/m^2	105	231	63	7	49	5	100	93	216	164	33	4	
Biomasse, g poids frais/m^2	20,9	24,8	9,0	2,2	6,9	2,4	11,1	18,5	20,5	54,5	6,2	0,3	
Caractères de l'humus : pH	4,2	4,4	3,6	3,4	4,9	4,3	5,3	7,3	5,0	5,6	3,6	3,4	
C/N	11,6	17,4	16,8	20,5	12,2	16,7	11,9	11,9	15,3	12,9	17,5	20,0	

de hêtre pur ou avec fougère-aigle ; *A. rosea* n'est présent que dans les peuplements de graminées dont il consomme les racines mortes (M. Bouché et A. Kretzschmar, 1974) ; *Nicodrilus caliginosus tuberculatus*, acidicole qui trouve sa limite entre les pH 3,6 et 3,4, est absent du mor.

Les anéciques (An), formes creusant activement le sol mais se nourrissant en surface, sont représentés par une seule espèce, *Nicodrilus longus*, localisée ici aux clairières colonisées par des graminées sociales. L'épi-anécique (Ep - An) *Lumbricus terrestris*, qui ne prospère habituellement que dans des sols à pH supérieur à 4,2, a été trouvé à un pH de 3,4, cas extrême jamais observé jusqu'ici.

Les espèces épigées (Ep) ne sont pas réduites ici à une position marginale ; la litière permanente et diversifiée abrite une faune épigée variée dont la spécialisation alimentaire a été constatée par analyse du contenu du gésier (Bouché et Kretzschmar, 1974).

La biomasse totale est faible et très différemment répartie (tableau XXIII) : maximale dans les stations riches en graminées, elle est le plus faible dans les podzols. En admettant que l'échantillonnage est suffisant et bien relié à l'hétérogénéité spatiale, la biomasse moyenne à la Tillaie s'établirait à 17 g de poids frais par m^2, ou 2,07 g en poids sec.

L'activité biologique paraît faible, comme l'est aussi la biomasse.

b) **Enchytraeidae.** — Leur étude se heurte à l'absence de techniques et d'une connaissance taxinomique suffisante. Avec une technique légère d'extraction (Bouché et Bonnel, 1973), un sondage préliminaire, qui a porté sur les 12 stations de prélèvement des Lombricides, a fait ressortir une grande variabilité.

Un échantillonnage systématique de 50 points a été pratiqué au printemps, en période humide, dans un gaulis sur mull de la Tillaie. Chaque point était subdivisé en 3 niveaux : litière totale, partie supérieure (de 0 à 3,5 cm) et partie inférieure (3,5 à 7 cm) du mull. Le peuplement a été ainsi estimé à 11 420 $\pm$ 2 250 individus/m^2, se répartissant entre 8 740 individus/m^2 dans la litière, 2 150 dans le mull supérieur et 530 dans le mull inférieur. Ce dénombrement correspond à une biomasse de 11 g/m^2, valeur faible en accord avec les observations sur les Lombriciens et sur les microarthropodes.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES*

Les parcelles qui ont fait l'objet de ces études offrent un exemple exceptionnel de forêt inexploitée qui a évolué vers un état d'équilibre avec les conditions locales du climat et du substrat géologique. L'état d'avancement des recherches en cours permet de dégager quelques remarques sur la nature structurale et fonctionnelle de cet équilibre des écosystèmes climaciques forestiers.

1° Relations spatio-temporelles des biocoenoses

La mosaïque de communautés élémentaires caractéristique de la forêt naturelle non exploitée a plusieurs origines :

a) un environnement différent par des caractères discriminants pour la localisation des espèces : dans le cas présent, c'est le substrat minéral qui joue ce rôle, directement sur les plantes vasculaires, indirectement sur le peuplement microbien et animal de l'humus. On a reconnu ainsi 3 complexes de communautés constituant 3 climax édaphiques qui, à l'échelle séculaire, sont parfaitement stables ;

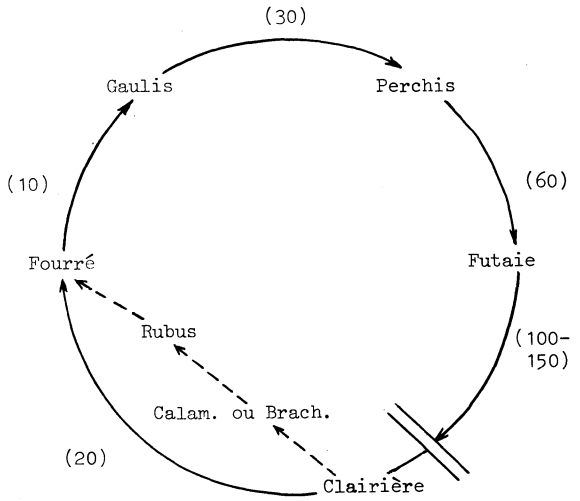

FIG. III.14. — *Dynamique cyclique de la hêtraie climacique sur sol lessivé à mull acide des réserves biologiques (les nombres entre parenthèse représentent la durée approximative, en années, des différents stades).*

*G. LEMÉE, Écologie végétale, Université de Paris-Sud, Orsay.

b) ces climax sont l'objet d'une dynamique interne cyclique liée à la durée de vie du peuplement arborescent, comprise en moyenne entre 200 et 250 ans ; la composition floristique quantitative et qualitative, les peuplements de rongeurs, de passereaux, de lombriciens, les groupes physiologiques microbiens de l'humus et, sans doute, l'ensemble des organismes hétérotrophes subissent en un lieu donné une évolution cyclique parallèle. La figure III.14 représente cette évolution interne du peuplement végétal pour un des climax reconnus dans les réserves biologiques ;

c) par leur biomasse élevée, les arbres créent des microhabitats originaux à l'intérieur de la biocoenose globale, qui sont le siège de communautés subordonnées à celle-ci : « associations dépendantes » de cryptogames épiphytes sur les troncs, de champignons et d'entomofaune des bois morts. Ces derniers forment dans les forêts inexploitées une « nécromasse » considérable offrant des conditions microstationnelles variées ; les études faites en forêt de Fontainebleau sur les Picidés, sur les Insectes xylophages (Khndzorian-Iablokoff, 1943), les Champignons lignicoles (Jacquiot, 1955), apportent des éléments d'information sur le peuplement de ce sous-système.

La forêt naturelle se présente donc comme un complexe de nombreuses unités biocoenotiques emboitées ou juxtaposées qui, par leur caractère répétitif dans l'espace et dans le temps, constituent une biocoenose globale qui se situe au niveau le plus élevé de complexité d'organisation. C'est cette dimension que nous avons attribuée au concept d'écosystème, ensemble fonctionnel permanent d'une biocoenose globale et de son environnement. Nous considérons ainsi que les réserves biologiques de la Tillaie et du Gros-Fouteau renferment 3 écosystèmes territorialement délimités par une phytocoenose et un type de sol associés, et présentant une évolution cyclique interne caractéristique.

2° *Caractéristiques et évolution de la production primaire*

La production primaire totale du peuplement ligneux, qui varie peu lorsque les peuplements ont atteint une trentaine d'années, est estimée à environ 9 tonnes/ha par an ; elle est inférieure à celle des hêtraies d'Europe centrale, comprise entre 10,6 et 19 tonnes (Möller, Muller, Nielsen, 1954 ; Ehwald, 1957 ; Nanson, 1962 ; Nihlgard, 1972 ; Thamdrup, 1973 ; Ulrich *et al.*, 1974 ; Kestemont, 1975). Les conditions de fertilité n'étant pas en cause, nous pensons que le climat de Fontainebleau, relativement chaud et sec en été par rapport aux localités étudiées par les auteurs ci-dessus, n'offre pas au hêtre des conditions optimales de croissance.

En fait, la productivité nette de la strate arborescente augmente légèrement jusqu'à la futaie centenaire alors que les courbes évolutives établies par Möller *et al.* (1954) et par Kira et Shidei (1967) font ressortir une diminution. La cause en est sans doute que nos futaies, à la différence des futaies équiennes étudiées en Europe centrale et en Scandinavie, sont inéquiennes et assimilables à des « futaies jardinées » en équilibre naturel ; elles assurent ainsi une occupation plus complète de l'espace aérien, qui se traduit d'ailleurs par un indice de surface foliaire élevé. Le nombre d'arbres de plus de 100 ans n'est en effet que de 85 pour des futaies à surface terrière moyenne de 32 m^2/ha. La productivité ligneuse aérienne relative est cependant plus élevée pour les peuplements jeunes : le rapport $\frac{\text{accroissement ligneux}}{\text{biomasse ligneuse}}$ est de 5,4 % pour les gaulis de 30 ans contre 2 % pour les futaies de 100 à 150 ans.

Pour l'ensemble des parcelles, représentant un échantillon de forêt non exploitée

avec tous les stades d'une génération de hêtres, clairières y comprises, la productivité ligneuse est estimée à 3,5 tonnes/ha seulement.

Ce flux d'énergie entrant dans les chaînes trophiques de l'écosystème peut être mieux précisé par le calcul du carbone fixé annuellement. Le tableau VIII montre que 4 à 4,7 tonnes/ha de carbone sont fixées annuellement par l'assimilation photosynthétique nette ; la moitié seulement est retenue dans la biomasse ligneuse, l'autre étant rejetée au cours de l'année par les processus respiratoires des organismes hétérotrophes.

Le rapport de la productivité photosynthétique nette au flux d'énergie photosynthétiquement active (entre 400 et 750 nm), estimé à 45 p. cent du rayonnement solaire global incident, donne la valeur du rendement net ou « efficacité photosynthétique nette ». En prenant comme équivalent calorifique moyen de la matière sèche produite 4,6 kcal/g (Lieth 1975), ces rendements ainsi que la fixation annuelle d'énergie par unité de surface, sont les suivants :

	Année entière	Phénophase feuillée[1]	Fixation annuelle 10^3 kcal m^{-2}
Gaulis	0,87 %	1,35 %	3,9
Futaie (arbres seulement)	0,97 %	1,52 %	4,4
Futaie (arbres + strate herbacée du Fagetalia)	1,03 %	1,61 %	4,65
Parcelles entières (ligneux seulement)	0,65 %	1,0 %	2,9

1. Début mai à mi-octobre, soit 160 jours, avec un rayonnement solaire cumulé de 29 250 kcal/cm² dans sa partie photosynthétiquement active.

3° *Rôle des hétérotrophes dans les écosystèmes forestiers en équilibre*

Le niveau des *consommateurs primaires* est pondéralement peu important, bien que certaines espèces exercent une action sur l'activité et l'évolution de l'écosystème hors de proportion avec leur biomasse. Tel est le cas des sangliers qui, en mélangeant la litière ou en labourant l'horizon humifère, accélèrent localement la minéralisation de la matière organique dans ces horizons. Tel est également le cas des petits rongeurs dont la pullulation après une faînée abondante peut faire obstacle à la régénération.

Le groupe des *détritivores* et *décomposeurs* est en revanche très important : il utilise et dégrade l'énergie accumulée par les producteurs en libérant les éléments nutritifs. Il forme des réseaux trophiques très complexes et différents selon la nature du matériel et sa situation.

Le niveau trophique des détriticoles et le réseau de chaînes alimentaires qui lui est lié forment ainsi un compartiment d'importance capitale dans le fonctionnement et l'évolution des écosystèmes forestiers. Ce compartiment présente dans les hêtraies climaciques de Fontainebleau des caractéristiques originales :

1° C'est d'abord la faible activité dans la litière jeune du hêtre, dont la pauvreté en azote et en calcium comme la richesse en polyphénols et en tanins ont été invoquées pour expliquer la faible consommation par les Lombriciens (Satchell, 1967), la microfaune (Heath *et al.*, 1966) et la microflore (Beck *et al.*, 1969) ;

2° ici comme dans d'autres régions la litière du hêtre est apte à former des humus de type différent, mull acide, moder ou mor, selon les caractères locaux du substrat (voir à ce sujet F. Toutain, 1974). Cette évolution divergente a une action décisive non seulement sur la pédogenèse, mais aussi sur l'ensemble des caractéristiques de l'écosystème ;

3° l'évolution cyclique du peuplement de hêtres agit sur l'activité des chaînes de décomposeurs, qui est fortement perturbée au stade des clairières (A. Faille, 1975) ;

4° les peuplements de Graminées exercent une action importante sur ce compartiment de l'écosystème. Sous la futaie, les peuplements de *Brachypodium silvaticum* stimulent l'activité microbiologique du mull (G. Lemée, 1973). Dans les clairières, l'établissement temporaire d'une prairie dense du *Calamagrostis epigeios* constitue un stade où le peuplement édaphique acquiert quelques caractéristiques de celui des formations herbacées : la présence du campagnol agreste et du Lombricien *Nicodrilus longus* en sont un témoignage. La localisation de l'Isopode *Armadillidium vulgare* et du Lombricien *Allolobophora rosea* constatée dans les peuplements graminéens du sous-bois et des petites clairières va dans le même sens.

4° Biomasse et productivité nette de l'écosystème

L'augmentation nette d'énergie emmagasinée dans le système, c'est-à-dire ce qui reste de la productivité brute après respiration des producteurs et consommation par l'ensemble des niveaux trophiques (P. Duvigneaud, 1974, p. 75), est mesurée par l'augmentation annuelle de la biomasse vivante et du stock de matière organique morte du sol.

Cette augmentation annuelle ou « incrément vrai » est naturellement inférieure à la productivité nette par suite de la mortalité par compétition, qui est élevée (voir p. 91 et 94). Elle conduit à une biomasse qui atteint son maximum au stade de futaie de 120 à 150 ans d'âge moyen, où la mortalité des branches, puis d'arbres entiers, équilibrent alors la production. La biomasse maximale est de l'ordre de 340 t/ha. Sur des surfaces restreintes, elle est brusquement réduite lorsque meurt un gros arbre ; elle peut l'être sur une grande surface par une adversité telle qu'une maladie cryptogamique ou le passage d'une tempête. Ce dernier accident s'est produit dans les réserves biologiques en 1967, où 154 grands arbres ont été abattus dans la Tillaie et 55 au Gros-Fouteau. La phase actuelle est une phase d'augmentation de la biomasse de nos écosystèmes, qui oscille ainsi de part et d'autre d'une valeur moyenne.

Le stock de matière organique du sol subit lui aussi des modifications, au stade de clairière notamment (A. Faille, 1975), mais il retourne à une valeur constante à l'échelle de l'année entière après reconstitution du peuplement ligneux, ce qui signifie que la quantité minéralisée équilibre les apports annuels de litière.

La stabilisation de l'important réservoir d'énergie et de matière que constitue un écosystème de forêt climacique est assortie d'une mobilité différente des constituants. La figure III.14 illustre ces différences pour N, K et Ca dans le cas de l'écosystème sur sol lessivé au stade de futaie. De même, le temps moyen de résidence des éléments chimiques à l'intérieur du système, si l'on admet que dans le cas présent les sorties sont équivalentes aux entrées, est très différent. Son estimation est de 40 à 45 ans pour le carbone dans le stade de stabilité de la futaie, mais s'élève à 1 000 ans pour l'azote, ce qui montre la capacité élevée de conservation de ce dernier élément dans le pool de l'écosystème.

A l'échelle d'une surface suffisamment grande et d'un temps assez long pour intégrer les différentes phases proportionnellement à leur durée respective, la productivité nette totale de l'écosystème est nulle, et le gaz carbonique fixé en phénophase feuillée est restitué entièrement à l'atmosphère. Cet état homéostatique des écosystèmes climaciques est caractérisé par une dissipation pour leur entretien et leur fonctionnement de toute l'énergie fixée par le niveau des producteurs.

BIBLIOGRAPHIE

(*) (Travaux réalisés dans le cadre du P.B.I. et de la R.C.P. n° 165.)

ANDERSON (J. M.), 1973. — The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa*) an beech (*Fagus silvatica*) leaf litter in two deciduous woodland soils. II. Changes in the carbon, hydrogen, nitrogen and polyphenol content. *Œcologia*, 12, 275-288. — ANDERSSON (F.), 1973. — I.B.P. studies on plant productivity of south swedish forest ecosystems. *Modeling forest ecosystems*, I.B.P. Workshop Oak Ridge 1972, 11-26. — *ATHIAS (F.), 1976. — Étude quantitative des Uropodides édaphiques de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau (Acariens Anactinotriches). *Bull. Écol.*, Masson éd., Paris, sous presse. — *ATHIAS-HENRIOT (C.), 1976a. — Sur la bioécologie en France tempérée de *Leitneria granulata* Halbert, Gamaside édaphique forestier (Arachnides, Parasitiformes). *Pedobiologia*, 16 (3). — *ATHIAS-HENRIOT (C.), 1976b. — Contribution à l'écologie des pédoGAMNUs de France tempérée. I. Méthodes d'interprétation des échantillons (Parasitiformes, Gamasides). *Bull. Sci. Bourgogne*, sous presse. — *ATHIAS-HENRIOT (C.), 1976. — Contribution à l'écologie des pédoGAMNUs de France tempérée. II. Comparaison d'un peuplement prairial et d'un peuplement forestier (à paraître).

BECK (O.), DOMMERGUES (Y.), VAN DEN DRIESSCHE (R.), 1969. — L'effet litière. II. Étude expérimentale du pouvoir inhibiteur de composés hydrosolubles des feuilles et litières forestières vis-à-vis de la microflore tellurique. *Œcol. plant.*, 4, 237-266. — BOUCHÉ (M. B.), 1972. — *Lombriciens de France. Écologie et systématique.* I.N.R.A., Paris, 671 p. — *BOUCHÉ (M. B.) et BONNEL (L.), 1973. — L'extraction éthométrique de la faune hydrocinétique endogée. III. Premiers résultats relatifs aux Enchytraeidae et aux Nématodes. *Pedobiologica*, 13, 292-300. — *BOUCHÉ (M. B.) et KRETZSCHMAR (A.), 1974. — Fonctions des Lombriciens. II. Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré. *Rev. Écol. et Biol. du Sol*, 11, 127-139. — *BOUCHON (J.), FAILLE (A.), LEMEE (G.), ROBIN (A. M.) et SCHMITT (A.), 1973. — *Cartes et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau.* Univ. de Paris-XI, labor. d'Écol. vég., Orsay, 12 p. 3 cartes.

DOIGNON (P.), 1976. — Quatre-vingt douze ans d'observations météorologiques à Fontainebleau (1883-1974). Mises à jour et révisions. *Bull. Assoc. natur. Vallée du Loing*, 52 (1-2), 18-21. — DUVIGNEAUD (P.), 1974. — *La synthèse écologique.* Doin éd., Paris, 296 p. — DUVIGNEAUD (P.), KESTEMONT (P.) et AMBROES (P.), 1971. — Productivité primaire des forêts tempérées d'essences feuillues caducifoliées en Europe occidentale. *Écologie et Conservation*, 4 : *Productivité des écosystèmes forestiers*, Colloque de Bruxelles 1969, Unesco Paris, 259-270.

EHWALD (E.), 1957. — Uber den Hährstoffkreislauf des Waldes. *Deutsche Akad. Landwirtschaf. wiss. Sitz.*, Berlin, 6, 1-56.

*FAILLE (A.), 1975a. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. V. Évolution à court terme des humus à la suite de l'ouverture de clairières. *Œcol. Plant.*, *10*, 43-62. — *FAILLE (A.) 1975b. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VI. Influence tardive du clairiérage sur les humus. *Œcol. Plant.*, *10*, 309-330. — FERRY (C.) et FROCHOT (B.), 1965. — Un dénombrement de Pics en forêt de Citeaux. *Le Jean le Blanc*, *4*, 70-76. — FERRY (C.) et FROCHOT (B.), 1968. — Recherche sur l'Écologie des Oiseaux forestiers en Bourgogne. *Alauda*, *36*, 63-82. —

FORDHAM (R. A.), 1971. — Field populations of deermice with supplementary food. *Ecol.*, *52*, 138-146. — FROCHOT (B.), 1971. — *Écologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura*. Thèse Dijon.

GILBERT (O.J.) et BOCOCK (K. L.), 1960. — Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. II. Changes in the nitrogen content of oak and ash leaf litter. *J. Soil Sci.*, *11*, 10-19. — GUILLET (B.) et ROBIN (A. M.), 1972. — Interprétation et datation par le ^{14}C d'horizons Bh de deux podzols humo-ferrugineux, l'un formé sous callune, l'autre sous chênaie-hêtraie. *C.R.Ac. Sci. Paris*, *274*, 2859-2862.

JACQUIOT (C.), 1955. — Observations sur les relations entre la flore des champignons lignicoles et les traitements forestiers en forêt de Fontainebleau. *Trav. Natur. Vallée du Loing*, 12, 7 p. — *JACQUIOT (C.), ROBIN (A. M.) et BEDENEAU (M.), 1973. — Reconstitution d'un ancien peuplement forestier en forêt de Fontainebleau par l'étude anatomique de charbons de bois et leur datation par le ^{14}C. *Bull. Soc. bot. Fr.*, *120*, 231-234.

HEATH (G. W.), ARNOLD (M. K.), EDWARDS (C. A.), 1966. — Studies on leaf litter breakdown. I. Breakdown rates of leaves of different species. *Pedobiologia*, *6*, 1-12.

KESTEMONT (P.), 1973. — Production primaire de la strate arborée d'une hêtraie à fétuques. *Bull. Soc. roy. Bot. Belgique*, *106*, 305-316. — KESTEMONT (P.), 1975. — *Biomasse, nécromasse et productivité aériennes ligneuses de quelques peuplements forestiers en Belgique*. Thèse Doct. Univ. libre de Bruxelles, 34 p. — KHNDZORIAN-IABLOKOFF (A.), 1943. — Éthologie de quelques Elateridae du massif de Fontainebleau. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris*, *18*, 81-160. — KIRA (T.) et SHIDEI (T.), 1967. — Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, *17*, 70-87.

LEBRUN (P.), 1971. — Écologie et biocénotique de quelques peuplements d'arthropodes édaphiques. *Mém. Inst. rech. Sci. nat. Belg.*, *165*, 1-203. — LE LOUARN (J.), 1970. — Comparaison des densités de population des passereaux nicheurs dans divers types de forêts. *Le Passer*, *6*, 1-21. — *LE LOUARN (H.) et SCHMITT (A.), 1972. — Relations observées entre a production de faînes et la dynamique de population du Mulot *Apodemus sylvaticus* en forêt de Fontainebleau. *Ann. Sci. forest.*, *30*, 205-214. — LEMÉE (G.), 1966. — Sur l'intérêt écologique des Réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *113*, 305-323. — LEMÉE (G.), 1967. — Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans des humus forestiers in situ. *Œcol. Plant.*, *2*, 285-324. — *LEMÉE (G.), 1975. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. III. Influence du peuplement graminéen forestier sur les caractères et l'activité biologique d'un mull acide. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, *12*, 157-167. — *LEMÉE (G.), 1974. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. IV. Entrées d'éléments minéraux par les précipitations et transfert au sol par le pluviolessivage. *Œcol. Plant.*, *9*, 187-200. — *LEMÉE (G.), BICHAUT (N.), 1971. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. I. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux majeurs. *Œcol. Plant.*, *6*, 133-150. — *LEMÉE (G.) et BICHAUT (N.), 1973. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. II. Décomposition de la litière de feuilles des arbres et libération des bioéléments. *Œcol. Plant.*, *8*, 153-173. — LIONS (J.-C.), 1972. — Écologie des Oribates (Acariens) de la Sainte-Baume (Var). Thèse Univ. de Provence, Marseille, 549 p.

MOLLER (C. M.), MULLER (D.) et NIELSEN (J.), 1954. — Graphic presentation of dry matter production of european beech. *Forstl. Forsogsv. Danm.*, n° 21, 327-335.

NANSON (A.), 1962. — Quelques éléments concernant le bilan d'assimilation photosynthétique en hêtraie ardennaise. *Bull. Inst. agron. Gembloux*, *30*, n° 3 et 4. — NIHLGARD (B.), 1972. — Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and planted spruce forest in south Sweden. *Oikos*, *23*, 69-81.

*ROBIN (A.-M.). — Contribution à l'étude du processus de podzolisation sous forêt de feuillus. *Science du Sol*, n° 1, 63-83. — ROBIN (A. M.), 1974. — Une industrie moustérienne en forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. Préhist. Fr.*, *71*, n° 3.

SATCHELL (J. E.), 1967. — Lombricidae. In : *Soil Biology*, A. Burges and F. Raw ed., 259-322. — *SPITZ (F.), LE LOUARN (H.), POULET (A.), DASSONVILLE (B.), 1974. — Standardisa-

tion des piégeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *La Terre et la Vie*, *28*, 564-578. — *SPITZ (F.), 1971. — Oiseaux nicheurs en forêt de Fontainebleau. *Le Passer*, *7*, 82-102.

THAMDRUP (H. M.), 1973. — The danish IBP woodland project. Modeling forest ecosystems, I.B.P. Workshop Oak Ridge, 1972, 231-250. — TOUTAIN (F.), 1974. — *Étude écologique de l'humification dans les hêtraies acidiphiles*. Thèse Univ. de Nancy, 114 p.

ULRICH (B.), 1973. — Influence de la fertilisation sur le cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers. *Symp. intern. FAO-IUFRO*, Paris, 13 p.

WALLWORK (J. A.), 1970. — *Ecology of soil animals*. Mc Graw-Hill, London, 283 p. — WATTS (C. H. S.), 1970. — Effect of supplementary food on breeding wood land rodents. *J. of Mamm.*, *51*, 169-171.