

RECHERCHES SUR LES ECOSYSTEMES
DES RESERVES BIOLOGIQUES
DE LA FORET DE FONTAINEBLEAU
VII. STRUCTURE ET FONCTIONS DES PEUPELEMENTS
DE HOUX (*ILEX AQUIFOLIUM* L.)

par G. CLABAULT * et G. LEMÉE **

(avec la collaboration technique de Mme N. BICHAUT, B. LEGAY
et J.Y. PONTAILLER) **

Parmi les réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau, celles du Gros-Fouteau (parcelles 268 et 277) et, en partie, des Hauteurs de la Solle (parcelles 252 et 263) se distinguent physiologiquement par l'abondance des fourrés de houx, en opposition avec la réserve de la Tillaie (parcelles 270-271) où cette espèce reste rare. Cette présence d'un élément structural supplémentaire dans la phytocœnose forestière, sous la forme d'une strate arborescente à feuillage persistant, pose le problème de son rôle dans le fonctionnement et l'équilibre de l'écosystème global. Dans la synthèse des travaux réalisés dans le cadre du P.B.I. sur les réserves de la Tillaie et du Gros-Fouteau (Lemée et al., 1978), les peuplements de houx ont été intégrés aux autres strates végétales pour l'établissement de la biomasse et de la productivité primaires ainsi que des cycles biogéochimiques. Une étude analytique de cet élément structural était nécessaire afin de préciser sa fonction dans l'écosystème.

DISTRIBUTION DU HOUX DANS L'ECOSYSTEME

Dans la parcelle du Gros-Fouteau, les houx sont peu nombreux à l'état d'individus isolés, mais le plus souvent sous forme de peuplements denses en fourrés isolés ou confluent de forme plus ou moins circulaire atteignant 20 m de diamètre, qui ont

(*) Laboratoire du Phytotron, C.N.R.S., 91190 Gif-sur-Yvette.

(**) Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay.

été figurés sur la carte structurale du peuplement ligneux au 1/1000^e dressée par M. Bédéneau en 1971 pour la parcelle 277 et dont la figure 1 donne un extrait. On a établi par planimétrie qu'ils couvrent 10 % de la surface totale, mais avec une répartition très inégale, le recouvrement variant entre 0 et 60 % dans les éléments d'un quadrillage à mailles de 0,25 ha, ce qui laisse à penser que la répartition du houx ne répond pas à un modèle aléatoire.

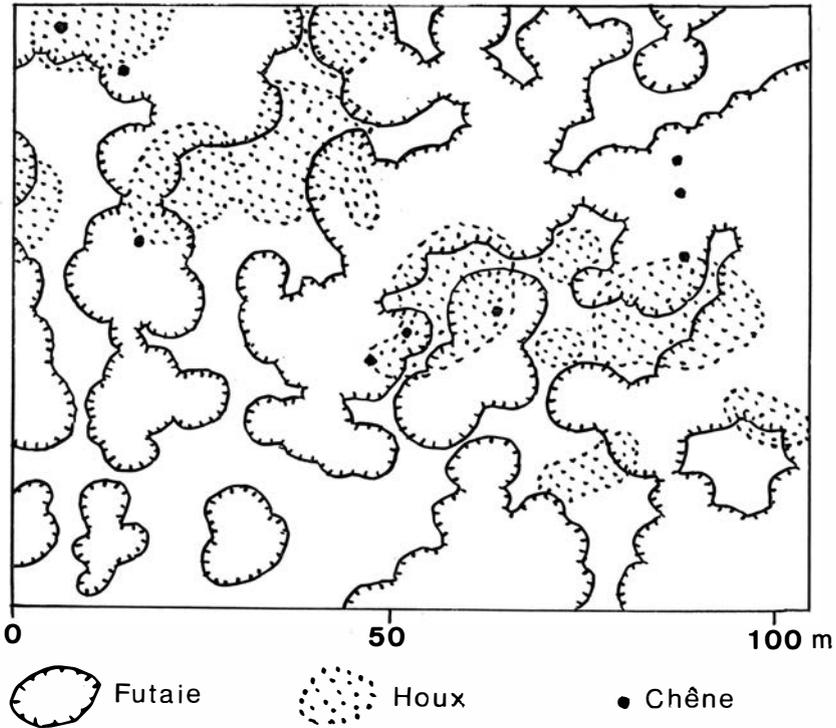


Figure 1. — Extrait de la carte du peuplement ligneux par M. Bédéneau (1971).

Pour vérifier cette hypothèse (1), on a pratiqué un échantillonnage orienté recommandé par Gounot (1969), qui consiste à établir le nombre et la distribution des séquences ininterrompues de présence et d'absence de l'espèce recoupée par des lignes continues. Vingt lignes de 160 m réparties au hasard sur la carte ont été découpées en segments de 5 m sur lesquels on a noté la

(1) Les méthodes évoquées ici brièvement sont décrites en détail dans un mémoire de G. Clabault (1978).

présence ou l'absence du houx. Les résultats ont été soumis à un test non paramétrique du nombre de séquences (ou suites) de présence et d'absence (Swed et Eisenhart, 1943). Dix-neuf lignes ont conduit au rejet de l'hypothèse de répartition aléatoire au risque de 5 %. Ce rejet se faisant toujours par défaut du nombre de suites, la répartition des fourrés est de type contagieux.

Parmi les causes de cette répartition, l'hypothèse d'une relation entre le houx et les stades de l'évolution cyclique du peuplement arborescent a été envisagée. Un échantillonnage a été réalisé sur la carte de la structure du peuplement ligneux par une grille à mailles carrées de 2 cm de côté, soit 20 m sur le terrain ; à chacun de ces 474 points étaient notés d'une part la présence ou l'absence du houx, d'autre part l'état du peuplement arborescent : clairière, fourré-gaulis, futaie jeune, haute futaie, peuplement stratifié à plusieurs niveaux. Les résultats font l'objet du Tableau I. L'hypothèse d'indépendance vis-à-vis des structures du peuplement ligneux a été éprouvée au moyen de tables de contingence et application du test χ^2 aux résultats. Le houx est sous-représenté dans les gaulis de hêtres ; il est par contre sur-représenté dans les clairières et les jeunes futaies.

TABLEAU I

*Relations entre l'état du peuplement arborescent
et la localisation des fourrés de houx.*

	Houx présent A	Houx absent B	Total A + B	Rapport A/A + B
Clairières	17	32	49	0,347
<i>Structures monostrates :</i>				
Gaulis	2	73	75	0,027
Futaie jeune	11	26	37	0,297
Futaie ancienne	15	156	171	0,088
<i>Structures pluristrates :</i>				
Gaulis sous futaie	5	85	90	0,056
Futaie jeune sous arbres âgés	5	47	52	0,096
<i>Total :</i>	55	419	474	0,116

Un autre facteur susceptible d'influer sur la répartition du houx dans la réserve du Gros-Fouteau est l'existence de deux essences dans la futaie : le hêtre et le chêne sessile. Ce dernier y est représenté uniquement par des arbres très âgés, au nombre de 151 sur les 17 ha cartographiés. La répartition des fourrés de houx à l'intérieur de la haute futaie en fonction de la présence ou de l'absence du chêne a montré, par l'établissement d'une table

de contingence et l'application du test χ^2 , qu'il existe une liaison positive entre le houx et le chêne : sur les 151 chênes encore vivants dénombrés, 64 ont des houx sous leur couronne (voir aussi la carte fig. 1). La surreprésentation actuelle des fourrés de houx dans les clairières peut être expliquée par les conditions stationnelles favorables à l'établissement de cette espèce qui date d'une cinquantaine d'années, époque à laquelle de vieux chênes dépérissants occupaient l'emplacement de la plupart de ces clairières.

Les conditions de rayonnement semblent jouer un rôle important dans cette répartition. Des mesures réalisées par des pyranomètres linéaires de type INRA (Combres et al., 1970) à la partie supérieure de fourrés de houx (Clabault, 1978) et au sol hors de ceux-ci (Schmitt et Faille, 1973) ainsi que par la méthode des photographies hémisphériques (Pontailier, 1979) montrent en phénophase feuillée un rayonnement solaire global supérieur à 34 % du rayonnement incident dans les grandes clairières, de 5 à 16 % dans les petites trouées et les futaies âgées, mais de moins de 2 % sous les gaulis de hêtres. En phénophase défeuillée, les conditions radiatives sont moins dissemblables : ainsi sous gaulis le rayonnement énergétique relatif se relève à environ 25 %, de telle sorte qu'annuellement 85 % de l'énergie solaire parviennent aux houx les plus ombragés entre novembre et début mai.

STRUCTURE DES FOURRÉS

Les petits fourrés sont constitués par un seul individu initial entouré de jeunes tiges issues de drageons et, dans le cas de pieds ♀, de germinations. Les fourrés plus étendus comprennent un groupe d'individus âgés mêlés de jeunes tiges intercalaires et périphériques provenant surtout de drageons. Des surfaces de 4 à 9 m² ont été inventoriées dans 17 fourrés à raison d'une par fourré, formant un total de 138 m². La figure 2 donne un exemple de la répartition des tiges selon une bande diamétrale.

La densité moyenne des tiges de diamètre supérieur à un centimètre, à 25 cm au-dessus du sol, est de 1,92 par m², mais avec une grande variabilité puisqu'elle oscille entre 0,7 et 4 selon les fourrés. La surface terrière, avec une valeur moyenne de 22,7 cm² par m², varie dans les mêmes proportions que la densité de 9 à 48 cm² par m², mais sans relations avec celle-ci. Les jeunes pousses issues des nombreuses racines superficielles ont montré une densité moyenne de 7 par m², également très variable ; à la périphérie des fourrés, elles apparaissent jusqu'à plus d'un mètre des tiges les plus externes, contribuant ainsi à leur extension centrifuge (voir fig. 2).

La répartition des tiges d'un diamètre supérieur à 1 cm peut être assimilée à une exponentielle (fig. 3). Si x représente les clas-

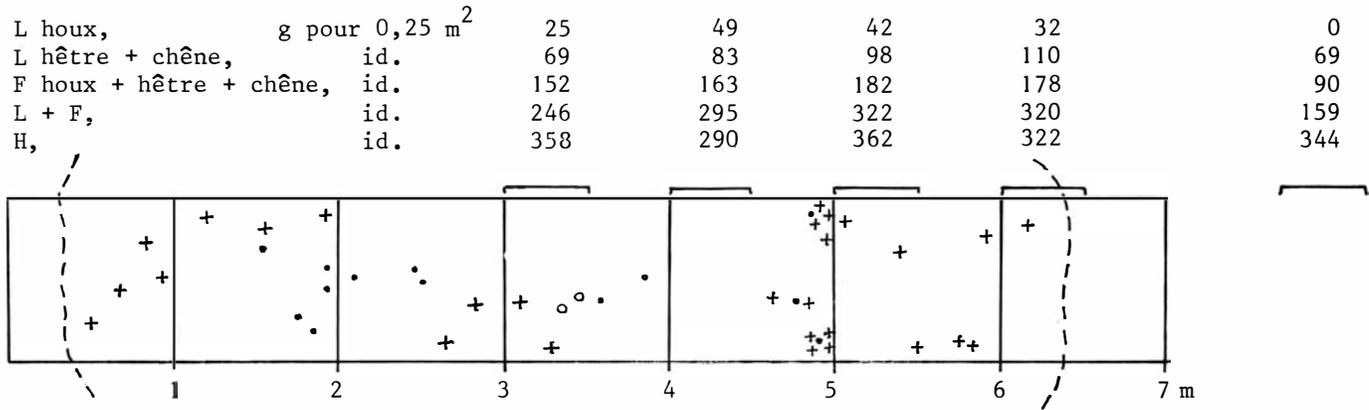


Figure 2. — Section radiale dans un fourré de houx : tiges de diamètre supérieur (o) et inférieur (.) à 45 mm à 25 cm au-dessus du sol, tiges feuillées provenant de drageons (+), limite extérieure des couronnes (— — —).
Quantités de litière (L et F) et d'humus H sur 0,25 m².

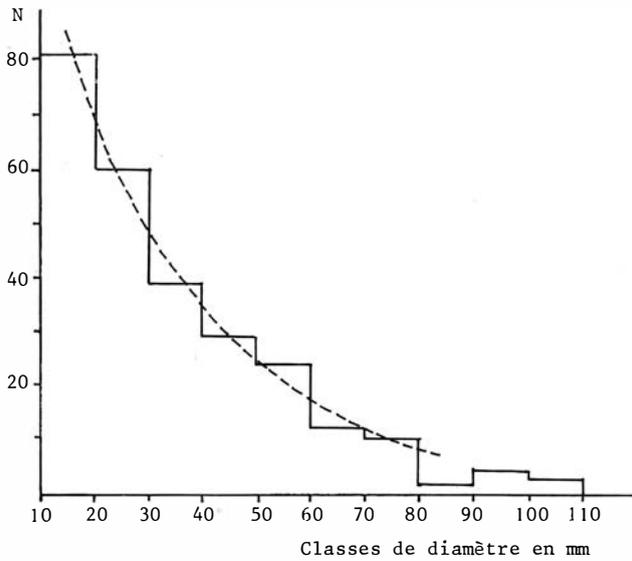


Figure 3. — Répartition du nombre de tiges N en classes de diamètre de 10 mm à 0,25 m au-dessus du sol, et ajustement à une exponentielle.

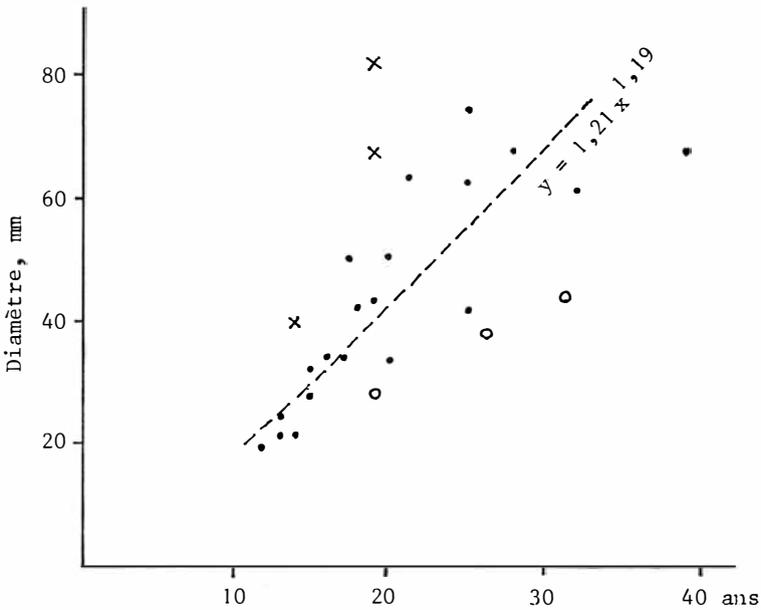


Figure 4. — Relation entre l'âge et le diamètre à 0,25 m des tiges dans les fourrés sous ombrage modéré (.) et courbe de régression correspondant à une fonction puissance. Relation pour trois tiges de fourrés en clairière (x) et sous l'ombre forte de gaulis de hêtres (o).

ses de diamètre et N le nombre de tiges par classe de 10 mm, l'équation obtenue est la suivante :

$$N = 142,8 \times 1,036^{-x}$$

avec une corrélation $r^2 = 0,983$ si l'on fait abstraction des trois classes les plus élevées en raison de leur faible effectif. Ceci indique que les populations de tiges des fourrés de houx se maintiennent dans un état moyen d'équilibre structural, les chances de passer d'une catégorie dimensionnelle à la catégorie supérieure étant égales.

La relation âge-diamètre a été établie dans les conditions d'ombrage modéré, qui sont de beaucoup les plus fréquentes. Pour la tranche d'âges entre 12 et 40 ans, la dispersion augmente avec l'âge et trouve sa meilleure représentation par une fonction puissance ($r^2 = 0,77$) (fig. 4). Quelques comptages de cernes effectués sur des houx de stations découvertes et de sous-bois très ombragés encadrent ces mesures, indiquant une croissance plus rapide pour les premiers, plus lente pour les seconds (fig. 4).

APPAREIL FOLIAIRE

Le nombre de feuilles produites par les pousses annuelles diffère de façon significative selon les conditions microclimatiques dans lesquelles se trouvent les peuplements : la moyenne, établie sur six années (1968-1970, 1977-1979) à raison de 30 à 40 rameaux par station, figure au Tableau II. La durée moyenne de vie des feuilles a été établie par l'inventaire des feuilles présentes par rapport aux feuilles produites sur ces mêmes rameaux après la période de chute importante, qui a lieu au moment du développement des nouvelles feuilles. Cette durée de vie ne diffère pas significativement selon l'éclairement reçu (Tableau II) ; nos valeurs sont encadrées par celles obtenues en Angleterre par Peterken et Newbould (1966) qui, sous forêt de chênes et de hêtres, mentionnent des âges moyens compris entre 1,6 et 2,4 ans. Les courbes de la figure 5 montrent que la mortalité est la plus importante à 2 et 3 ans, avec cependant quelques différences selon les stations.

L'indice de surface foliaire (ou LAI : « leaf area index ») a été établi à partir de la chute de feuilles annuelle mesurée selon une méthode décrite plus loin, en faisant l'hypothèse que la surface totale des feuilles nouvellement formées est égale à celle des feuilles tombant au sol, on a établi la masse équivalente de feuilles vivantes en ajoutant au poids de la récolte totale 10 %, représentant la perte moyenne de matière sèche au sol entre deux récoltes successives à intervalles d'un mois, puis 14 % de cette dernière valeur représentant la perte de poids des feuilles entre

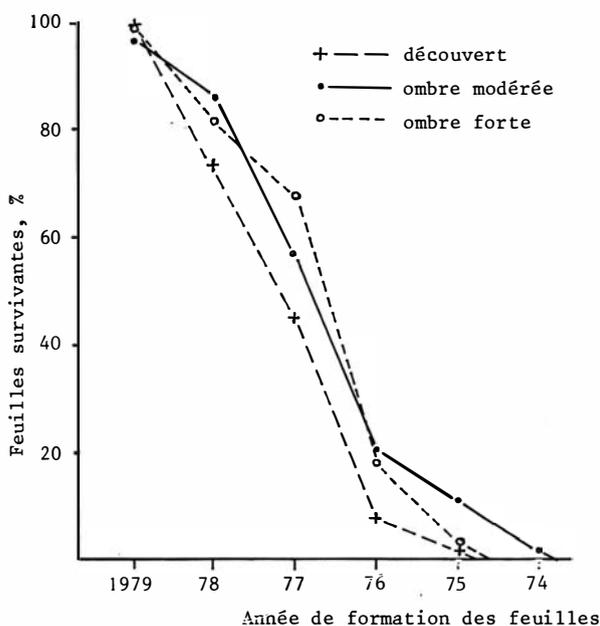


Figure 5. — Persistance des feuilles en fonction de leur âge sur les rameaux de houx dans des stations d'éclaircement relatif différent.

l'état vert et le moment de la chute. Par ailleurs, la relation entre poids de matière sèche et surface simple a été établie pour les feuilles de 1 à 4 ans dans les trois conditions d'éclaircement relatif, ces rapports étant pondérés par la proportion des feuilles d'âge différent présentes sur les rameaux après la période de chute ; ils montrent une diminution très significative avec celle de l'éclair-

TABLEAU II

Quelques caractéristiques foliaires du houx.

	Découvert	Ombre modérée	Ombre forte
Nombre de feuilles produites	9,5	8,3	4,4
Durée de vie moyenne, années	1,84	2,07	1,99
Rapport moyen $\frac{\text{poids sec, mg}}{\text{surface, cm}^2}$	19,7	14,6	11,0
Indice de surface foliaire	2,09	2,25	1,85
$\frac{\text{m}^2 \text{ de surf. foliaire simple}}{\text{m}^2 \text{ de sol}}$			

rement (Tableau II). Ce même Tableau montre que par contre les indices foliaires sont peu différents. En Angleterre, Peterken et Newbould (1966) ont relevé des indices foliaires de 2,1 et 2,4 sous chênes (ombre modérée), mais de 1,4 seulement sous hêtres (ombre forte).

BIOMASSE ET PRODUCTIVITÉ AÉRIENNES

Sur un échantillon de 8 tiges de diamètre croissant, on a établi la relation allométrique entre la biomasse B et les paramètres dimensionnels D et H, où D est le diamètre à 25 cm au-dessus du sol et H la hauteur totale. L'introduction de cette dernière n'améliorant pas la précision de la relation, nous avons retenu le diamètre seul, qui conduit à l'équation suivante :

$$\log B = 2 + 2,35 \log D \quad (r^2 = 0,997)$$

Appliquée à l'échantillon de 138 m² décrit plus haut, cette relation donne une biomasse aérienne totale de 5,4 kg m⁻² en moyenne, avec des variations importantes entre les fourrés. On a constaté d'autre part que le rapport en masse sèche des axes, des rameaux et des feuilles varie avec l'âge dans le sens d'une augmentation relative de l'axe et d'une diminution concomitante des rameaux et des feuilles, ces dernières tombant de 15-20 % sur les individus de 10 à 15 ans à moins de 9 % sur ceux de plus de 30 ans. La biomasse foliaire est en été de 280 g m⁻², soit 5,3 % de l'ensemble de la biomasse aérienne. Selon Peterken et Newbould (1966), des peuplements âgés de 80 à 94 ans sous couverts de chênes et hêtres ont une biomasse aérienne semblable : 56 t ha⁻¹ en moyenne, dont 6 % de feuilles.

La production ligneuse aérienne annuelle a été estimée par l'utilisation de la relation entre l'âge et la biomasse sur le même échantillon qui a servi à établir la relation entre diamètre et biomasse (voir p. 320) et à appliquer à l'inventaire des 17 fourrés sous ombre modérée. Cette estimation de l'« accroissement courant » est de 0,46 kg m⁻²an⁻¹, soit 9 % de la biomasse ligneuse, valeur assez élevée en rapport avec la durée de vie des feuilles qui augmente leur importance relative dans la biomasse totale. À cette production aérienne il convient d'ajouter celle des feuilles qui est d'environ 0,14 kg m⁻², soit un total de 0,6 kg m⁻² par an. Peterken et Newbould (1966) ont estimé la production aérienne à 0,37 g m⁻² seulement dans des conditions d'éclairement relatif analogues aux nôtres, mais pour des peuplements plus âgés.

CONTRIBUTION DU HOUX AUX CYCLES BIOCHIMIQUES

Les méthodes d'analyse utilisées ont été les suivantes :

Matière organique et cendres totales : incinération à 550°C.
N total : méthode de Kjeldahl modifiée par dosage de NH₄ au moyen d'une électrode spécifique.

P : dosage colorimétrique par le méta-vanadomolybdate d'ammonium.

K, Ca, Mg : photométrie par absorption atomique.

La teneur des parties aériennes du houx en bioéléments majeurs a été établie sur les individus d'ombre modérée sacrifiés pour l'établissement de la biomasse. Aucune variation systématique n'a été observée avec l'âge. Les teneurs, rapportées à la matière sèche à 100°, figurent au Tableau III. La comparaison

TABLEAU III

*Teneur hivernale en minéralomasse et bioéléments
des organes aériens du houx en % de la matière sèche ;
rapport avec celle des jeunes hêtres.*

	Cendres totales	N	P	K	Ca	Mg
Troncs	6,48	1,29	0,075	1,82	1,29	0,26
Rameaux	5,5	1,23	0,053	1,43	1,06	0,2
Feuilles	7,36	1,38	0,04	0,81	1,12	0,3
Troncs de houx						
Troncs de hêtre	4,6	2,15	3,4	2,1	3,2	4,7
Feuilles de houx						
Feuilles de hêtre	1,0	1,0	1,1	0,8	0,85	1,2

TABLEAU IV

*Quantité de macroéléments dans la biomasse aérienne de fourrés
de houx et de jeunes peuplements de hêtres, en g m⁻².*

	N	P	K	Ca	Mg
a) Fourrés de houx	69,2	3,5	85,7	65,4	13,5
b) Gaulis de hêtre (phase feuillée)	48	1,66	10,3	30,1	4,8
Rapport a/b	1,44	2,1	8,2	2,2	2,8

avec les valeurs obtenues pour des hêtres d'âge équivalent dans les réserves de la Tillaie et du Gros-Fouteau met en évidence une richesse plus grande des tiges de houx en tous ces éléments, particulièrement le potassium, mais peu de différences quant aux feuilles à l'exception d'une plus grande richesse en magnésium. Les quantités d'éléments ainsi stockés dans la biomasse aérienne des fourrés de houx comparativement aux peuplements de hêtres d'âge équivalent (gaulis de 25-30 ans) (G. Lemée, 1978) font l'objet du Tableau IV : on voit que l'immobilisation pour une égale surface de terrain est plus grande dans les peuplements de houx, particulièrement en ce qui concerne le potassium.

La chute des feuilles, qui est la composante essentielle du flux de matière organique et d'éléments nutritifs de la plante vers le sol, a été mesurée par prélèvements mensuels sur des surfaces permanentes de 1 m² établies sous 16 fourrés à raison d'une surface par fourré. La chute de feuilles a été suivie pendant deux années entières, 1968 et 1970, avec 8 surfaces communes et 8 surfaces différentes. Bien que la récolte moyenne annuelle par m² ait été identique, des différences très significatives apparaissent entre fourrés selon leur microclimat lumineux :

clairières (4 mesures) :	141 ± 7,66*	g de mat. sèche
ombre modérée (17 mesures) :	95 ± 4,13	
ombre forte (11 mesures) :	64,5 ± 2,42	

La perte de poids des feuilles dans le mois qui suit leur chute étant de 20 %, il faut majorer d'au moins 10 % les valeurs ci-dessus pour connaître la masse de feuilles tombant au sol annuellement. On obtient alors 155 g m⁻² dans les clairières, 105 g m⁻² sous l'ombre modérée des futaies de chênes et hêtres, 72 g m⁻² sous l'ombre forte des gaulis de hêtres.

La teneur en bioéléments majeurs des feuilles à leur chute et la quantité de ceux-ci retournant au sol sous les fourrés en conditions d'ombrage modéré font l'objet du Tableau V. La comparaison avec le Tableau III montre qu'au moment de la chute les feuilles ont perdu une partie de leur azote par rapport à l'ensemble des feuilles vivantes alors que la teneur en Ca et Mg est plus élevée.

La vitesse de décomposition de cette litière et l'évolution de son stock d'éléments majeurs ont été établies par la mise en place d'échantillons dans des sacs en filet de nylon à mailles carrées de 8 mm, d'une surface de 390 cm², appliqués sur la litière des arbres de l'automne précédent au moyen de crochets métalliques enfoncés dans le sol. On y a placé 6 g de feuilles fraîchement tombées séchées à l'air, représentant 5,5 à 5,6 g de matière sèche

* Erreur standard de la moyenne.

TABLEAU V

Teneur des feuilles à leur chute et retour annuel au sol des bioéléments sous les fourrés de houx.

	N	P	K	Ca	Mg
Teneur, % de mat. sèche	1,14	0,046	0,76	1,34	0,46
Quantité, g m ⁻²	1,2	0,048	0,8	1,41	0,48

à 100°C. Une première série de 20 sacs a été mise en place en juillet 1968 et suivie pendant un an. Une seconde série, mise en place en juillet 1974, a été maintenue jusqu'en septembre 1976, soit 26

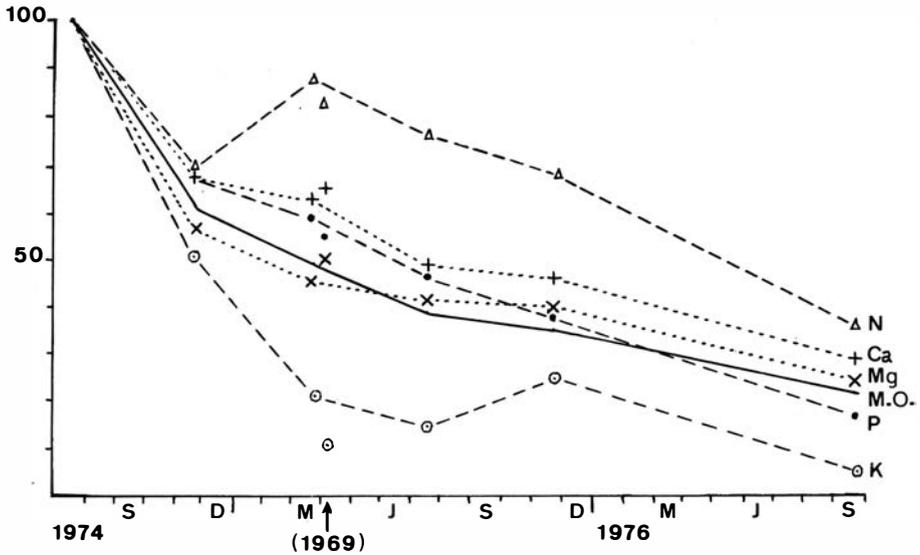


Figure 6. — Evolution in situ de la matière organique (M.O.) et des bioéléments majeurs, en % de la quantité initiale, de la litière de feuilles du houx de juin-juillet 1974. On a représenté par les mêmes signes le contenu relatif en éléments de la litière de juin-juillet 1968 en avril 1969.

mois. L'évolution de la matière sèche, pratiquement identique à celle de la matière organique s. str. (MO, fig. 6), a été la suivante par rapport à la quantité initiale :

12-VII-68 : 100	17-VII-74 : 100
13-VIII-68 : 79	26-XI-74 : 61
4-X-68 : 66	25-III-75 : 50
3-IV-69 : 52	17-VII-75 : 37
16-VII-69 : 40	26-XI-75 : 34
	29-IX-76 : 22

La perte de poids, d'abord rapide (20 % après un mois), ralentit pour atteindre respectivement 60 et 63 % au bout d'un an. La durée de demi-décomposition, de 8 à 9 mois, est semblable à celle de la litière de charme dans la même parcelle, mais beaucoup plus courte que celle du chêne et du hêtre qui est de 16 à 19 mois (Lemée et Bichaut, 1973).

La quantité d'éléments nutritifs majeurs contenus dans la litière diminue dans des proportions différentes (fig. 6). L'azote, après une période de diminution proche de celle de la matière sèche, voit sa quantité augmenter de façon absolue au cours du premier hiver, tant en 1969 qu'en 1975. Cette augmentation pose le problème de son origine ; depuis les premières observations de C. Olsen (1933), elle a été constatée à plusieurs reprises et particulièrement par nous sur les litières de hêtre et de chêne dans les réserves de la Tillaie et du Gros-Fouteau (Lemée et Bichaut, 1973). Cet enrichissement, rapporté à un poids égal de litière produite, est du même ordre ; par unité de surface, il représente 0,24 g m⁻² de litière de houx alors qu'il atteint 1 g m⁻² dans la litière des hêtres avoisinants.

La teneur de la litière du houx en phosphore subit une élévation moins importante que celle de l'azote et ne se traduit pas par une augmentation en valeur absolue.

Le potassium est rapidement entraîné hors de la litière qui n'en contient plus que 10 à 20 % dès la fin du premier hiver. Un enrichissement apparaît cependant à l'automne suivant, qui a été également observé dans les litières de hêtre et de chêne de la même parcelle et qui semble dû à un apport par pluviollessivage (Lemée, 1974).

Le calcium montre un enrichissement relatif, tandis que la teneur en magnésium varie très peu.

COUVERTURE ORGANIQUE DU SOL SOUS FOURRÉS DE HOUX

La litière sous fourrés de houx se constitue par la chute alternante des feuilles du houx entre mai et juillet (fig. 7) et des feuilles de chêne et de hêtre en automne, à laquelle s'ajoute pour une faible part les écailles de bourgeons de hêtre en mai et les glands, fâines et cupules en automne.

D'un point de vue quantitatif, on constate une accumulation de litière plus grande sous les fourrés qu'à l'extérieur, due pour une part à l'apport supplémentaire que constituent les feuilles du houx, mais aussi, tout au moins sur la bordure des fourrés et lorsque le voisinage est assez libre de végétation basse, à une accumulation par le vent de feuilles mortes des arbres en période dé-

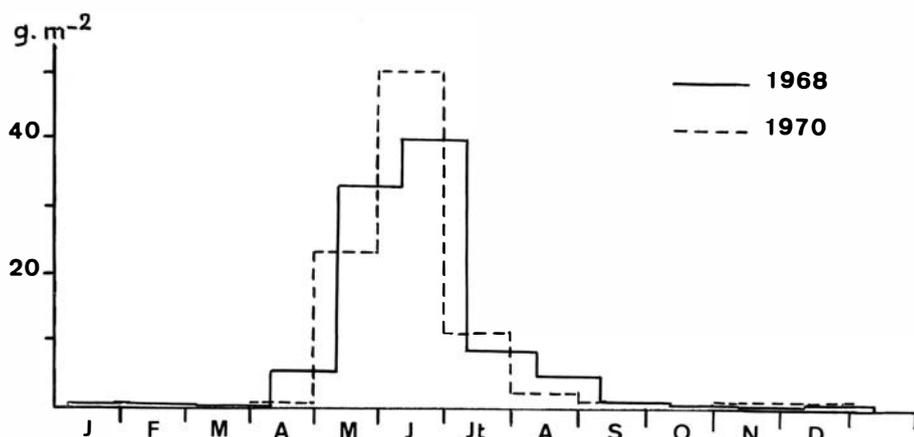


Figure 7. — Evolution mensuelle de la chute de litière de feuilles du houx en 1968 et en 1970 (en matière sèche à 100°).

feuillée lorsque celles-ci sont sèches. Aussi l'épaisseur de la litière augmente-t-elle brusquement à l'aplomb des couronnes extérieures du houx. En juillet, la masse de litière de feuilles accumulée est de 960 à 1280 g de matière sèche par m² alors qu'à proximité des fourrés elle est seulement de 600 à 750 g. La figure 2 donne un exemple de cette répartition.

La vitesse de décomposition globale de la litière dans les fourrés et hors de ceux-ci est semblable comme le montre l'égalité

TABLEAU VI

Stocks de macroéléments dans les horizons holorganiques sous un fourré de houx et au voisinage de celui-ci en juillet (fin de la chute des feuilles du houx), en g m⁻².

	Mat. org. *	N	P	K	Ca	Mg
<i>Sous fourré :</i>						
L houx	145	1,89	0,057	1,49	2,22	0,87
L hêtre + chêne	338	3,46	0,136	3,20	4,40	0,80
F houx + hêtre + chêne	612	7,62	0,51	3,65	9,15	2,19
Total L + F	1 070	12,97	0,703	8,34	15,77	3,86
H	1 210	17,23	0,811	1,18	17,3	3,72
<i>Hors fourré :</i>						
L hêtre + chêne	259	2,87	0,112	2,65	3,64	0,66
F hêtre + chêne	332	3,0	0,28	1,98	4,96	1,19
L + F	591	5,87	0,392	4,63	8,6	1,85
H	1 375	16,8	0,8	1,48	17,8	2,90

* Matière sèche moins les cendres totales.

des rapports L/F, où L est la litière de moins d'un an et F celle de plus d'un an.

La quantité d'éléments minéraux dans le compartiment litière est dans ces conditions sensiblement plus élevée sous les fourrés qu'à l'extérieur. Le tableau VI, qui se rapporte à la figure 2, en donne un exemple.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La forêt naturelle des réserves biologiques se présente comme un ensemble de petites unités qui, à des échelles différentes, réalisent une structure hétérogène : groupements végétaux différents selon une séquence de sols, phases successives d'une évolution cyclique allant de la clairière à la futaie sénescente, présence de chênes mêlés aux hêtres dans les peuplements âgés, strate herbacée en mosaïque, auxquels s'ajoute, dans la réserve du Gros-Fouteau, un peuplement arbustif de fourrés de houx. La publication synthétique des travaux réalisés dans le cadre du Programme Biologique International a intégré la part de ces fourrés dans les résultats quantitatifs globaux sur la biomasse, la productivité et les cycles biochimiques (Lemée et coll., 1978). Nous présentons ici les caractéristiques propres de cet élément structural.

Sur le plan mésologique, les conditions microclimatiques sont modifiées notamment par l'interception permanente du rayonnement solaire qui est réduite au niveau du sol entre 20 et 60 % du rayonnement atteignant les couronnes. Cet ombrage supplémentaire est une cause manifeste de l'absence de végétation herbacée sous les fourrés. Une autre cause de cette absence paraît se trouver dans l'épaisseur de la couverture de litière qui est sensiblement augmentée à la fois par l'apport vertical du houx et par l'apport latéral de feuilles des arbres avoisinants. Il est difficile de détecter actuellement une influence de cette accumulation sur le type d'humus en raison de la faible ancienneté des fourrés actuels ; cependant Dimbleby et Gill (1955) ont rapporté la formation d'un humus à caractères de mull sur des sols podzoliques à moder semblables à celui du Gros-Fouteau.

L'établissement de peuplements denses de houx dans l'écosystème provoque une augmentation de la biomasse végétale vivante malgré l'élimination des strates basses ; ces dernières sont d'ailleurs pondéralement négligeables dans les associations acidiphiles du Gros-Fouteau alors que la biomasse aérienne du houx est de 5,4 kg m⁻² et sa biomasse totale de 7,45 kg m⁻² si l'on adopte pour les appareils souterrains le rapport de 38 % des parties aériennes établi par Peterken et Newbould (1966). Ceci représente un supplément de 21 % de la biomasse au stade de la futaie dans les surfaces colonisées par le houx, mais de 2 % seulement pour

l'ensemble du stade de futaie dont un dixième de la surface est colonisé actuellement.

Cette augmentation de biomasse a pour conséquence une augmentation de la productivité primaire qui, avec $0,45 \text{ kg m}^{-2}$ dans ses parties aériennes, atteint la moitié de la strate arborescente de la futaie dans les périmètres occupés par le houx. L'« efficacité photosynthétique nette », rapport de l'énergie fixée dans la biomasse à l'énergie incidente solaire, se trouve ainsi sensiblement augmentée. Pour le stade de futaie, où sont localisés les deux tiers des fourrés de houx, elle passe de 1 % à 1,5 % pour une année entière et dans la tranche du rayonnement photosynthétiquement actif (400 à 750 nm). Les fourrés se trouvant dans les clairières naturelles et sur leurs bordures ont une plus grande production par unité de surface et exercent une action importante dans la reconstitution de la biomasse à ce stade de l'évolution cyclique. Par contre, les fourrés sous gaulis de hêtre, très ombragés et d'ailleurs peu nombreux, jouent un rôle très secondaire dans leur production.

Le complément de production aérienne apporté par les peuplements de houx contribue pour les trois quarts à l'augmentation de biomasse ligneuse et pour un quart à l'alimentation de la couverture organique du sol. Cette activité se traduit à la fois par une immobilisation dans la biomasse et par un recyclage plus important des éléments minéraux et de l'azote. L'immobilisation dans la biomasse aérienne seule représente pour les peuplements sous futaie une augmentation de 35 % de Ca, 47 % de N, 54 % de Mg, 100 % de P et 160 % de K. Le retour annuel au sol par la litière — le pluviollessivage n'ayant pas été mesuré — représente un appoint de 20 % pour N, P et K, de 27 % pour Ca et de 60 % pour Mg à l'apport par la litière des arbres. La strate arbustive du houx intervient donc surtout comme un accumulateur de potassium et comme un accélérateur du cycle du magnésium.

L'évolution du peuplement de houx du Gros-Fouteau est manifestement dans le sens d'une extension selon deux processus : la formation périphérique de drageons qui évoluent en nouveaux individus et les germinations qui apparaissent au voisinage des fourrés. En 1979, ces dernières ont été très nombreuses et n'ont subi qu'une faible mortalité cette même année, sauf sous les fourrés, d'où elles sont disparues. De jeunes individus isolés, issus de germinations, représentent l'amorce de nouveaux fourrés.

Les individus centraux des fourrés, les plus âgés, ne dépassent qu'exceptionnellement une cinquantaine d'années, ce qui dénote le caractère récent du peuplement (1). La répartition actuelle des

(1) La réserve voisine, dite des Hauteurs de la Solle, renferme par contre des exemplaires vieux de plus de cent ans, qui pourraient être à l'origine des fourrés du Gros-Fouteau.

fourrés peut s'expliquer par l'état du peuplement ligneux au moment de leur établissement : les vieux peuplements avec présence du chêne, où se sont ouvertes la plupart des clairières actuelles, constituaient alors l'habitat optimal pour la survie des semis. Réciproquement, le houx exerce sur la régénération des espèces arborescentes une action défavorable, en entravant leur germination, les semis n'ayant de possibilités d'implantation que dans les espaces non colonisés par lui. Il contribuerait donc, dans la phase actuelle, à retarder le remplacement des chênes par une hêtraie dense. Cependant, cette extension paraît destinée, dans un avenir plus ou moins lointain, à s'inverser en régression par suite de la disparition progressive des vieux chênes, favorables au houx, devant le hêtre. La réserve de la Tillaie, proche de celle du Gros-Fouteau et dans des conditions stationnelles identiques, mais où les chênes ont presque disparu, ne possède que des buissons bas et isolés de houx ; elle semble parvenue à l'état stable climacique tandis que le Gros-Fouteau ne l'aurait pas encore atteint : l'extension du houx y représenterait un stade préclimacique.

SUMMARY

Holly bushes form an important structural unit in some natural reserves of the Fontainebleau forest (60 km S.E. of Paris). Due to the high stem density of the holly, its great basal area and the longevity of its leaves (about two years), the biomass and the global productivity of the mature beech-oak forest are appreciably increased.

This additional production brings about a large immobilisation and important turn-over of nutrients. Holly plays an important role as potassium accumulator and magnesium cycle accelerator.

The leaf litter, falling alternately from holly and trees, is appreciably increased in volume and its mineral and nitrogen contents are enriched. During the first months following leaf drop, decomposition of the holly litter is very rapid.

The actual evolution of holly populations tend to be extended by the peripheral formation of suckers and by seedlings. Under the bushes, deep shade and thick litter accumulation inhibit any regeneration. The progressive substitution of old oaks by beeches is unfavorable to holly. The presence of holly stands could represent a preterminal stage of this forest succession.

BIBLIOGRAPHIE

- BÉDÉNEAU, M. (1971). — *Carte du peuplement ligneux du Gros-Fouteau*, parcelle n° 277, au 1/1 000°. Labor. de Biologie vég., Fontainebleau.
- CLABAULT, G. (1978). — *Etude écologique du houx (Ilex aquifolium L.) : analyse stationnelle et étude écophysiological de la photosynthèse*. Thèse de troisième cycle, Univ. Paris-Sud, Orsay, multigr., 146 p.
- COMBRES, J.C., BONHOMME, R., BALDY, C., GOILLOT, C., de PARCEVAUX, S. (1970). — Un pyranomètre linéaire destiné à la mesure du rayonnement sous couvert végétal. In : *Tech. d'étude des fact. phys. de la Biosphère*, INRA Paris : 59-70
- DIMBLEBY, G.W. et GILL, J.M. (1955). — The occurrence of podzols under deciduous woodland in the New Forest. *Forestry*, 28 : 95-106.
- GOUNOT, M. (1969). — *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson et Cie, Paris, 314 p.
- LEMÉE, G. (1974). — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. IV. Entrée d'éléments minéraux par les précipitations et transfert au sol par le pluviollessivage. *Œcol. plant.*, 9 : 187-200.
- LEMÉE, G. et BICHAUT, N. (1973). — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. II. Décomposition de la litière des arbres et libération des bioéléments. *Œcol. plant.*, 8 : 153-173.
- LEMÉE, G. et coll. (1978). — La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In : *Problèmes d'Ecologie : structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres*, M. Lamotte et F. Bourlière (éd.), Masson, Paris, pp. 75-128.
- OLSEN, C. (1933). — Studies of nitrogen fixation. I. Nitrogen fixation in dead leaves of forest beds. *C. R. Labor. Carlsberg*, 19 : 1-36.
- PETERKEN, G.F. (1966). — Mortality of Holly (*Ilex aquifolium* L.) seedlings in relation to natural regeneration in the New Forest. *J. Ecol.*, 54 : 259-269.
- PETERKEN, G.F. et LLOYD, P.S. (1967). — Biological flora of the British Isles. *Ilex aquifolium* L. *J. Ecol.*, 55 : 841-858.
- PETERKEN, G.F. et NEWBOULD, P.J. (1966). — Dry matter production by *Ilex aquifolium* L. in the New Forest. *J. Ecol.*, 54 : 143-150.
- PONTAILLER, J.Y. (1979). — *La régénération du hêtre en forêt de Fontainebleau, ses relations avec les conditions hydriques stationnelles*. Thèse de troisième cycle, Univ. Paris-Sud, Orsay, multigr., 98 p. + annexes.
- SVED, F. et EISENHART, C. (1943). — Tables for testing randomness of grouping in a sequence of alternatives. *Ann. Mathem. Statistics*, 14 : 66-87.
- SCHMITT, A. et FAILLE, A. (1973). — *Etudes sur la productivité d'écosystèmes en forêt de Fontainebleau*. Rapport d'activité de la R.C.P. n° 165, multigr., 35 p.