

Productivity of forest ecosystems

*Proceedings of the Brussels
symposium organized by
Unesco and the International
Biological Programme
(27-31 October 1969)*

Edited by P. Duvigneaud

Productivité des écosystèmes forestiers

*Actes du colloque de Bruxelles
organisé par l'Unesco
et le Programme biologique
international
(27-31 octobre 1969)*

Texte mis au point par P. Duvigneaud

Unesco Paris 1971

Titles in this series / Dans cette collection:

1. *Ecology of the subarctic regions. Proceedings of the Helsinki symposium / Écologie des régions subarctiques. Actes du colloque d'Helsinki.*
2. *Methods of study in soil ecology. Proceedings of the Paris symposium / Méthodes d'étude de l'écologie des sols. Actes du colloque de Paris.*
3. *The origin of Homo sapiens. Proceedings of the Paris symposium / Origine de l'homme moderne. Actes du colloque de Paris.*
4. *Productivity of forest ecosystems. Proceedings of the Brussels symposium / Productivité des écosystèmes forestiers. Actes du colloque de Bruxelles.*



1972

International
Book year
Année internationale
du livre

Published by the
United Nations Educational, Scientific
and Cultural Organization
Place de Fontenoy, 75 Paris-7^e

Printed by Imprimeries Populaires, Geneva

Publié par
l'Organisation des Nations Unies pour
l'éducation, la science et la culture,
place de Fontenoy, 75 Paris-7^e

Imprimeries Populaires, Genève



Foreword

This publication in the Unesco series *Ecology and Conservation* contains the papers presented at the Symposium on the Productivity of Forest Ecosystems organized by Unesco and the International Biological Programme (IBP), with the assistance and support of the Government of Belgium, at the Palais des Congrès, Brussels, from 27 to 31 October 1969. Professor P. Duvigneaud, Director of the Laboratory of Systematic Botany and Ecology at the University of Brussels and chairman of the symposium, has also chosen for inclusion in this publication several complementary articles not presented directly at the symposium.

A list of the 120 participants from some twenty-five countries who attended the symposium is given in at the end of this work.

Following the IBP Woodlands Workshop held in Tennessee (United States) in August 1969, the main objective of the Brussels meeting was to draw together and compare the data obtained in projects on productivity and energy flow in woodland and forest ecosystems. The programme consisted of some twenty papers which attempted to summarize present knowledge of aspects of forest productivity at all trophic levels, in both temperate and tropical zones. These papers, most of which were circulated in advance for discussions at the meeting, were not essentially original scientific contributions, but rather reviews or progress reports of projects on forest productivity. They summarized results obtained to date and outlined future work plans, thus helping to facilitate further international integration and cooperation among projects in the biome. A number of shorter reports were also presented to the meeting.

The symposium was opened by a welcoming address by P. Vermeulen, Minister of National Education and Flemish Culture in Belgium, followed by an opening address by G. Budowski of the Unesco Secretariat.

The programme of the meeting fell under the following ten main sections: I. Forest bioclimatology and

Avant-propos

La présente publication, qui fait partie de la collection "Écologie et conservation", contient les communications présentées au Colloque sur la productivité des écosystèmes forestiers, organisé par l'Unesco et le Programme biologique international (PBI), avec l'assistance et l'aide financière du gouvernement belge, au Palais des Congrès de Bruxelles, du 27 au 31 octobre 1969; elle comporte, en outre, certains articles complémentaires choisis par le professeur P. Duvigneaud, directeur du Laboratoire de botanique systématique et d'écologie de l'Université de Bruxelles, président du colloque.

Plus de 120 participants de quelque 25 pays ont assisté au colloque; on trouvera leurs noms à la fin de cet ouvrage.

Après la réunion du groupe de travail sur l'étude de la productivité des forêts, organisée par le PBI au Tennessee (États-Unis d'Amérique), en août 1969, le principal objectif de Bruxelles était de rassembler et de comparer les données obtenues au cours des travaux sur la productivité et le flux d'énergie dans les écosystèmes forestiers. Le colloque avait à examiner une vingtaine de communications qui tentaient de résumer l'état actuel des connaissances sur les différents aspects de la productivité forestière à tous les niveaux trophiques, tant dans les zones tempérées que dans les zones tropicales. Ces communications, dont les textes ont été, pour la plupart, distribués à l'avance, n'étaient pas essentiellement des études scientifiques originales, mais plutôt des rapports sur des travaux en préparation ou en cours. Elles récapitulaient les résultats obtenus jusqu'à présent et indiquaient les grandes lignes des plans de travail futurs, contribuant ainsi au progrès de l'intégration et de la coopération internationales dans les recherches sur le biome. Un certain nombre de rapports plus brefs ont également été présentés au colloque.

M. P. Vermeulen, ministre de l'éducation nationale et de la culture néerlandaise de Belgique, a souhaité la bienvenue aux participants; puis M. G. Budowski, du Secrétariat de l'Unesco, a prononcé une allocution.

phenology; II. Forest edaphology; III. Primary productivity (concepts and methods, primary productivity of boreal forests, resinous forests and plantations, mixed forests, deciduous forests, evergreen deciduous forests, tropical and equatorial forests); IV. Secondary productivity; V. Litter decomposition—forest soil fauna and flora; VI. Nutrient and “N” cycling; VII. Mathematical models; VIII. Data extension including cartography; IX. Reports on the synthesis of results of integrated projects; X. Remarks and conclusions.

Following the presentation of papers and discussion, visits were arranged to the Belgian IBP forest project at Virelles and the Solling project in the Federal Republic of Germany.

It is hoped that this volume will prove of practical value to those concerned with the study of forest ecosystems, particularly at the time of the launching of the new intergovernmental and interdisciplinary programme of Unesco on “Man and the Biosphere”.

The choice of observations discussed and the opinions and interpretations expressed are those of the authors.

Le programme du colloque se divisait en dix grandes sections: 1. Bioclimatologie et phénologie forestières; 2. Édaphologie forestière; 3. Productivité primaire (méthodes et concepts, forêts boréales, forêts et plantations de résineux, forêts mixtes, forêts feuillues caducifoliées, forêts feuillues sempervirentes, forêts tropicales et équatoriales); 4. Productivité secondaire; 5. Décomposition de la litière, pédofaune et pédoflore forestières; 6. Cycle des éléments biogènes et cycle de l'azote; 7. Modèles mathématiques; 8. Extension des résultats, y compris cartographie des écosystèmes; 9. Rapports sur la synthèse des résultats de projets intégrés; 10. Remarques et conclusions.

Après la présentation des communications et les débats qui ont suivi, des visites ont été organisées à Virelles, en Belgique, où un projet forestier du PBI est en cours, et à Solling, en République fédérale d'Allemagne, où un autre projet est en voie de réalisation.

Le présent volume aura un intérêt pratique pour les spécialistes des écosystèmes forestiers, tout particulièrement au moment où l'Unesco lance son programme intergouvernemental et interdisciplinaire sur l'homme et la biosphère.

Il va sans dire que les auteurs assument la responsabilité du choix des informations données et des opinions exprimées.

Contents / Table des matières

Remarques préliminaires concernant la productivité des écosystèmes forestiers et le programme "Productivité forestière" du Programme biologique international, par P. Duvigneaud	13
<i>Preliminary remarks concerning the productivity of forest ecosystems [Summary]</i>	17
I FOREST BIOCLIMATOLOGY AND PHENOLOGY	
BIOCLIMATOLOGIE ET PHÉNOLOGIE FORESTIÈRES	
A. Galoux	Flux et transferts d'énergie au niveau des écosystèmes forestiers 21
	<i>Flux and transfer of energy in forest ecosystems [Summary]</i> 37
G. Schnock	Le bilan de l'eau dans l'écosystème forêt. Application à une chênaie mélangée de haute Belgique 41
	<i>The water balance in the forest ecosystem. Example of a mixed deciduous oak wood in Haute Belgique [Summary]</i> 46
A. A. Molchanov	Cycles of atmospheric precipitation in different types of forests of natural zones of the U.S.S.R. 49
	<i>Cycles des précipitations atmosphériques dans divers types de forêts de zones naturelles de l'URSS [Résumé]</i> 66
	Discussion on the climatope / Discussion sur le climatope 69
H. Lieth	The phenological viewpoint in productivity studies 71
	<i>Les aspects phénologiques dans les recherches sur la productivité [Résumé]</i> 80
II FOREST EDAPHOLOGY	
ÉDAPHOLOGIE FORESTIÈRE	
G. Manil	L'édaphologie forestière. Principes et techniques de recherche 87
	<i>Forest edaphology—principles and research techniques [Summary]</i> 99
B. Ulrich	The ecological information value of soil chemical data 101
	<i>Validité des données chimiques du sol en tant qu'information écologique [Résumé]</i> 104
	Discussion on the edaphotope / Discussion sur l'édaphotope 107

III PRIMARY PRODUCTIVITY
PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE

1. Concepts and methods / Méthodes et concepts

P. Duvigneaud	Concepts sur la productivité primaire des écosystèmes forestiers	111
	<i>Some thoughts on the primary productivity of forest ecosystems [Summary]</i>	137
E. D. Schulze, W. Koch	Measurement of primary production with cuvettes	141
	<i>Mesure de la productivité primaire par la méthode des échanges de gaz en cuvettes [Résumé]</i>	156
R. H. Whittaker, G. M. Woodwell	Measurement of net primary production of forests	159
	<i>Mesure de la productivité primaire nette de la forêt [Résumé]</i>	169
J. Delvaux	Des tables de production aux bilans énergétiques	177
	<i>From yield tables to energy balances [Summary]</i>	182

2. Primary productivity of boreal forests / Productivité primaire des forêts boréales

M. Lahdeoja	Primary production of boreal coniferous forests [Summary] / Production primaire des forêts boréales de conifères [Résumé]	187
-------------	---	-----

3. Primary productivity of resinous forests and plantations / Productivité primaire des forêts et plantations de résineux

T. Satoo	Primary production relations of coniferous forests in Japan	191
	<i>La production primaire des forêts de conifères du Japon [Résumé]</i>	202
B. Lemoine	Le pin maritime (<i>Pinus pinaster</i>) dans les Landes de Gascogne	207
	<i>Pinus pinaster in the "Landes de Gascogne" [Summary]</i>	210
P. Lossaint, M. Rapp	Le cycle du carbone dans les forêts de <i>Pinus halepensis</i>	213
	<i>The carbon cycle in forests of Pinus halepensis [Summary]</i>	215
V. Matte	<i>Pinus radiata</i> plantations in Chile. Present situation and future possibilities	217
	<i>Les plantations de Pinus radiata au Chili. Possibilités présentes et futures [Résumé]</i>	222

4. Primary productivity of mixed forests / Productivité primaire des forêts mixtes

N. Dylis	Primary production of mixed forests	227
	<i>La productivité primaire des forêts mixtes [Résumé]</i>	230

5. Primary productivity of deciduous broad-leaved forests / Productivité primaire des forêts d'essences feuillues caducifoliées

J. S. Olson	Primary productivity: temperate forests, especially American deciduous types	235
	<i>La productivité primaire des forêts tempérées et principalement des types américains d'essences feuillues caducifoliées [Résumé]</i>	256
P. Duvigneaud, P. Kestemont, P. Ambroes	Productivité primaire des forêts tempérées d'essences feuillues caducifoliées en Europe occidentale	259
	<i>Primary productivity of the temperate deciduous forests of Western Europe [Summary]</i>	269
P. Kestemont	Productivité primaire des taillis simples et concept de nécromasse	271
	<i>Primary productivity of simple coppice systems and the concept of "necromass" [Summary]</i>	278

F. Andersson	Methods and preliminary results of estimation of biomass and primary production in a south Swedish mixed deciduous woodland	281
	<i>Méthodes et résultats préliminaires de l'estimation de la biomasse et de la productivité primaire dans une forêt caducifoliée mélangée du sud de la Suède [Résumé]</i>	287
V. Biskupsky	Productivité primaire des forêts tempérées caducifoliées en Europe orientale (Tchécoslovaquie, Bulgarie, Hongrie)	289
	<i>Primary productivity of temperate deciduous forests in Eastern Europe (Czechoslovakia, Bulgaria, Hungary) [Summary]</i>	291
A. de Philippis	Les plantations de feuillus	293
	<i>Deciduous plantations [Summary]</i>	293
6. Primary productivity of evergreen broad-leaved forests / Productivité primaire des forêts feuillues sempervirentes		
P. Lossaint, M. Rapp	Répartition de la matière organique et cycle du carbone dans les groupements forestiers et arbustifs méditerranéens sempervirents (voir ci-après: "IX. Projets intégrés") <i>Distribution of organic matter, and carbon cycle in evergreen forest and shrub ecosystems in Mediterranean climates (See below: "IX. Integrated Projects")</i>	
R. B. Miller	Forest productivity in the temperate-humid zone of the Southern Hemisphere	299
	<i>La productivité des forêts dans la zone tempérée de l'hémisphère Sud [Résumé]</i>	304
7. Productivity of tropical and equatorial forests / Productivité des forêts tropicales et équatoriales		
T. Kira, H. Ogawa	Assessment of primary production in tropical and equatorial forests	309
	<i>Estimation de la productivité primaire dans les forêts tropicales et équatoriales [Résumé]</i>	319
J. Jeník	Root structure and underground biomass in equatorial forests	323
	<i>La structure des racines et leur biomasse souterraine dans les forêts équatoriales [Résumé]</i>	329
A. Dilmy	The primary productivity of equatorial tropical forests in Indonesia	333
	<i>La productivité primaire des forêts tropicales équatoriales d'Indonésie [Résumé]</i>	336
J. Parkan	Production potentielle ligneuse en région soudano-guinéenne	339
	<i>Potential timber production in the Sudan-Guinea region [Summary]</i>	340
8. Synthesis: world forest primary productivity / Synthèse: productivité primaire des forêts du monde		
N. I. Bazilevich, A. V. Drozdov, L. E. Rodin	World forest productivity, its basic regularities and relationship with climatic factors	345
	<i>La productivité forestière mondiale, ses constantes de base et ses rapports avec les facteurs climatiques [Résumé]</i>	353
IV SECONDARY PRODUCTIVITY PRODUCTIVITÉ SECONDAIRE		
1. Pests and damages caused to forests / Pestes et dégâts causés aux forêts		
P. M. Rafes	Pests and the damage which they cause to forests	357
	<i>Les pestes et les dégâts qu'elles causent aux forêts [Résumé]</i>	365

P. Grison	Observations sur l'impact des insectes défoliateurs sur la productivité primaire	369
	<i>Observations on the impact of defoliating insects on primary productivity [Summary]</i>	374
2. Productivity of forest vertebrates / Productivité des vertébrés de la forêt		
F. J. Turcek	On vertebrate secondary production of forests	379
	<i>La productivité secondaire des vertébrés des forêts [Résumé]</i>	384
C. Ferry, B. Frochot	Évolution de l'avifaune reproductrice au cours d'une succession dans une chênaie de Bourgogne	387
	<i>Changes in the reproductive avifauna in a succession in an oak wood in Burgundy [Summary]</i>	388
3. Insects of the free air space in forests / Les insectes de l'espace aérien des forêts		
J. Leclercq	Les insectes de l'espace aérien des forêts: réalités et points de vue	391
	<i>Insects of the free air space in forests: facts and viewpoints [Summary]</i>	396
S. Krizelj	L'entomofaune circulante dans la chênaie à charmes de haute Belgique	397
	<i>The "mobile" entomofauna in an oak-hornbeam forest in Haute Belgique [Summary]</i>	400
C. Verstraeten	Rôle des lépidoptères vernaux dans la productivité primaire et secondaire aérienne de 1963 à 1969 dans une chênaie à charmes de haute Belgique	403
	<i>Role of vernal Lepidoptera in primary and secondary productivity from 1963 to 1969 in an oak-hornbeam forest in Haute Belgique [Summary]</i>	409
V LITTER DECOMPOSITION—FOREST SOIL FAUNA AND FLORA DÉCOMPOSITION DE LA LITIÈRE, PÉDOFAUNE ET PÉDOFLORE FORESTIÈRES		
1. Forest soil flora / Pédo flore forestière		
M. Witkamp	Forest soil microflora and mineral cycling	413
	<i>Microflore des sols forestiers et cycle des éléments minéraux [Résumé]</i>	422
D. Parkinson	Studies on fungi in Canadian aspen forest soils	425
	<i>Études sur les champignons dans les sols de la peupleraie canadienne [Résumé]</i>	430
2. Soil invertebrates: systematics and populations. Regulation of soil communities to encourage useful forms and discourage harmful species / Invertébrés du sol: systématique et populations. Aménagement des communautés du sol pour favoriser les formes bénéfiques et décourager les espèces nuisibles		
M. S. Ghilarov	Invertebrates which destroy the forest litter and ways to raise their activity	433
	<i>Invertébrés détruisant la litière des forêts et moyens d'augmenter leur activité [Résumé]</i>	439
I. Zajonc	Synusia analysis of earthworms (<i>Lumbricidae oligochaeta</i>) in the oak-hornbeam forest in south-west Slovakia	443
	<i>Analyse de la synusie de vers de terre (Lumbricidae oligochaeta) dans la forêt de chênes et de charmes du sud-ouest de la Slovaquie [Résumé]</i>	449
I. Zajonc	La distribution quantitative des lombrics (<i>Lumbricidae oligochaeta</i>) dans les grands types mondiaux d'écosystèmes forestiers	453
	<i>Quantitative distribution of earthworms (Lumbricidae oligochaeta) in the major world types of forest [Summary]</i>	460

3. Speed of litter decomposition / Vitesse de décomposition de la litière

D. E. Reichle	Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates	465
	<i>Énergie et métabolisme des éléments biogènes des invertébrés du sol et de la litière</i> [Résumé]	475
P. Berthet	Une nouvelle méthode pour l'estimation du bilan annuel de consommation d'oxygène des communautés édaphiques	479
	<i>A new method of estimating the annual oxygen consumption balance of edaphic communities</i> [Summary]	482

4. Biological regionality of the soil fauna / Régionalité biologique de la faune du sol

Y. Kitazawa	Biological regionality of soil fauna and its function in forest ecosystem types	485
	<i>Régionalité biologique de la faune du sol et son importance dans les écosystèmes forestiers</i> [Résumé]	496

VI NUTRIENTS AND NITROGEN CYCLING
CYCLE DES ÉLÉMENTS BIOGÈNES ET CYCLE DE L'AZOTE

B. Ulrich	Investigations on cycling of bioelements in forests of central Europe (preliminary results of the Solling project)	501
	<i>Recherches sur le cycle des éléments nutritifs dans les forêts d'Europe centrale</i> [Résumé]	506
H. Ellenberg	Nitrogen content, mineralization and cycling	509
	<i>Contenu, minéralisation et cycle de l'azote</i> [Résumé]	512
S. Denaeyer - De Smet	Teneurs en éléments biogènes des tapis végétaux dans les forêts caducifoliées d'Europe.	515
	<i>Contents in biogenic elements of the plant covers in the deciduous forests of Europe</i> [Summary]	524
P. Duvingnaud, S. Denaeyer - De Smet	Cycle des éléments biogènes dans les écosystèmes forestiers d'Europe (principalement forêts caducifoliées)	527
	<i>Cycle of the biogenic elements in the forest ecosystems of Europe (chiefly deciduous forests)</i> [Summary]	540
T. Tsutsumi	Accumulation and circulation of nutrient elements in forest ecosystems	543
	<i>Accumulation et circulation des éléments biogènes dans les écosystèmes forestiers</i> [Résumé]	551
G. E. Likens, F. H. Bormann, R. S. Pierce, D. W. Fisher	Nutrient-hydrologic cycle interaction in small forested watershed-ecosystems	553
	<i>Interaction entre le cycle hydrologique et le cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes de petits bassins boisés</i> [Résumé]	561

VII MATHEMATICAL MODELS
MODÈLES MATHÉMATIQUES

H. Lieth	Mathematical modelling for ecosystem analysis	567
	<i>Modèles mathématiques dans l'analyse des écosystèmes</i> [Résumé]	574

VIII DATA EXTENSION. CARTOGRAPHY

EXTENSION DES RÉSULTATS. LA CARTOGRAPHIE

M. Godron	Trois problèmes posés par l'extension des observations relatives à la production d'un écosystème forestier	579
	<i>Three problems posed by the development of observations concerning the production of a forest ecosystem [Summary]</i>	581
P. Rey	Réflexions sur la cartographie des écosystèmes	583
	<i>Reflections on the mapping of ecosystems [Summary]</i>	588
	Discussion on cartography and data extension / Discussion sur la cartographie et l'extension des résultats	593

IX INTEGRATED PROJECTS

PROJETS INTÉGRÉS

P. Lossaint, M. Rapp	Répartition de la matière organique, productivité et cycles des éléments minéraux dans des écosystèmes de climat méditerranéen	597
	<i>Distribution of organic matter, productivity and mineral cycles in ecosystems in Mediterranean climate [Summary]</i>	614
J. E. Satchell	Feasibility study of an energy budget for Meathop Wood	619
	<i>Étude qu'on peut faire d'un bilan énergétique pour la forêt de Meathop [Résumé]</i>	629
J. Van der Drift	Production and decomposition of organic matter in an oakwood in the Netherlands	631
	<i>Production et décomposition de la matière organique dans une chênaie de Hollande [Résumé]</i>	633
A. Froment, M. Tanghe, P. Duvigneaud, A. Galoux, S. Denaecker - De Smet, G. Schnock, J. Grulois, F. Mommaerts-Billet, J. P. Vanséveren	La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont, en Haute Belgique	635
	<i>The mixed calcareous oak forest of Virelles-Blaimont in Haute Belgique [Summary]</i>	663
H. Ellenberg	The Solling project, an IBP/PT integrated project in the Federal Republic of Germany	667
	<i>Le projet Solling, un projet intégré PBI/PT en République fédérale d'Allemagne [Résumé]</i>	670
A. Jurko	Study of woodlands productivity in Czechoslovakia	671
	<i>Étude de la productivité forestière en Tchécoslovaquie [Résumé]</i>	676
S. I. Auerbach	The Deciduous Forest Biome Programme in the United States of America	677
	<i>Le programme "Deciduous Forest Biome" aux États-Unis d'Amérique [Résumé]</i>	683

X SUMMARY OF THE SYMPOSIUM, REMARKS AND CONCLUSIONS

RÉSUMÉ DU COLLOQUE, REMARQUES ET CONCLUSIONS

P. Duvigneaud	Résumé du colloque, remarques et conclusions	687
	<i>Summary of the symposium, remarks and conclusions [Summary]</i>	703
List of participants / Liste des participants		705

Remarques préliminaires concernant la productivité des écosystèmes forestiers et le programme “Productivité forestière” du Programme biologique international

P. Duvigneaud

La productivité forestière peut être envisagée sous deux aspects distincts, économique ou biologique.

La productivité économique, évaluée essentiellement en mètres cubes de bois fort à l'hectare, est un des thèmes dont on se préoccupe depuis bien longtemps déjà, qu'il s'agisse d'en faire l'inventaire, local, régional, ou mondial, de trouver les moyens de l'améliorer, ou de l'utiliser à des fins de plus en plus variées.

La productivité biologique d'une forêt estimée en poids sec de matières diverses, ou en kilocalories, est bien plus complexe; elle résulte du fonctionnement de l'écosystème, où tous les organes ou organismes formant la biocénose sont impliqués, en même temps que les facteurs du climat (climatope) et du sol (édaphotope).

Bien qu'on ne puisse passer sous silence l'œuvre considérable accomplie au siècle dernier par des pionniers comme Ebermayer en Allemagne et Henry en France, on doit considérer que le véritable fondateur de la science de la production biologique des forêts fut le physiologiste danois Boysen Jensen, qui, dès 1910, en jeta les bases fondamentales, en définit les concepts et en développa les techniques et méthodes. L'année 1932 fut celle de la parution du livre de Boysen Jensen : *Die Stoffproduktion der Pflanzen* [La production de matière par les plantes].

En URSS, la notion d'écosystème (sous la dénomination de biogéocénose) apparaît très tôt, grâce à l'influence du biogéochimiste Vernadskiy (1934) et aux conceptions synthétiques de Sukachev sur la phytosociologie, qu'il considère comme la science des biogéocénoses ou biogéocénologie (“Principes théoriques de biogéocénologie”, dans: *Symposium mémorial pour le 30^e anniversaire de la Grande révolution socialiste d'Octobre*, Leningrad, 1947, en russe); on trouvera de bonnes synthèses en langue anglaise de l'œuvre considérable accomplie par les écologistes soviétiques dans Rodin et Bazilevitch (*Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*, Londres, Oliver and Boyd, 1967) et dans Sukachev et Dylis

(*Fundamentals of forest biogeocenology*, Londres, Oliver and Boyd, 1968).

Aux États-Unis, l'écologie, déjà très vivante à l'époque de Clements (1916), se développe dans un sens où la productivité biologique est de plus en plus concernée, spécialement dans les recherches des hydrobiologistes, qui prennent une avance qu'ils ont conservée encore de nos jours. La parution des ouvrages généraux d'Odum (*Fundamentals of ecology*, première édition en 1953, seconde édition en 1959) marque une étape importante dans l'évolution des conceptions et dans la prise de conscience généralisée d'une écologie de productivité.

Au Royaume-Uni, où le mot “ecosystem” est proposé pour la première fois en 1935 par Tansley, il convient de signaler le travail considérable accompli par Ovington, dont l'étude *Dry matter production by “Pinus sylvestris”*, (1957) est un classique.

La véritable prise de conscience des écologistes d'Europe occidentale, jusque-là confinés dans d'interminables descriptions d'associations végétales, dans l'établissement de systèmes phytosociologiques souvent aussi spéculatifs que stériles ou dans des études d'autoécologie de portée restreinte, nous paraît avoir commencé lors d'un colloque extrêmement important, organisé en 1960 à Stuttgart-Höhenheim par H. Walter, et ayant pour thème de discussion: “Die Stoffproduktion des Pflanzendecke” [La productivité du tapis végétal]; à ce colloque, D. Muller, continuateur de l'œuvre de Boysen Jensen, fait le point des méthodes danoises, appliquées à de multiples recherches classiques sur la hêtraie à *Fagus sylvatica*; Tranquillini décrit les techniques de mesure de la production brute par la mesure des échanges de CO₂; Bray étudie la productivité primaire de la forêt du Minnesota en relation avec l'albédo et le contenu en chlorophylle; Schlenker détermine la productivité primaire régionale des divers types d'associations forestières stationnelles de l'Allemagne du Sud-Ouest en fonction des groupes d'espèces indicatrices de la station, ce qui

permet une cartographie écologique de la productivité forestière. La plupart des problèmes actuels de la production biologique forestière et de ses processus se trouvent déjà évoqués dans les Actes de ce colloque, publiés par H. Lieth chez Gustav Fischer (1962).

LA RÉUNION ET LE PLAN DE BRUXELLES 1963. BILAN DE PRODUCTION DES COMMUNAUTÉS TERRESTRES

Du 30 septembre au 5 octobre 1963, grâce à un généreux subside du gouvernement belge, et avec l'appui éclairé de M. Freddi Darimont, directeur général de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique au Ministère de l'éducation nationale, s'est tenue à Bruxelles la première réunion du groupe de travail A1 d'un Programme biologique international (PBI) en voie de constitution sous l'égide du Conseil international des unions scientifiques (CIUS).

Ce groupe de travail A1, dirigé par H. Ellenberg, s'intitulait "Écologie de production des communautés biologiques terrestres", avant de devenir "Bilan de la production des communautés biologiques terrestres" et, plus tard, "sous-comité PT" (Productivité des communautés terrestres).

Le but de la réunion de Bruxelles, qui groupait quelque 75 écologistes, surtout européens, était d'examiner un programme élaboré par Ellenberg, de le discuter, de l'améliorer, de l'étendre, ce qui fut fait dans l'enthousiasme et, semble-t-il, en pleine connaissance de cause, car tous les programmes de recherches sur la productivité biologique terrestre élaborés depuis se ramènent toujours plus ou moins étroitement au plan de Bruxelles 1963. Il est donc utile de résumer ce plan en guise de préambule.

LE PLAN DE BRUXELLES 1963. ÉTUDE DE LA PRODUCTIVITÉ BIOLOGIQUE DES COMMUNAUTÉS TERRESTRES

Le bilan de productivité des communautés terrestres a pour thème principal de recherche la mesure et l'interprétation de la productivité biologique, tant primaire que secondaire; l'étude concomitante de l'environnement (climat, sol, action humaine) est toutefois indispensable à la compréhension des résultats obtenus.

Le programme doit offrir des possibilités sans précédent pour l'obtention de données biologiques fondamentales comparables à l'échelle mondiale. En augmentant notre connaissance scientifique du capital biologique mondial (à la fois actuel et potentiel), le programme attirera l'attention sur la nécessité et sur les possibilités d'un usage plus rationnel ou plus sage des ressources biologiques; il ne peut faire de doute que de nouvelles idées et méthodes naîtront au fur et à mesure que se développera le programme.

Recherches sur la productivité primaire

Dans les principales régions biologiques du globe, les recherches sur la productivité primaire (photosynthétique) porteront à la fois sur: (a) les communautés naturelles ou semi-naturelles importantes; (b) d'autres communautés, comme des prairies artificielles, des moissons, des plantations (forêts à couvert dense) qui, à l'échelon régional, sont considérées comme les plus productrices.

La productivité nette annuelle (assimilation nette) est la valeur qui permet le mieux les comparaisons sur une base unifiante; elle sera déterminée par l'addition des valeurs suivantes: (a) changement de biomasse des plantes photosynthétiques; (b) pertes végétales par mortalité et chute d'organe; (c) récoltes dues à l'homme; (d) consommation de plantes photosynthétiques par les animaux.

C'est là un programme minimal; dans certains sites peu nombreux, un programme développé sera poursuivi, où, en plus de la productivité nette, des données sur le climat et le sol seront enregistrées automatiquement, de manière à pouvoir être mises en rapport avec la productivité nette et entrer ainsi dans le problème des processus de production.

Recherches sur la productivité secondaire

La production secondaire concerne le rôle de tous les organismes non photosynthétiques ou chimiosynthétiques qui utilisent la production végétale.

Le programme minimal s'occupera de la productivité des vertébrés les plus importants (gibier et petits mammifères, par exemple), et des invertébrés qui utilisent les plantes vertes dominantes comme nourriture; quand ce sera possible, des mesures similaires seront faites pour les prédateurs et parasites importants.

L'étude de certains aspects des processus de décomposition de la matière organique dans le sol par des organismes du sol (lombrics, termites, fourmis, microflore et microfaune du sol) est nécessaire pour l'établissement des cycles des éléments nutritifs et du flux d'énergie.

Influence de l'environnement sur la productivité

Dans la mesure du possible, les réseaux météorologiques existants seront utilisés pour relier la productivité au climat régional; mais, où ce sera nécessaire, des mesures climatiques additionnelles seront faites (pluie incidente, température du sol et de l'air, humidité de l'air, évaporation et vent) avec les instruments les plus simples possible.

Le remplissage des vides dans les réseaux météorologiques sera particulièrement poussé à cause de l'importance des bilans d'énergie.

Le microclimat ne sera étudié que là où les botanistes et zoologistes l'estiment nécessaire.

Les profils de sols devront être soigneusement décrits, et placés dans le contexte pédologique local et à large

échelle. La structure, le volume total et la capacité d'échange de tous les horizons utilisés par les plantes seront établis pour chaque station.

La distribution de l'eau dans le sol sera mesurée au moins mensuellement pendant la saison de croissance et aux périodes les plus humides et les plus sèches de l'année. Quand ce sera possible, on comparera ces valeurs à l'apport d'eau actuel et à l'évapotranspiration potentielle.

Les compositions chimiques des sols et des plantes sont importantes non seulement comme facteurs gouvernant la productivité animale et végétale, mais aussi comme mesures essentielles de la qualité des matières circulant dans l'écosystème.

Description des biocénoses

Dans chaque station, la stratification verticale et la variabilité horizontale de la biocénose seront montrées au moyen de transects et de cartes. Il faudra décrire la composition spécifique, tant du point de vue taxonomique qu'écologique, de manière à permettre des comparaisons valables entre stations.

L'enregistrement de la phénologie des espèces importantes de la biocénose est nécessaire pour l'interprétation du rythme annuel de productivité.

Choix des sites à étudier

A l'échelon local, il conviendra d'étudier, d'une part, des biocénoses contrastantes établies dans des aires de climat, sol et topographie similaires, d'autre part, des biocénoses similaires se développant dans des environnements contrastants. C'est ainsi seulement qu'il sera possible d'interpréter des différences de productivité, qui peuvent être dues à des variations dans le cycle des éléments nutritifs, dans les facteurs climatiques ou biotiques, dans le stade de développement de la biocénose ou du sol.

Protection des sites étudiés

Tous les sites choisis pour la recherche doivent être protégés pendant la durée de celle-ci, et peut-être aussi après.

Méthodes et techniques

Le point probablement le plus important est d'utiliser des méthodes (principalement d'échantillonnage) et des techniques qui fournissent une précision et une reproductibilité suffisantes. Les différences trouvées doivent être statistiquement valables. Dans une science qui se trouve à ses débuts, il est certain que l'activité initiale, d'une durée de plusieurs années, sera centrée sur la recherche des méthodes et des techniques adéquates et nécessitera une coordination et des échanges d'informations suivis entre les diverses équipes.

Les résultats eux-mêmes devront être estimés en unités métriques, et les données de productivité seront exprimées sur une base surface/temps. La transformation

en calories sera faite autant que possible. La productivité secondaire sera exprimée en matière sèche.

On pourra additionnellement rechercher la productivité en certaines matières spéciales: bois, sucres, graisses, protéines, os, etc.

ORGANISATION DU PBI ET DE SA SECTION PT (PRODUCTIVITÉ DES COMMUNAUTÉS TERRESTRES), GROUPE FORÊTS

Quelques mois après la réunion de Bruxelles, en mars 1964, une assemblée générale réunie à l'Unesco, à Paris, décida la mise sur pied définitive du PBI pour une période de sept ans. L'étude de la productivité des écosystèmes terrestres fut confiée à un sous-comité PT.

Le programme de Bruxelles, qui avait été repris *in extenso* par un Planning Committee réuni le 15 novembre 1963 et adopté dans ses grandes lignes, quelque peu revu et développé, devint le programme définitif de la section PT du PBI, et fut publié dans *IBP news*, n° 2, 1965, p. 8-18, et n° 9, 1967, p. 8-16. Le point suivant a été ajouté:

ÉTUDE DES PROCESSUS DES ÉCOSYSTÈMES

L'étude de la production primaire, des diverses formes de la production secondaire et des facteurs du milieu permet de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes à différents niveaux trophiques. Cette compréhension doit reposer sur la connaissance de la production et du renouvellement de la matière organique, du flux d'énergie et de la circulation de l'eau, du carbone et d'autres éléments biogéochimiques essentiels. L'analyse chimique des matériaux constitutifs des végétaux, des animaux et du sol s'impose si l'on veut découvrir les facteurs chimiques qui commanderaient cette production et mesurer la qualité de la matière organique présente. L'analyse doit être effectuée de façon comparable et il faut s'efforcer d'obtenir le concours d'instituts disposant de moyens appropriés. Elle portera sur des éléments chimiques tels que azote, phosphore, potassium, calcium, magnésium, manganèse, fer, bore, soufre, molybdène, etc. Il faudra en outre procéder à des déterminations de l'énergie par la calorimétrie et, si possible, à des recherches de la teneur en éléments constitutifs comme les protéines, les glucides, les vitamines, les os, les corps gras, etc., aux emplacements où sera faite une étude détaillée. Le problème de la nitrification et celui de la fixation d'azote devrait être étudié en collaboration avec le comité de la Section PP. En particulier, la formation sur les racines de nodules fixatrices d'azote devrait être étudiée dans différentes zones climatiques et chez différents groupes systématiques, en apportant une attention particulière aux plantes non légumineuses. L'analyse de l'air pourrait être également importante, mais elle devrait être limitée aux facteurs qui influent sur la photosynthèse, comme la teneur en gaz carbonique.

Des études chimiques pourraient aussi renseigner sur la production qualitative des écosystèmes; on peut procéder à des comparaisons du produit initial et du produit terminal du métabolisme des végétaux et des animaux de différents groupes systématiques dans diverses zones de végétation du globe. La variabilité géographique de l'activité biochimique des végétaux et des animaux en ce qui concerne, par exemple, les glucides, les substances oléagineuses, les acides aminés, les acides nucléiques, les pigments, les térébenthines, etc., peut ouvrir la voie d'intéressants progrès économiques dans certains pays. Une importance considérable est attachée à la découverte de plantes, sauvages ou cultivées, capables de l'activité photosynthétique maximale par unité de surface foliaire, ou de surface du sol, ou capables de la production maximale des protéines, des acides aminés nécessaires au régime alimentaire humain.

Les recherches s'organisent mais mettent pour s'emboîter beaucoup plus de temps que prévu.

COLLOQUE DE COPENHAGUE 1965. FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES TERRESTRES AU NIVEAU DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

Sous l'égide de l'Académie royale des sciences et des lettres du Danemark, l'Unesco a organisé à Copenhague, du 24 au 30 juillet 1965, la première d'une série de réunions internationales consacrées au problème de l'étude de la structure, du fonctionnement et de l'utilisation rationnelle des écosystèmes. Ce colloque sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire, dont le programme correspond en gros au programme "photosynthèse" de la sous-section PP (Processus of production) du PBI, a groupé essentiellement des physiologistes et écophysiologistes botanistes; mais un certain nombre d'écologistes spécialisés dans l'étude de la productivité forestière (Ovington, Rodin, Olson, Lieth, Newbould, etc.) et liés à la sous-section PT du PBI ont également présenté des communications.

Le texte des Actes de ce colloque de botanistes a été mis au point par F. E. Eckardt et publié par l'Unesco sous le titre *Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire*. Cet ouvrage est le premier d'une série de volumes consacrés à l'écosystème qui figurent les uns dans la collection "Recherches sur les ressources naturelles" et les autres dans la collection "écologie et conservation".

COLLOQUE DE L'ÉCOLE NORMALE DE PARIS, 1966. PROBLÈMES DE LA PRODUCTIVITÉ BIOLOGIQUE

Le colloque d'écologie organisé annuellement à l'École normale supérieure de Paris réunit, en mai 1966, de nombreux écologistes francophones intéressés par les problèmes de productivité biologique. Certains des exposés

ont été rassemblés et publiés par M. Lamotte et F. Bourlière, sous les auspices du Comité français du PBI, sous le titre *Problèmes de productivité biologique* (Masson et C^{ie}, 1967).

RÉUNION DE TRAVAIL DE VARSOVIE, 1966. PRODUCTIVITÉ SECONDAIRE

Sous les auspices de l'Institut d'écologie de l'Académie polonaise des sciences, la section PT du PBI a organisé, du 31 août au 6 septembre 1966, à Jablonna, une réunion de travail sur les principes et méthodes de la productivité secondaire des écosystèmes terrestres. De nombreuses communications avaient trait à la productivité secondaire, surtout animale, dans les forêts, et les écologistes des pays occidentaux eurent l'occasion de confronter largement leurs vues avec celles des écologistes des pays communistes. Ces communications, principalement zoologiques, furent publiées par les soins de l'Académie polonaise des sciences (*Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, K. Petrusiewicz, ed., Varsovie-Cracovie, 1967).

Au cours de cette réunion, il a été décidé que les sujets des divers colloques à organiser par le sous-comité PT se situeraient dans un tableau à double entrée, les rangées horizontales comportant des biocénoses particulières: plantes vertes, grands mammifères, petits mammifères, oiseaux, insectes, décomposeurs, etc., prises dans toute la gamme des principaux écosystèmes, les colonnes verticales comportant chacune un grand type d'écosystème, avec tous les compartiments qu'il peut comporter. Duvigneaud et Reichle ont été chargés d'organiser, en 1969, le colloque vertical "Écosystème forêt" comportant donc productivité primaire et secondaire, décomposition de la litière, cycle des éléments minéraux, etc., pour l'ensemble des forêts du globe.

Il est certain que seules les colonnes verticales constituant l'étude globale d'un écosystème font appel à des recherches interdisciplinaires et correspondent au PBI, section PT, tel qu'il fut fixé à Bruxelles en 1963, puis à Paris en 1964.

La réunion de 1969, couvrant une matière extraordinairement vaste, devait se tenir, en principe, à Bruxelles, avec l'aide à nouveau sollicitée et acceptée du gouvernement belge. Toutefois, Reichle organisa en 1968 une réunion de travail aux États-Unis (Gatlinburg, puis Mt. Lecomte Lodge, Tennessee), dont les discussions portèrent essentiellement sur la productivité des écosystèmes forestiers caducifoliés des régions tempérées.

COLLOQUE DE PARIS, 1967. MÉTHODES D'ÉTUDE DE L'ÉCOLOGIE DES SOLS. RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DES SOLS

Organisé conjointement par l'Unesco et la sous-section PT, groupe "Écologie du sol" du PBI, un colloque s'est tenu à Paris, en novembre 1967, sur les méthodes d'étude de l'écologie du sol. Les nombreuses communications

présentées, dont beaucoup avaient trait aux sols forestiers, étaient bien dans la ligne des études modernes sur la productivité et le fonctionnement des écosystèmes. Elles n'avaient cependant rapport qu'à un seul compartiment de l'écosystème, et l'accent y était mis trop unilatéralement sur les communautés animales du sol; l'énorme importance des bactéries et des champignons a été quelque peu passée sous silence, et les zoologistes du sol se taillèrent, dans ce colloque, la part du lion.

Le texte des Actes du colloque de Paris a été mis au point par J. Phillipson, et publié par l'Unesco dans une nouvelle collection ("Écologie et conservation"), sous le titre *Méthodes d'étude de l'écologie du sol*.

La grave lacune signalée ci-dessus est comblée par le volume IX de la collection de l'Unesco "Recherches sur les ressources naturelles", qui est intitulé *Biologie des sols*. On y trouve d'excellentes synthèses, par d'éminents spécialistes, sur le rôle des micro-organismes (essentiellement bactéries et champignons) dans la biologie et l'écologie des sols (Pochon, Tardieux et d'Aguilar; Clark), dans la fixation de l'azote atmosphérique (Michoustine et Chilnikova), dans le cycle de l'azote, l'alimentation en phosphore, manganèse et cuivre des végétaux supérieurs et la structure du sol (Mulder, Lie et Woldendorp), dans la dégradation des pesticides (Alexander).

LA RÉUNION DE TRAVAIL DE GATTLINBURG, 1968

Cette réunion, préparatoire au colloque général de Bruxelles, 1969, a été organisée par la section PT du PBI et le laboratoire national d'Oak Ridge, sous l'égide du projet "Analyse des écosystèmes" du comité américain du PBI.

Cette réunion préparatoire, qui a permis à un grand nombre d'écologistes américains d'engager des discussions fructueuses et à laquelle ne participèrent, faute de moyens financiers, qu'un petit nombre d'écologistes des autres continents (Bourlière, Satoo, Ovington, Lieth, Steubing, Duvigneaud), a vu ses Actes publiés en 1970 par Springer-Verlag; ils forment le volume 1 d'une nouvelle collection: "Ecological studies"¹.

PRÉREUNIONS DU COMITÉ NATIONAL JAPONAIS

Quinze jours après les réunions du Tennessee, ce fut au tour du Comité japonais de faire le point, et il organisa deux réunions auxquelles participèrent Duvigneaud et Olson:

1. Réunion de travail sur la coordination internationale des recherches PBI/PT, avec l'accent sur le rôle du Japon, Tokyo, 15 et 16 août 1968.
2. Réunion technique sur les méthodes et les buts des recherches PT, spécialement en ce qui concerne l'analyse des forêts sempervirentes, Kyoto, 19 et 20 août 1968.

De nombreux écologistes japonais y exposèrent et discutèrent leurs recherches.

De nombreuses informations furent données sur les progrès rapides de trois grands projets de recherches intégrées: forêt sempervirente tempérée chaude de Minamata (Kyushu); forêt subalpine de conifères, montagnes de Shiga (Honshu); prairie à *Miscanthus* à Katawabi (Honshu).

Trois projets d'appui (*supporting projects*) sont aussi en voie de réalisation: étude générale des forêts naturelles et des zones alpines du Japon, production primaire des types japonais de forêts aménagées, étude des méthodes de la production secondaire dans toutes les zones énoncées ci-dessus.

Il faut souligner la signification très grande, pour la coordination internationale, du projet malaisien PT/PF organisé conjointement par le Japon, la Malaisie et le Royaume-Uni.

LA DEUXIÈME RÉUNION DE BRUXELLES, 1969

Il ne peut faire de doute que tous ces préambules préparaient une réunion de Bruxelles particulièrement importante. Cette réunion, qui allait se tenir du 30 septembre au 5 octobre 1969 et se prolonger par une visite du projet Solling (République fédérale d'Allemagne), allait pouvoir mesurer le chemin parcouru en six ans, faire la synthèse des principaux résultats obtenus, et mettre le doigt sur les difficultés et les insuffisances du programme.

1. D. E. REICHLÉ (ed.), *Analysis of temperate forest ecosystems*, p. 304, Berlin, Springer-Verlag, 1970, nombreuses illustrations. (Ecological studies, 1.)

Summary

Preliminary remarks concerning the productivity of forest ecosystems (P. Duvigneaud)

The author discusses some general considerations on forest productivity and draws a distinction between economic productivity and biological productivity. The economic productivity of forests has for a long time had the attention of the forestry authorities. Biological productivity, which covers a much wider field and brings in a multitude of disciplines, is the essential subject of the International Biological Programme (IBP).

The author deals with the problems of primary productivity, secondary productivity, the cycle of mineral nutrients, and the processes of production in forest ecosystems, in terms of the evolution to date of the programme initiated by H. Ellenberg in Brussels in 1963 and developed in the course of subsequent meetings.

The main purpose of the 1969 Brussels symposium was to chart the results already obtained in the space of six

years. Actually the symposium was preceded by a "pre-conference" meeting arranged at Gatlinburg, Tennessee, in 1968 by D. Reichle and the important results reported on that occasion, mainly by the American Sub-Committee, need to be added to those presented at the symposium proper.

It should be noted that the purpose of the symposium was at one to make a "vertical" study of all the problems of the media (concepts, methods, and techniques) conducing to a knowledge of the productivity of forest ecosystems (ecoclimatology, edaphology, primary and secondary productivity, decomposition and recycling of organic material, cartography, integrated studies of carefully selected ecosystems) and the "horizontal" comparative study of those same aspects in the diverse climatic zones of the globe. Another aim was to assemble the data already obtained for discussion and a last object, no less important, was to consider means of securing greater similarity of programmes and closer co-operation between researchers, both nationally and internationally.

I Forest
bioclimatology
and phenology

I Bioclimatologie
et phénologie
forestières

Flux et transferts d'énergie au niveau des écosystèmes forestiers

A. Galoux
Centre national d'écologie générale,
15, avenue Joli Mai,
1320 Genval (Belgique)

SOMMAIRE

Flux d'énergie radiante
 Flux de rayonnement de courtes longueurs d'onde
 Flux de rayonnement photosynthétiquement actif
 Flux de rayonnement de grandes longueurs d'onde
 Bilan radiatif net
Transferts en énergies calorifique et chimique
 Transferts en énergie calorifique
 Transferts en énergie chimique au niveau primaire
 Transferts d'énergie chimique du niveau chlorophyllien aux
 organismes hétérotrophes
Transferts d'énergie chimique en énergie calorifique
Termes complémentaires de l'équation du bilan d'énergie
Le second principe de la thermodynamique
Summary
Bibliographie / Bibliography

L'analyse des flux d'énergie est devenue essentielle dans l'interprétation du fonctionnement des écosystèmes, notamment dans les processus de la productivité. Elle se fonde sur le fait que tout système biologique ou abiotique situé au niveau de la surface du globe reçoit de l'énergie d'une source (le soleil), la transforme et la cède à l'espace sous une forme dégradée. Un flux énergétique global traverse le système tout en garantissant son existence et son fonctionnement.

Une forêt est un système biosphérique qui peut être dès lors considéré comme un continuum biochimique comprenant les masses vivantes et les éléments dispersés de leurs processus métaboliques, c'est-à-dire une vaste population de molécules plus ou moins rapprochées ou écartées selon les régions et située dans un champ de rayonnement énergétique permanent. Les interactions, les échanges entre tous ces éléments sont considérables en nature et en quantité.

L'écosystème est le siège d'entrées, de transferts et de sorties d'énergie. Des contingents déterminés d'énergie radiante de courtes et de grandes longueurs d'onde sont réfléchis, absorbés, transmis, transformés, transférés et enfin cédés à l'espace. A partir de la haute énergie radiante s'opèrent des transferts sous des formes diverses: énergie interne de composition (chimique), énergie interne de mouvement (chaleur), énergie cinétique. Les deux lois de la thermodynamique sont d'application.

FLUX D'ÉNERGIE RADIANTE

FLUX DE RAYONNEMENT DE COURTES LONGUEURS D'ONDE (RAYONNEMENT GLOBAL)

Variation de la densité de flux de rayonnement

La réception du flux de rayonnement global incident est réglée par l'organisation générale de la phytocénose. En

forêt sempervirente ou décidue (phénophase feuillée), l'ensemble des organes aériens expose une surface totale (feuilles double face et surfaces corticales) d'environ 10 à 20 ha par hectare de terrain; dans une sylvie décidue en phénophase défeuillée, les surfaces de réception se réduisent à environ 1,5 à 2 ha par hectare de terrain (J. Grulois, 1968a), non compris les surfaces de la strate herbacée, pouvant aller jusqu'à 2 ha par hectare de terrain et plus.

D'autre part, les caractéristiques physiques et optiques des organes foliacés varient avec l'âge (transparence, teneur en chlorophylle, turgescence, épaisseur des cuticules, etc.). Récemment, R. Lützke (1969) a mis en évidence que les végétations de teinte claire (prairies) à haut coefficient d'albédo renforçaient dans une mesure appréciable la densité du rayonnement global incident grâce au contre-albédo du ciel et des nuages. Dans une comparaison entre les montants de rayonnement global incident au-dessus d'une forêt de conifères et d'une prairie contiguë, il obtint, au-dessus de la forêt et pour la période d'avril à septembre, une quantité inférieure de 5,4% à celle obtenue au-dessus de la prairie.

Chacun des flux (réfléchi, intercepté, transmis) est déterminé, à un moment donné et pour chaque bande spectrale, d'après les caractéristiques du rayonnement global et les propriétés du couvert végétal.

On trouve, dans la littérature, de nombreuses données sur la distribution spectrale du rayonnement en forêt (V. A. Alexeyev, 1963; R. Birkebak et R. Birkebak, 1964; D. E. Combe, 1957; D. M. Gates et W. Tantraporn, 1952; D. M. Gates *et al.*, 1965; P. E. Vezina, et D. W. K. Boulter, 1966).

Au tableau 1, nous donnons les pourcentages moyens des coefficients d'albédo, d'interception et de transmission du rayonnement selon la phénophase et le type de temps, pour la chênaie décidue de Virelles (Belgique).

Réflexion sur les surfaces supérieures

Les météorologues fournissent, le plus souvent à partir de vols aériens, des valeurs d'albédo pour des zones terrestres ou des formations végétales étendues (E. L.

Krinov, 1947; R. Penndorf, 1956; A. Y. Shachori, G. Stanhill et A. Michaeli, 1965). D'autre part, les écophysiologistes obtiennent des données basées sur des études du phénomène en conditions artificielles (R. Birkebak et R. Birkebak, 1964; D. M. Gates et W. Tantraporn, 1952; M. Van Miegroet, 1965) et difficilement extrapolables aux conditions de terrain.

Des mesures continues du coefficient d'albédo sont assez rares. Elles permettent cependant de connaître la quantité de rayonnement inutilisé par l'écosystème et de caractériser l'évolution des conditions de réception du rayonnement par les biomasses.

C'est ce qu'a réalisé R. Lützke, pour une pineraie sous-étagée de hêtre. Le tableau 2 montre les fluctuations mensuelles du coefficient d'albédo qui se situe aux environs de 13% durant la période de végétation et qui tombe à environ 6% après la chute des feuilles du hêtre.

J. Grulois (1968a et b) a calculé les coefficients d'albédo sur la base d'enregistrements continus pour la chênaie de Virelles (tableau 3).

En phénophase défeuillée, les valeurs les plus basses (11,2%) se mesurent par temps serein; par ciel couvert, le coefficient d'albédo s'élève à une moyenne de 16,6%. Par contre, en phénophase feuillée, les valeurs sont toutes plus élevées: 15,5% par ciel serein et 19,5% par ciel couvert.

A l'examen du tableau 3, on peut constater que le flux de rayonnement inutilisé représente une part non négligeable de l'apport annuel.

Pour une chênaie décidue, les valeurs mensuelles du taux de réflexion sont faibles durant les mois défeuillés (10,5 à 11,6%). Au début de la phénophase feuillée, les valeurs décennales élevées du coefficient d'albédo résultent des propriétés optiques du jeune feuillage (J. Grulois, 1968b). Au cours des phénophases estivales et préautomnales, soit durant la pleine feuillaison, la valeur périodique du coefficient d'albédo est de 17%. Durant la phénophase automnale optimale (octobre), les valeurs décennales d'albédo accusent une brusque hausse qui coïncide avec le plein jaunissement du chêne. Ensuite, au cours des phénophases de dormance, prévernale et vernale (A. Galoux, 1966), les taux passent assez régulièrement de 17 à 10,5%.

TABLEAU 1. Pourcentages moyens des coefficients d'albédo, d'interception et de transmission du rayonnement de courtes longueurs d'onde selon la phénophase et le type de temps (sur dix jours).

Type de temps	Phénophase feuillée			Phénophase défeuillée		
	Rayonnement			Rayonnement		
	Réfléchi	Intercepté	Transmis	Réfléchi	Intercepté	Transmis
Ciel serein	15,5	78,9	5,6	11,2	68,8	20,0
Ciel couvert	19,4	72,4	8,2	16,6	44,4	39,0

Virelles-Blaimont. Données calculées à partir des valeurs de dix journées choisies dans chacune des phénophases pour leur type de temps particulièrement homogène (ciel serein ou couvert), J. Grulois, 1968a.

TABLEAU 2. Bilan de rayonnement de courtes longueurs d'onde au-dessus d'une pineraie de cent ans (*Pinus sylvestris*; 21 mètres de hauteur, 370 m³/ha) avec sous-étage de hêtre (*Fagus sylvatica*). République démocratique allemande, R. Lützke, 1966 (cal cm⁻² mois⁻¹).

	1963						Total
	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	
Rayonnement global incident (G)	15 690	14 840	10 170	8 150	3 500	1 700	54 050
Rayonnement réfléchi (aG)	2 180	1 930	1 460	1 030	430	100	7 130
Coefficient d'albédo (%) (a)	13,9	13,0	14,4	12,6	12,3	5,9	13,2
Rayonnement intercepté (%)	86,3						
Rayonnement transmis au sol (%)	5,2						

TABLEAU 3. Montants des flux de rayonnement incident (G), réfléchi (aG), intercepté et transmis au tapis herbacé dans la chênaie calcicole de Virelles-Blaimont du 1-4-1966 au 31-3-1967 (mesures continues).

Mois	Rayonnement							
	Incident (G)		Réfléchi (aG)		Intercepté		Transmis	
	cal cm ⁻²	%	cal cm ⁻²	%	cal cm ⁻²	%	cal cm ⁻²	%
Avril 1966	8 399,5	100	883,4	10,5	4 281,4	51,0	3 234,7	38,5
Mai	15 062,4	100	2 444,8	16,2	10 878,4	72,2	1 739,2	11,6
Juin	13 849,7	100	2 415,0	17,4	10 581,6	76,4	853,1	6,2
Juillet	12 047,0	100	2 044,2	17,0	9 243,5	76,7	759,3	6,3
Août	12 351,5	100	1 934,1	15,6	9 712,4	78,6	705,0	5,8
Septembre	9 682,6	100	1 584,9	16,4	7 438,0	76,8	659,7	6,8
Octobre	4 587,8	100	811,3	17,7	3 176,8	69,2	599,7	13,1
Novembre	2 359,3	100	381,5	16,2	1 391,7	59,0	586,1	24,8
Décembre	1 461,2	100	213,0	14,6	748,5	51,2	499,7	34,2
Janvier 1967	2 003,2	100	332,6	16,6	1 031,8	51,5	638,8	31,9
Février	3 961,3	100	459,6	11,6	2 177,5	55,0	1 324,2	33,4
Mars	6 779,5	100	778,4	11,5	3 348,2	49,4	2 652,9	39,1
Dont : Phénophase feuillée	67 581,0	100	11 234,3	16,6	51 030,7	75,5	5 316,0	7,9
Phénophase défeuillée (dénudation)	24 964,0	100	3 048,5	12,2	12 979,1	52,0	8 936,4	35,8
TOTAL (et moyenne du 0/0)	92 545,0		14 282,8	15,4	64 009,8	69,2	14 252,4	15,4

J. Grulois, 1968a.

Interception par le couvert forestier

En forêt sempervirente et en forêt décidue (phénophase feuillée), l'importance des surfaces réceptrices et le degré de fermeture du couvert déterminent le degré d'interception.

Par ciel serein, les coefficients d'interception sont toujours plus importants que par ciel couvert. Ainsi, en chênaie décidue (Virelles), le taux d'interception s'élève, par ciel serein, à 78,9% et, par ciel couvert, à 72,4% du rayonnement incident. La défeuillaison réduit les surfaces réceptrices et ne permet plus qu'une interception de 68,8% (serein) et 44,4% (couvert) [tableau 1].

Par ciel serein, le coefficient d'albédo est plus faible et la quantité absorbable (bilan net du rayonnement de courtes longueurs d'onde = Q₁) est plus élevée. En hiver, lorsque le soleil demeure bas sur l'horizon, la différence d'absorptivité constatée entre les deux types de temps (serein et couvert) est d'environ 25% (chênaie décidue).

Le feuillage des arbres intercepte environ 34,5% par ciel serein et 28% par ciel couvert, la différence de 6,5% représentant l'apport relatif supplémentaire dû au plus faible albédo par ciel serein (3,9%) et à la meilleure transmission du rayonnement par ciel couvert (2,6%).

Au cours de la phénophase feuillée, le taux d'interception le plus faible (72,2%) se présente en mai: il peut

s'expliquer à la fois par l'état structural et la composition des jeunes tissus foliaires, de même que par le degré de fermeture du couvert qui n'est pas encore total. Plus tard, les pourcentages croissent et atteignent leur maximum (78,6%) au mois d'août. En octobre, le taux d'interception tombe à 69,2%; on peut déjà constater l'influence de la chute des feuilles, qui diminue l'absorptivité du couvert.

En phénopase défeuillée, la diminution quantitative des surfaces réceptrices réduit les taux d'interception (55,0% en février et 49,4% en mars). Ces variations sont surtout liées au type de temps (tableau 3).

Pour l'ensemble de la phénopase feuillée, soit de mai à octobre, le taux d'interception est de 75,5%; par contre, il tombe à 52% pour la phénopase défeuillée.

On peut supposer que les surfaces épiphytiques et corticales interceptent selon un taux voisin de celui qui a été établi par temps diffus durant la défeuillaison, soit 44,4%. Le taux d'interception des surfaces foliaires serait alors de 31,1% et ce chiffre représente en quelque sorte une moyenne pondérée selon le type de temps entre les valeurs extrêmes que nous avons calculées précédemment.

L'interception par les seules surfaces corticales et masses végétales sans feuilles paraît élevée à première vue. Bray a estimé pareille interception à 10% dans une forêt de *Picea omorika*. En réalité, c'est la fraction des obstacles qui reçoivent les premiers l'impact du rayonnement, qui constitue les couches les plus actives. Elles reradiant une grande partie de l'énergie absorbée (courtes et grandes longueurs d'onde) sous forme de rayons infrarouge dans toutes les directions, notamment vers le haut (rayonnement terrestre T, toujours plus élevé que le rayonnement atmosphérique A) et vers le bas (sol). Les masses intérieures (branches, troncs, sol) élèvent leur température principalement à l'aide de la radiation infrarouge des éléments supérieurs du couvert végétal.

La couche active apparaît bien dans le tableau 8, qui donne un profil vertical de bilans radiatifs nets (A. Baumgartner, 1965).

Extinction à travers le couvert

Un rayonnement monochromatique à rayons parallèles traversant un milieu à turbidité constante voit la densité de son flux initial I_0 réduite à I_x après avoir parcouru une distance x [$I_x = I_0 \cdot e^{-b\lambda \cdot x}$], où $b\lambda$ = coefficient d'extinction (loi de Beer).

Dans des peuplements monostratifiés, M. Monsi et T. Saeki (1953); Kasanaga et Monsi (1954); Davidson et Philip (1958), dans C. M. Donald (1961), ont appliqué la formule en l'extrapolant pour une bande spectrale correspondant au rayonnement photosynthétiquement actif (RPA). L'épaisseur x du milieu peut être remplacé par l'index foliaire.

Pour un chêne (chênaie de Virelles), par temps diffus et en tenant compte des réserves émises, l'équation de l'extinction du rayonnement prend la forme suivante: $y = 12,45 + 170,3 e^{-0,7728 x}$ (J. Grulois, 1967), où

y = pourcentage de rayonnement reçu sous le couvert, et x = épaisseur de la cime en mètres à partir du sommet.

Il est à remarquer que le profil vertical à travers le couvert de certains paramètres foliaires dépendant du rayonnement de courtes longueurs d'onde suit dans le sens vertical une loi analogue. J. Grulois, (1967) a établi la variation de l'angle d'inclinaison des limbes sur l'horizontale et du coefficient d'ouverture des limbes pour le chêne et le hêtre (Virelles-Blaimont):

Chêne pédonculé: $y = 17,75 + 16,64 e^{-0,5406 x}$

Hêtre: $y = 3,94 + 30,26 e^{-0,34647 x}$

Coefficient d'ouverture du limbe (hêtre):

$y = 0,28 + 16,92 e^{-0,6249 x}$

Ces équations permettent d'établir facilement d'une part des modèles de structure des couverts végétaux et d'autre part de représenter la densité du rayonnement dans l'espace.

Transmission au tapis herbacé et au sol

C'est la transmission au tapis herbacé et au sol qui a fait le plus l'objet de mesures en forêt.

À l'aide de mesures instantanées, les résultats sont déjà nombreux. Vezina, (1961, 1964, 1965) a utilisé les radiomètres Bellani sous *Pinus resinosa*. Il s'est heurté au problème d'échantillonnage. Durant cent quatre journées enneigées, il a trouvé une moyenne de 8%. Par ciel serein, le coefficient de transmission est plus faible (6,6%) que par ciel couvert (10,2%).

À l'aide d'appareils similaires à surfaces de réception sphériques, J. Grulois et G. Schnock (1967) ont établi dans la chênaie pédonculée de Virelles-Blaimont, pour la période hors feuille en mesures continues de longue durée, un coefficient de transmission variant de 30 à 33% selon les points. Le coefficient de transmission est plus élevé par temps couvert (rayonnement diffus) que par temps serein (rayonnements diffus et direct). Ces recherches montrent bien que, si des mesures instantanées donnent des résultats variables d'un point à un autre du sous-bois, il n'en est pas de même pour des mesures totalisatrices sur longues périodes. L'ambiance radiative générale à dominance diffuse d'un sous-bois à couvert suffisant est donc relativement uniforme, ce qui est important pour le développement et la distribution du tapis herbacé.

Anderson (1964 a, b) a bien étudié ce problème. Elle a reconnu les aléas des mesures instantanées et les avantages des mesures intégrées de longue durée. De plus, elle a utilisé une caméra Hill à photographie hémisphérique destinée à pallier les inconvénients des mesures instantanées.

Dans la chênaie décidue de Virelles-Blaimont, les mesures continues sur une année (J. Grulois, 1968a) donnent une transmission de 5,6% du rayonnement global incident (G) par temps serein et 8,2% par temps couvert pour la phénopase feuillée (surface de réception horizontale, tableau 1). Durant la phénopase défeuillée, ces valeurs s'élèvent respectivement à 20 et 39%, soit une moyenne de 7,9% et de 35,8%. Cette dernière valeur

est à rapprocher de celle obtenue sur une surface de réception sphérique (30-33%).

Au vu des pourcentages périodiques, il est important de noter la remarquable faculté d'autorégulation des taux de réflexion, d'interception et de transmission par le couvert forestier. Pour des peuplements résineux et mixtes, V. A. Alexeyev (1963) est arrivé à la même conclusion, tout en utilisant d'autres méthodes d'investigation.

FLUX DE RAYONNEMENT PHOTOSYNTHÉTIQUEMENT ACTIF (RPA)

Ce sont les difficultés des techniques instrumentales qui sont la cause du manque d'information des valeurs des flux de RPA. La plupart des recherches donnent des résultats en valeurs photométriques et non énergétiques. La conversion directe n'est pas possible.

C'est Alexeyev (1963) qui est probablement l'auteur des recherches les plus approfondies dans ce domaine. Il a étudié les forêts des environs de Leningrad. Pour un peuplement d'épicéa de cinquante ans (16 mètres de hauteur), il a trouvé, pour une hauteur du soleil de 33°, par temps serein, un flux transmis de 1% de la valeur du flux incident.

En outre, il a effectué un nombre considérable d'analyses spectrales sous forêt, de sorte que l'information est assez bonne dans ce domaine.

De nombreux chercheurs ont effectué des recherches par des échantillonnages de mesures instantanées (A. Quantin, 1935; L. Roussel, 1953).

En ce qui concerne la valeur énergétique du rayonnement RPA incident, de nombreux auteurs admettent qu'elle se situe aux environs de 50% de la densité de flux de rayonnement global incident (G) - mesures sur longues périodes (E. C. Wassink, 1968: un peu moins de 50%; C. S. Yocum, L. H. Allen et E. R. Lemon, 1964: 47% (0,4-0,7 μ) des valeurs du pyréliomètre Eppley). On sait que cette valeur est en principe plus faible par temps serein que par temps couvert, et qu'elle varie considérablement avec la hauteur du soleil (tableau 4).

TABLEAU 4. Variations de l'équivalent énergétique du lux (k) selon la hauteur du soleil (h_0) par ciel serein. D'après R. Dogniaux, mesures sur une surface horizontale.

h_0	k
60°	1,431
50°	1,467
40°	1,534
30°	1,650
20°	1,912
10°	3,058

1 lux = $k \cdot 10^{-5}$ cal cm⁻² mn⁻¹

J. Grulois et G. Vyncke (1969).

Au cours des processus interactionnels entre le rayonnement global incident (G) et la structure de même que les propriétés de la communauté végétale, le spectre des flux réfléchis, interceptés et transmis se modifie considérablement. P. Chartier a emprunté les chiffres suivants à Yocum, Allen et Lemon (1964):

Rayonnement RPA en pourcentage du rayonnement global dans une culture de maïs de 2,65 mètres de hauteur avec index foliaire de 4,3: incident, 54%; réfléchi, 23%; intercepté, 65%; transmis, 30%.

Il apparaît bien que c'est le rayonnement global intercepté par les masses de chlorophylle qui est le plus riche en RPA et qu'en conséquence le spectre de rayonnement transmis au sol est considérablement appauvri en RPA et enrichi en proche infrarouge.

A Virelles-Blairmont, les équivalences énergétiques du lux ont été étudiées et exprimées par un facteur de transformation (1 lux = $k \cdot 10^{-5}$ cal cm⁻² mn⁻¹) [J. Grulois et G. Vyncke, 1969]. Voir tableaux 4, 5, 6, 7.

TABLEAU 5. Coefficients d'équivalence entre les densités du flux de rayonnement global (G) et de l'éclairement lumineux reçus sur une surface horizontale. Moyennes obtenues sur un total de trente-deux journées de mesures continues.

Type de temps	k (rayonnements incidents)	k' (rayonnements transmis)	k'/k
Ciel serein (S)	1,966	10,672	5,428
Ciel partiellement nuageux avec longues éclaircies (SN)	1,911	10,464	5,476
Ciel nuageux avec courtes éclaircies (N)	1,862	11,218	6,025
Ciel couvert (D)	1,789	18,171	10,157

k = coefficient pour les rayonnements incidents en provenance de tout l'hémisphère (ciel, nuages, soleil); k' = coefficient pour les fractions de rayonnements incidents en provenance de l'hémisphère transmises au tapis herbacé à travers le couvert arborescent feuillé; k'/k = rapport d'équivalence pour divers types de temps.

J. Grulois et G. Vyncke (1969).

TABLEAU 6. Coefficients d'équivalence entre les densités des flux de rayonnement global et l'éclairement lumineux. Valeurs moyennes pondérées sur la répartition mensuelle des types de temps et d'après les coefficients d'équivalence par type de temps.

Mois (1966)	k (rayonnements incidents)	k' (rayonnements transmis)	k'/k
Juin	1,865	12,635	6,775
Juillet	1,859	12,486	6,716
Août	1,869	11,934	6,385
Septembre	1,889	12,055	6,382
Moyenne	1,870	12,276	6,565

J. Grulois et G. Vyncke (1969).

TABLEAU 7. Valeurs de la densité relative du flux de rayonnement de courtes longueurs d'onde (0,3 à 3 μ) et de la densité relative du flux d'éclairement lumineux (0,37 à 0,78 μ), incidents, réfléchis, interceptés par le couvert arborescent feuillé et transmis au tapis herbacé. Forêt de Virelles-Blaimont, d'après les données de J. Grulois (1968a) pour l'albédo, l'interception et la transmission. Mesures effectuées en 1966 (en pourcentage).

	Ciel serein		Ciel couvert	
	Rayonnement global	Rayonnement lumineux	Rayonnement global	Rayonnement lumineux
Rayonnement incident	100	50	100	50
Albédo	15,5	} 49,49	19,4	} 49,60
Rayonnement intercepté par le couvert arborescent	78,9		72,4	
Rayonnement transmis au tapis herbacé	5,6	0,51	8,2	0,40

J. Grulois et G. Vyncke (1969).

TABLEAU 8. Profil vertical de bilans radiatifs nets. Forêt d'épicéa (Bavière). Baumgartner (1956, 1957).

Hauteur	Région	Jour		Nuit	
		cal cm ⁻²	%	cal cm ⁻²	%
en mètres					
10,5	Au-dessus des couronnes	565	100	-22	100
5,0	Niveau des couronnes	555	98	-21	96
4,1	Zones éclairées des couronnes	223	39	-4	18
3,3	Zones non éclairées des couronnes	36	6	-2	9
0,2	Zones des troncs	35	6	-1	5

Pour le rayonnement global incident (G) tombant sur le couvert, la valeur k varie essentiellement avec le type de temps. Elle tend à diminuer depuis une valeur maximale de 1,966 par ciel serein jusqu'à une valeur minimale de 1,879 par ciel couvert.

Pour la période de végétation 1966, les valeurs mensuelles moyennes des coefficients d'équivalence pour les rayonnements incidents et transmis sont homogènes (valeurs moyennes / période de végétation, respectivement $k = 1,870$ et $k' = 12,276$). Le rapport d'équivalence $k' / k (= 6,565)$ donne une estimation des modifications spectrales qu'apporte le couvert forestier au cours de la transmission du flux de rayonnement incident (0,3-3 μ) au tapis herbacé. Le tapis herbacé reçoit un rayonnement de courtes longueurs d'onde pauvre en radiations photosynthétiquement actives et relativement riches en proche infrarouge.

FLUX DE RAYONNEMENT DE GRANDES LONGUEURS D'ONDE (3 A 100 μ)

Peu de choses seront évoquées dans ce chapitre. Disons seulement que le rayonnement descendant de l'atmosphère (A) sur le couvert est indépendant du système végétal. On sait néanmoins que l'albédo de ce rayonnement est faible sur les surfaces végétales, qui se comportent presque comme des corps noirs à haute absorptivité ($\pm 0,97$) et à très faible réflectivité. Cette dernière

(a_{NA}) n'est guère mesurable actuellement et est confondue sous les résultats de mesure du rayonnement infrarouge du système sol-végétation ($a_{NA} + T$).

Quant à la densité du flux de rayonnement descendant du couvert végétal et de certains éléments de l'atmosphère vers le sol, elle est, durant le jour, souvent plus élevée que celle du flux de rayonnement (A). Cela est conditionné par l'échauffement du couvert à la suite de l'absorption des flux incidents de courtes (G) et de grandes longueurs d'onde (A).

A Virelles-Blaimont, en phase mi-feuillée, le bilan de grandes longueurs d'onde au-dessus du couvert ($A - a_{NA} - T$), par temps serein, vers 13 heures, peut monter à $-0,3 \text{ cal cm}^{-2} \text{ mn}^{-1}$, tandis qu'immédiatement au-dessus du sol, le bilan entre les flux de rayonnement infrarouge descendant du couvert et le rayonnement infrarouge montant du sol est de $+0,1 \text{ cal cm}^{-2} \text{ mn}^{-1}$ (A. Galoux et J. Grulois, 1968).

En fait, le flux de rayonnement de grandes longueurs d'onde (atmosphérique et terrestre) revêt toute son importance dans l'établissement du bilan radiatif net.

En bref, un cylindre vertical de forêt peut être assimilé du point de vue du rayonnement à une enceinte dont les parois latérales et le fond se comportent comme des corps gris très absorbants pour le rayonnement. La paroi supérieure chlorophyllienne est ouverte sur l'espace; elle absorbe une très grosse fraction du flux de rayonnement photosynthétiquement actif; elle est relativement per-

méable aux rayons proche infrarouge qui sont dès lors transmis au tapis herbacé et au sol (fenêtre proche infrarouge).

Grâce à son contenu en eau, cette paroi est très absorbante pour les rayons de grandes longueurs d'onde (rayonnement de l'atmosphère et du sol); elle reradie dans les grandes longueurs d'onde vers le bas et vers l'espace.

BILAN RADIATIF NET (Q)

On dispose aujourd'hui d'un certain nombre d'exemples de bilan radiatif net sur de courtes périodes établies au-dessus et au-dessous de couverts forestiers (A. Baumgartner, épicéa, en Bavière, 1956; W. E. Reifsnnyder, *Pinus resinosa*, États-Unis, 1967; R. Lützke, pin, Allemagne, 1966 et 1969; B. L. Dzerdzeevskij, forêt feuillue, URSS, 1960, 1963; J. L. Rauner et Rudnev, forêt feuillue, URSS, 1962; A. Galoux et J. Grulois, chênaie décidue, 1968; Gay, *Pinus taeda*, États-Unis, 1966; J. L. Rauner, forêt feuillue, URSS, 1961; S. Tajchman, épicéa, Bavière, 1967).

Les bilans établis sur de longues périodes et publiés sont très peu nombreux (A. Baumgartner, 1950; S. Tajchman, 1967). Des mesures continues sont en cours dans un certain nombre de forêts dans le monde.

Le tableau 9 donne des valeurs journalières moyennes (divers mois) pour un peuplement d'épicéa en Bavière (année 1965), une chênaie caducifoliée de Virelles (année 1967) et les résultats obtenus en 1958 au-dessus d'une prairie (Frankenberger, 1961, à Quickborn, Rép. féd. d'Allemagne). On remarque que le bilan radiatif net est négatif en hiver et atteint son maximum de mai à juillet.

D'autre part, le tableau 10 donne les valeurs horaires moyennes (juillet) pour la chênaie de Virelles (1967) et

TABLEAU 9. Valeurs journalières moyennes comparées du bilan radiatif net (Q) (cal cm⁻² jour⁻¹).

Mois	Eberberger Forst ^a	Quickborn ^b	Virelles-Blaimont ^c
Janvier	—	-17	—
Février	—	2	—
Mars	—	70	—
Avril	—	170	171
Mai	199	215	214
Juin	313	220	219
Juillet	250	185	265
Août	261	195	173
Septembre	178	124	104
Octobre	—	47	44
Novembre	—	9	3
Décembre	—	-8	-7

a. Forêt d'épicéa âgée de soixante-dix ans (Eberberger Forst, Bavière). D'après S. Tajchman, 1967.

b. Prairie à Quickborn (République fédérale d'Allemagne). Année géophysique internationale 1958. D'après Frankenberger (1961).

c. Forêt décidue de Virelles-Blaimont (chênaie mélangée), 1967.

TABLEAU 10. Valeurs horaires moyennes comparées du bilan radiatif net (Q) (cal cm⁻² h⁻¹).

Heure	Quickborn ^a	Virelles-Blaimont ^b
1	-1,86	-4,90
2	-4,74	-4,73
3	-1,38	-4,38
4	-1,38	-3,91
5	-0,66	-3,30
6	+2,64	-0,52
7	+7,8	+4,00
8	+13,7	+9,56
9	+17,8	+18,35
10	+23,8	+25,76
11	+29,7	+30,79
12	+31,4	+34,26
13	+30,7	+35,99
14	+30,6	+34,14
15	+24,1	+34,52
16	+14,6	+29,31
17	+10,1	+23,98
18	+5,5	+15,64
19	+0,4	+8,65
20	-1,8	+1,47
21	-1,9	-4,16
22	-1,6	-5,29
23	-1,5	-5,30
24	—	-5,34

a. Prairie en juillet 1958.

b. Chênaie en juillet 1967.

pour la prairie de Quickborn (1958). Ces valeurs se laissent difficilement comparer car elles se rapportent à des années et à des lieux différents. Les gains radiatifs les plus élevés se réalisent lorsque le soleil est à sa hauteur maximale.

Le tableau 11 montre que la forêt d'épicéa à haute absorptivité (faible albédo) jouit d'un bilan radiatif net notablement plus élevé que les cultures agricoles. Les forêts de conifères ont un bilan radiatif net plus élevé - Q/G = 69,9% (S. Tajchman, 1967); Q/G = 67% (R. Lützke, 1969) - que les forêts feuillues. Dans ce cas, l'évapotranspiration des conifères est plus élevée que celle des peuplements feuillus.

Profil vertical du bilan radiatif net

Jusqu'ici très peu d'exemples de profil de bilans nets sont publiés. Le tableau 8 reproduit celui que A. Baumgartner a établi pour une forêt d'épicéa (1965). Il délimite essentiellement la zone active d'échanges radiatifs qui se situe dans le haut couvert (59% des échanges dans l'horizon supérieur du couvert de 0,9 mètre d'épaisseur).

C'est dans cet horizon que la majeure partie des activités biologiques se concentrent (assimilation, transpiration); la zone maximale d'assimilation serait immédiatement au-dessous de cet horizon (A. Baumgartner, 1965).

TABLEAU 11. Bilans radiatifs nets comparés au-dessus de trois types de végétation voisins, Bavière, 1965 (S. Tajchman, 1967).
(cal cm⁻²)

	Forêt d'épicéas		Champ de pommes de terre		Luzernière	
	Rayonnement global (G)	Rayonnement net (Q)	Rayonnement global (G)	Rayonnement net (Q)	Rayonnement global (G)	Rayonnement net (Q)
Mai	9 033	6 156	10 681	6 804	10 681	5 400
Juin	13 029	9 399	14 517	8 339	14 517	8 248
Juillet	11 701	8 737	14 221	7 140	14 221	7 245
Août	11 432	8 090	13 183	6 058	13 183	6 617
Septembre	8 768	5 353	9 171	4 530	9 171	4 255
TOTAL	53 963	37 735	61 773	32 871	61 773	31 765
Q/G	69,9%		53,2%		51,4%	

TRANSFERTS EN ÉNERGIES CALORIFIQUE ET CHIMIQUE

Dans le continuum biochimique et radiatif que constitue l'écosystème forêt, les transferts d'énergie sont permanents et revêtent des grandeurs considérables. Les gradients énergétiques (sur le cheminement soleil-espace) conditionnent les échanges entre les flux de rayonnement et les populations moléculaires, de même qu'entre les masses; les mouvements de turbulence accélèrent les transports, les changements d'état physique consomment beaucoup d'énergie, les transferts en énergie chimique se réalisent.

Le volume des échanges aux différents points de transfert est fonction essentiellement des masses en présence, des chaleurs spécifiques, des conductibilités, des rapports surfaces d'échange / masses. Dans une forêt, la masse du sol et du sous-sol participant aux échanges peut atteindre plus de 300 g cm⁻², les biomasses 10 g cm⁻² (le plus souvent 2 à 4 g cm⁻²); la masse d'eau (dans son cycle planétaire) traversant le système peut s'élever de 50 à 300 g cm⁻² année (souvent entre 80 et 150 g cm⁻² année), dont une fraction, en changeant d'état, emprunte une quantité considérable d'énergie, la masse d'air en mouvement continu à travers le système représente quelque 5 tonnes par cm² et par année; la masse des pigments chlorophylliens peut se monter à 0,00012 g cm⁻² (Gessner, 1949) - 0,00024 g cm⁻² pour une chênaie (Bray, 1962).

Les techniques actuelles permettent de mesurer les divers transferts d'énergie radiative en énergies calorifique et chimique. On part le plus souvent du bilan radiatif net, qui fait le décompte de la reradiation infrarouge, soit un poste important de dissipation énergétique vers l'espace.

TRANSFERTS EN ÉNERGIE CALORIFIQUE

Dans l'analyse du bilan d'énergie calorifique d'une forêt, il convient de prendre en considération le flux de chaleur sensible dans le sol, dans les biomasses, dans l'air, dans la

convection turbulente, ainsi que l'énergie calorifique consommée par l'évapotranspiration.

Variations horaires des transferts d'énergie calorifique au cours d'une journée

Nous disposons à l'heure actuelle d'un certain nombre de bilans horaires pour des journées types pour certains types de forêts (Baumgartner, 1956; J. L. Rauner, 1958, 1961 [forêt feuillue décidue, URSS]; Rauner et Rudnev, 1962 [forêt décidue, URSS]; R. Lützke, 1966 [forêt de pin sylvestre]; W. F. Reifsnnyder, 1967 [peuplement de *Pinus resinosa*, USA]; S. Tajchman, 1967 [forêt d'épicéa, Bavière]; J. Grulois, 1968c [chênaie décidue, Belgique]). Les auteurs appliquent la méthode du bilan d'énergie et du rapport de Bowen, en considérant que les coefficients de transfert pour la chaleur et la vapeur d'eau sont égaux.

Dans A. Baumgartner (1956), Rauner et Rudnev (1962), W. E. Reifsnnyder (1967), on trouvera des bilans relativement complets, établis au-dessus du couvert et sous le couvert. Le tableau 12 reproduit certains de ces bilans établis pour une ou plusieurs journées.

Si nous considérons le transfert d'énergie dans le sol, la biomasse et l'air interne, on constate que les valeurs, tout en étant faibles, s'écartent dans une certaine mesure dans les résultats de R. Lützke, S. Tajchman et J. Grulois. Les valeurs obtenues par le premier et J. Grulois dans une biomasse très élevée sont assez élevées. Par contre, elle se réduit à 0,2% pour S. Tajchman. Les méthodes de calcul de ce transfert sont différentes suivant les auteurs. Le premier a admis la même température pour les biomasses et pour l'air, tandis que les autres ont mesuré la température propre des biomasses (jusqu'à -50 cm dans le sol) et à divers niveaux dans les biomasses (J. Grulois) [tableaux 13 et 14.]

En fait, il convient de relever que les transferts dans les biomasses et le sol ne peuvent être négligés pour l'établissement des bilans.

C'est le flux de chaleur latente de vaporisation qui, dans les forêts tempérées, est le plus important: 47 à 97 %

TABLEAU 12. Bilan radiatif net et transferts d'énergie calorifique (en cal cm⁻² h⁻¹). Forêt décidue, URSS (Dzerdzeevski, 1963).

Saison	Heure										
	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23	01
Début printemps											
Q	2,40	17,40	36,00	53,40	54,00	39,00	19,80	-1,20	-3,60	—	—
K	0,00	-4,20	-10,20	-15,00	-14,40	-10,80	-6,60	0,60	0,00	—	—
V	-3,60	-10,80	-21,60	-34,20	-37,80	-28,80	-15,60	-2,40	0,00	—	—
Qi	1,20	-2,40	-4,20	-4,20	-1,80	0,60	2,40	3,00	3,60	—	—
Mi-été											
Q	3,00	15,00	28,20	52,80	55,20	34,80	12,00	-3,00	-3,60	-3,00	-2,40
K	0,60	-4,80	-9,00	-12,60	-13,80	-9,60	-2,40	0,00	0,60	1,20	0,60
V	-3,00	-6,00	-13,80	-36,00	-39,60	-25,20	-12,00	-0,60	0,00	0,00	0,00
Qi	-0,60	-4,20	-5,40	-4,20	-1,80	0,00	2,40	3,60	3,00	1,80	1,80
Début automne											
Q	-4,20	9,00	24,00	37,20	39,60	24,60	10,20	-6,00	-4,80	-4,80	—
K	3,60	-3,00	-10,80	-17,40	-17,40	-9,60	-2,40	3,60	2,40	2,40	—
V	-0,60	-4,80	-10,20	-16,80	-20,40	-15,00	-10,20	-0,60	0,00	0,60	—
Qi	1,20	-1,20	-3,00	-3,00	-1,80	0,00	-2,40	3,00	2,40	1,80	—
Fin automne											
Q	-1,20	0,00	13,80	22,80	21,60	7,80	-1,20	-1,80	-3,60	-1,20	—
K	0,60	0,00	-5,40	-11,40	-15,00	-3,60	1,20	0,00	1,80	1,20	—
V	0,00	0,00	-4,80	-7,20	-4,80	-3,00	-1,20	0,00	0,60	0,00	—
Qi	0,60	0,00	-3,60	-4,20	-1,80	-1,20	1,20	1,80	1,20	0,00	—

Q = bilan radiatif net; Qi = flux de chaleur dans le système sol-végétation; V = chaleur latente d'évaporation (évapotranspiration); K = flux de chaleur de convection turbulente.

de Q pour la forêt d'épicéa bavaroise et 67% pour la chênaie belge (tableau 13).

D'autre part, le tableau 14 donne quelques bilans journaliers (souvent belles journées) et périodiques dans différentes forêts d'épicéa, de pin et de feuillus d'Europe tempérée. On remarquera immédiatement que le rapport $-V/Q$, à l'exception du bilan n° 4 de R. Lützke, est assez constant et varie entre 63 et 76%. Pour deux périodes de végétation complètes, Tajchman (1967) [épicéa, Bavière, 1965] et A. Galoux (chênaie belge, 1967) obtiennent un $-V/Q$ moyen respectivement de 0,665 et 0,735.

Transferts d'énergie calorifique établis pour des périodes de végétation

Nous ne disposons que de très peu d'exemples de bilans énergétiques établis pour de longues périodes qui ont fait l'objet de publications. On peut, dans les années à venir, compter sur un certain nombre de résultats qui vont permettre de comparer les montants respectifs de transferts pour diverses régions du globe et divers types de forêts.

Nous donnons au tableau 15 les montants de transferts

pour la période de végétation 1965 d'un peuplement d'épicéa en Bavière (Tajchman, 1967), d'un peuplement de pin sylvestre près d'Eberswalde (1967) [R. Lützke, 1969] et de la chênaie décidue de Virelles (A. Galoux, 1967). On remarquera qu'en Bavière le rayonnement global a été nettement inférieur en 1965 à celui de Virelles et d'Eberswalde en 1967, et que la pluviosité a été le double de celle de Virelles. Cependant le bilan radiatif net périodique à Virelles n'atteint que 47% du montant de rayonnement global (G) tandis qu'il se monte à 70% pour la pessière bavaroise et 67% pour la pineraie d'Eberswalde. Cette différence résulte en grande partie du faible albédo de la pessière et de la pineraie qui se comportent comme des systèmes de grande absorptivité pour le rayonnement. Les cultures de luzerne et de pomme de terre non loin de la pessière accusent des rapports $Q/G = 51,4$ et $53,2\%$ et la prairie d'Eberswalde $51,0\%$. Quant à l'évapotranspiration, elle a consommé $66,5\%$ du bilan radiatif net pour la pessière (environ 420 mm d'eau), $65,0\%$ pour la pineraie (411,5 mm d'eau) et 70% pour la chênaie belge (environ 358 mm d'eau, soit la totalité de l'eau disponible).

TABLEAU 13. Montants des transferts énergétiques au cours d'une journée (cal cm⁻² jour⁻¹).

	Q	V	K	Qi	QC	QV	QL	-V/Q	-K/Q	-Qi/G
<i>A. Forêt d'épicéa en Bavière (S. Tajchman, 1967)</i>										
18 août (ciel couvert)	64	-62	-12	10	—	—	—	0,97	0,19	(-)0,17
19 août (ciel serein)	221	-103	-110	-8	—	—	—	0,47	0,50	0,03
<i>B. Chênaie décidue mélangée (J. Grulois, 1968e)</i>										
12 juillet (ciel serein)	308,5	-205,0	-82	-21	-15,5	-3,5	-1,5	0,666	0,265	0,069

TABLEAU 14. Transferts d'énergie radiante et calorifique dans différents types de forêts (journées isolées et périodes continues).

Postes de transfert	1		2		3				4		5		6		7	
	% de Q	cal cm ⁻²	% de Q	cal cm ⁻²	% de Q				cal cm ⁻²	% de Q	cal cm ⁻²	% de Q	cal cm ⁻²	% de Q	% de Q	
					a	b	c	d								
Bilan radiatif net [Q]	—	586	100	—	—	—	—	—	207	100	37 735	—	308,5	100	—	—
Chaleur latente (évapotranspiration) [V]	63	-386	66,0	76	75	62	71	—	-189,6	96	-25 075	66,5	-205,0	66,6	73,5	—
Chaleur sensible (convection) [K]	31	-197	33,5	27	25	38	30	—	-0,6	0	-12 589	33,4	-81,3	26,5	27,1	—
Flux thermique dans le sol [QC]	—	—	—	—	—	—	—	—	-3,6	1,7	—	—	-15,3	5,1	—	—
Flux thermique dans la biomasse [QV]	—	—	—	—	—	—	—	—	-4,8	2,3	—	—	-3,3	1,2	—	—
Flux thermique dans l'air interne [QL]	—	—	—	—	—	—	—	—	-0,6	0,0	—	—	-1,4	0,6	—	—
TOTAL [QC+QV+QL=Qi]	6	-3	0,5	2	0	0	0	0	-9,0	4,0	-71	0,2	-20,0	6,9	-5,9	—

1. A. BAUMGARTNER, 1952. Jeune forêt d'épicéa, Bavière.

2. A. BAUMGARTNER, 1952. Jeune forêt d'épicéa, Bavière (journée de temps serein).

3. RAUNER, 1960. Forêt feuillue décidue de quarante ans, URSS: a) début période de végétation; b) mi-période de végétation; c) fin période de végétation; d) moyenne de a, b, c.

4. R. LÜTZKE, 1966. Forêt de pin sylvestre de cent ans (et hêtre), 370 m³/ha, Rép. dém. allemande (journée de beau temps entre 23 et 25-9-64).5. S. TAJCHMAN, 1967. Forêt d'épicéa de soixante-dix ans, 691 m³/ha, Bavière (période du 1-5 au 30-9-65).

6. J. GRULOUS, 1968c. Chênaie mélangée décidue, environ quatre-vingts ans, 19 mètres de hauteur, biomasse de 120 tonnes/ha (journée de temps serein).

7. A. GALOUX, 1969. Chênaie mélangée décidue, environ quatre-vingts ans, 19 mètres de hauteur, biomasse de 120 tonnes/ha (période du 1-5 au 31-12-67).

Tables de transferts d'énergie calorifique (tables de processus). Valeurs mensuelles moyennes par heure

On peut tenter de caractériser les principaux processus de fonctionnement d'un écosystème en établissant des tables de transferts fondées sur un nombre suffisant de mesures.

Le tableau 16 donne un exemple pour l'année 1967 à Virelles, année pour laquelle les paramètres du rayonnement global et de la pluviosité peuvent être considérés comme voisins de la moyenne. Il donne les valeurs moyennes de transferts pour les processus où l'énergie calorifique est impliquée. Chacun d'eux intéresse l'homme, les transferts dans le système sol-végétation et les transferts par convection conditionnent le climat thermique, le montant du flux de chaleur latente de vaporisation est une valeur précieuse si l'on connaît le montant des précipitations. La différence entre ces deux postes donne ce que la forêt autorise comme infiltration, c'est-à-dire sa production en eau d'alimentation des sources et de ruissellement.

Remarquons que les méthodes appliquées dans l'analyse du bilan énergétique ont une précision qui permet d'approcher la mesure des processus qui ne déplacent que quelques calories sur vingt-quatre heures.

TRANSFERTS EN ÉNERGIE CHIMIQUE
AU NIVEAU PRIMAIRE

Généralement, dans l'équation du bilan énergétique, on considère comme négligeable le montant des transferts d'énergie radiante en énergie chimique (photosynthèse brute) de même que les flux de chaleur libérée d'une part au cours de la respiration des plantes autotrophes et d'une part la chaleur libérée par les hétérotrophes consommateurs et bioréducteurs.

Transferts d'énergie radiante en énergie chimique (photosynthèse brute)

On ne dispose pas de valeurs bien établies relatives aux transferts d'énergie en énergie chimique pour des forêts. On ne peut avancer jusqu'ici que des évaluations basées sur les mesures de productivité primaire nette ou des estimations de productivité primaire brute. En reprenant quelques-unes de ces valeurs estimées de productivité brute et des périodes de végétation, on arrive à des montants horaires moyens, en général, d'un ordre de grandeur voisin de $0,6 \text{ cal cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (A. Baumgartner, 1956, jeune pessière en Bavière, 0,5; C. M. Möller, D. Muller, Jorgen Nielsen, 1954, hêtraie jeune, Danemark, 0,5; D. Muller, Jorgen Nielsen, 1965, forêt dense tropicale humide, 0,53; J. D. Ovington, pineraie, Grande-Bretagne, 0,44; A. Galoux, 1963, modèle de hêtraie 2^e classe, Belgique, 0,44; G. M. Woodwell et R. H. Wittaker, 1967, chênaie mixte, USA, 0,54; chênaie de Virelles-Blaimont, 0,42 $\text{cal cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$).

TRANSFERTS D'ÉNERGIE CHIMIQUE
DU NIVEAU CHLOROPHYLLIEN
AUX ORGANISMES HÉTÉROTROPHES

Transferts aux hétérotrophes consommateurs

On connaît jusqu'ici très mal le montant de ces transferts dans les forêts. H. T. Odum (1967), dans une forêt tropicale, a établi un transfert de 7% de la production primaire aux consommateurs, soit $0,047 \text{ cal cm}^{-2} \text{ jour}^{-1}$. Dans la chênaie décidue nord-américaine, G. M. Woodwell et R. H. Wittaker (1967) ont obtenu une valeur de transfert voisine de $0,040 \text{ cal cm}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ (365 jours). Dans la chênaie caducifoliée de Virelles-Blaimont, le montant des transferts aux consommateurs foliaires pourrait se chiffrer aux environs de $0,040 \text{ cal cm}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ lorsque les populations de phyllophages sont voisines de leur équilibre (365 jours). En cas de pullulation, ce transfert peut aller jusqu'à 30% de la production annuelle de feuillage.

Transferts aux hétérotrophes bioréducteurs

J. D. Ovington a rassemblé un grand nombre de données relatives aux transferts de matières organiques mortes aux bioréducteurs. Dans de nombreux types de forêt feuillue, les transferts sont de l'ordre de $200 \text{ cal cm}^{-2} \text{ année}^{-1}$. Dans la chênaie mixte nord-américaine, G. M. Woodwell et R. H. Wittaker (1967) ont établi une valeur qui correspond à environ $300 \text{ cal cm}^{-2} \text{ année}^{-1}$ (comprenant les chutes de racines). Pour une hêtraie jardinée normale de 2^e classe, nos estimations se sont élevées à $222 \text{ g cal cm}^{-2} \text{ année}^{-1}$ (A. Galoux, 1963). A. Nanson, 1962, pour la hêtraie ardennaise est arrivé à $222 \text{ g cal cm}^{-2} \text{ année}^{-1}$. A. I. Odum (1967) estime ce transfert pour une forêt tropicale à $246 \text{ cal cm}^{-2} \text{ année}^{-1}$. Pour la chênaie décidue de Virelles-Blaimont, on peut estimer provisoirement que les transferts se situent aux environs de $290 \text{ cal cm}^{-2} \text{ année}^{-1}$.

TRANSFERTS D'ÉNERGIE CHIMIQUE
EN ÉNERGIE CALORIFIQUE

Nous ne disposons que de peu de mesures directes et continues qui permettent d'établir ces transferts dans les forêts. C. M. Möller, D. Muller et Jorgen Nielsen ont été des pionniers dans ce domaine, tant dans les hêtraies européennes que dans les forêts tropicales.

Dans une communauté en équilibre, toute la production primaire nette est consommée et dégradée, en considérant des périodes adéquates. Dans les communautés forestières en voie d'édification, il y a stockage de matières et augmentation de biomasse sur pied. C'est le cas le plus fréquemment rencontré dans les forêts de recherches.

Les valeurs récentes de G. M. Woodwell et R. H. Wittaker pour la forêt feuillue mélangée de Brookhaven se trouvent parmi les plus significatives. La respiration des plantes a été obtenue par la mesure de l'accumulation

TABLEAU 15. Transferts d'énergie radiative et calorifique dans trois types de forêts (période de végétation).

Mois	P (mm)	G (cal cm ⁻²)	Q (cal cm ⁻²)	Q/G	Qi (cal cm ⁻²)	V (cal cm ⁻²)	K (cal cm ⁻²)	-V/Q	-K/Q	-Qi/Q
<i>Forêt d'épicéa, soixante-dix ans, Bavière 1-5 au 30-9-65 (S. Tajchman, 1967)</i>										
1965										
Mai	188	9 033	6 156	0,68	7	-4 256	-1 907	0,69	0,31	0,0
Juin	209	13 029	9 399	0,72	-142	-6 675	-2 582	0,71	0,27	0,02
Juillet	155	11 701	8 737	0,75	-52	-5 610	-3 075	0,64	0,35	0,01
Août	77	11 432	8 090	0,71	23	-4 933	-3 180	0,61	0,39	0,0
Septembre	98	8 768	5 353	0,61	93	-3 601	-1 845	0,67	0,34	-0,01
TOTAL	724	53 963	37 735	0,70	-71	-25 075 (420 mm)	-12 589	0,66	0,33	0,005
<i>Pineraie (Pinus silvestris), Eberswalde, vingt-huit ans, 2^e classe, 12,6 mètres de hauteur, 1-4 au 30-9-1967 (R. Lütze, 1969)</i>										
Avril	—	—	4 612	—	-11	-2 903	-1 698	0,63	0,37	0,00
Mai	—	—	8 350	—	-273	-4 788	-3 289	0,57	0,40	0,03
Juin	—	—	8 988	—	-164	-6 184	-2 640	0,69	0,29	0,02
Juillet	—	—	9 020	—	-184	-5 828	-3 008	0,65	0,33	0,02
Août	—	—	6 939	—	-3	-4 473	-2 463	0,65	0,35	0,00
Septembre	—	—	3 953	—	70	-2 962	-1 061	0,75	0,27	-0,02
TOTAL	—	62 430	41 862	0,67	-565	-27 138 (460,7 mm)	-14 159	0,65	0,34	0,01
Mai-septembre	—	—	37 250	—	-554	-24 235 (411,5 mm)	-12 461	0,65	0,34	0,01
<i>Chênaie mélangée, quatre-vingts ans, Virelles-Blaimont, 1-4 au 30-11-67 (bilanmètre ventilé) [A. Galoux, 1967]</i>										
Avril	57	10 642	5 131	0,48	-41					0,08
Mai	81	13 509	6 679	0,49	-54	-5 115	-1 511	0,77	0,23	0
Juin	16	13 597	6 592	0,48	-75	-4 433	-2 084	0,67	0,32	0,01
Juillet	62	16 801	8 201	0,49	-62	-4 859	-3 280	0,59	0,40	0,01
Août	78	11 797	5 372	0,46	59	-4 233	-1 197	0,79	0,22	(-)0,01
Septembre	95	7 836	3 127	0,40	19	-2 485	-661	0,79	0,21	(-)0,01
Octobre	86	5 032	1 378	0,27	115	-1 290	-203	0,94	0,15	(-)0,08
Novembre	109	3 163	97	0,03	104	-563	362	5,80	3,73	(-)1,07
Décembre	92	1 429	-206	-0,14	78	+11	117	(-)0,05	(-)0,57	(-)0,38
Total mai-sept.	332	63 540	29 971	0,47	-113	-21 125 (358 mm)	-8 733	0,70	0,29	0,00

P = précipitations.

de CO² durant 41 inversions de température (Woodwell et Dyckenmann, 1966). Elle atteint environ 650 cal cm⁻² année⁻¹ pour une photosynthèse brute d'environ 1 220 cal cm⁻² année⁻¹, tandis que la respiration des hétérotrophes consommateurs et bioréducteurs atteint environ 320 cal cm⁻² année⁻¹. Ces valeurs, en tenant compte de la période de végétation, amènent à des ordres de grandeur de 4,3 cal cm⁻² jour⁻¹, pour la respiration des plantes, et 2,1 cal cm⁻² jour⁻¹ pour la respiration des hétérotrophes. Pour la chênaie décidue de Virelles-Blaimont, A. Froment (1971) a estimé la respiration des hétérotrophes à 285 cal cm⁻² année⁻¹.

TERMES COMPLÉMENTAIRES DE L'ÉQUATION DU BILAN D'ÉNERGIE

On néglige généralement un certain nombre de processus physiques impliquant des échanges d'énergie calorifique. On consultera à ce sujet A. Bernard (1956).

1. La chaleur différentielle de mouillage est la chaleur dégagée par unité de masse d'eau ajoutée uniformément à une grande quantité de substance humide, à température constante. Ces chaleurs de mouillage varient entre 0,24 et 2,4 cal g⁻¹. Dans les forêts, on peut considérer que l'alternance d'humidification et de dessèchement des sur-

TABLEAU 16. Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Tables de transfert d'énergie (1967).

Mois	Valeurs mensuelles moyennes par heure (cal cm ⁻² h ⁻¹)																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Transfert d'énergie radiative (bilan radiatif net [Q])</i>																								
Avril	-5	-5	-5	-5	-4	-3	+0	+5	+13	+20	+25	+29	+30	+29	+28	+22	+16	+8	+1	-5	-6	-6	-6	-5
Mai	-5	-5	-4	-4	-3	-1	+3	+8	+17	+23	+27	+29	+30	+30	+31	+26	+18	+10	+4	-1	-5	-5	-5	-5
Juin	-5	-5	-4	-3	-2	+0	+4	+8	+14	+21	+26	+28	+29	+28	+28	+25	+21	+15	+9	+2	-3	-5	-5	-5
Juillet	-5	-5	-4	-4	-3	-1	+4	+10	+18	+26	+31	+34	+36	+34	+34	+29	+24	+16	+8	+1	-4	-5	-5	-5
Août	-4	-4	-3	-3	-3	-2	+1	+5	+11	+18	+24	+27	+29	+27	+24	+21	+15	+8	+3	-2	-4	-4	-4	-4
Septembre	-3	-3	-3	-3	-2	-2	-1	+2	+7	+12	+16	+20	+22	+21	+16	+12	+9	+3	-1	-3	-4	-4	-4	-3
Octobre	-3	-2	-2	-2	-2	-2	-2	0	+2	+6	+11	+14	+14	+12	+11	+7	+2	-2	-3	-3	-3	-3	-3	-3
<i>Transfert d'énergie calorifique (flux de chaleur dans le système sol-végétation [Qi])</i>																								
Avril	+2	+2	+2	+2	+2	+2	+1	+0	-2	-3	-4	-5	-5	-5	-5	-3	-2	+0	+2	+3	+3	+3	+3	+3
Mai	+3	+2	+2	+2	+2	+2	+1	-0	-2	-3	-3	-4	-4	-4	-3	-2	-1	+0	+1	+3	+3	+3	+3	+3
Juin	+2	+2	+2	+2	+2	+1	+1	-0	-1	-2	-3	-3	-3	-3	-3	-2	-2	-1	-0	+1	+2	+3	+3	+3
Juillet	+3	+2	+2	+2	+2	+1	+0	-1	-2	-3	-3	-4	-4	-3	-3	-3	-2	-1	-0	+1	+2	+2	+2	+2
Août	+2	+2	+2	+2	+2	+2	+1	+0	-1	-2	-3	-3	-3	-3	-3	-2	-1	-0	+1	+2	+2	+2	+2	+2
Septembre	+2	+2	+2	+2	+2	+2	+1	+1	0	-1	-1	-2	-2	-2	-1	-1	0	+1	+2	+2	+2	+2	+2	+2
Octobre	+2	+2	+2	+2	+2	+2	+2	+1	+1	0	-1	-1	-1	-1	-1	0	+1	+2	+2	+2	+2	+2	+2	+2
<i>Flux de chaleur dans la convection turbulente (K)</i>																								
Juin	+3	+3	+2	+1	+0	-0	-2	-3	-5	-9	-9	-10	-9	-11	-9	-9	-5	-4	-2	-0	+0	+2	+2	+2
Juillet	+2	+2	+1	+1	+1	-0	-1	-3	-6	-10	-13	-15	-15	-14	-12	-9	-7	-4	-1	0	+2	+2	+2	+2
Août	+2	+1	+1	+1	+1	+0	+0	-1	-3	-5	-7	-8	-8	-7	-5	-4	-2	0	+1	+1	+2	+2	+2	+2
Septembre	+1	+1	+1	+1	+0	+0	-0	-1	-2	-3	-5	-6	-7	-5	-3	-3	-1	-0	+0	+1	+2	+2	+2	+1
Octobre	+1	+0	+0	+0	+0	+0	+0	-0	+0	-1	-3	-6	-4	-3	-2	-2	-0	+0	+1	+1	+0	+1	+1	+1
<i>Chaleur latente d'évapotranspiration (V)</i>																								
Juin	-0	+0	+0	-0	-0	-1	-3	-5	-8	-10	-14	-15	-17	-14	-16	-14	-14	-10	-7	-3	+1	+0	+0	+0
Juillet	+0	+1	+1	+1	+0	-0	-3	-6	-10	-13	-15	-15	-17	-17	-19	-17	-15	-11	-7	-2	-0	-0	-0	+0
Août	+0	+1	+0	+0	+0	-0	-2	-4	-7	-11	-14	-16	-18	-17	-16	-15	-12	-8	-5	-1	-0	-0	-0	-0
Septembre	+0	+0	-0	-0	-0	+0	-0	-2	-5	-8	-10	-12	-13	-14	-12	-8	-8	-4	-1	-0	-0	+0	+0	+0
Octobre	+0	+0	+0	-0	-0	+0	-0	-1	-3	-5	-7	-7	-9	-8	-8	-5	-3	-0	+0	+0	+1	+0	+0	+0
<i>Rapport flux de chaleur/flux de chaleur latente d'évapotranspiration (K/V)</i>																								
Juin						+0,37	+0,61	+0,61	+0,69	+0,84	+0,67	+0,62	+0,52	+0,78	+0,60	+0,60	+0,42	+0,35	+0,24	+0,19				
Juillet						+0,22	+0,49	+0,49	+0,65	+0,81	+0,89	+0,97	+0,92	+0,84	+0,67	+0,57	+0,44	+0,33	+0,20					
Août							+0,24	+0,19	+0,42	+0,45	+0,53	+0,50	+0,47	+0,40	+0,31	+0,28	+0,15							
Septembre								+0,20	+0,29	+0,35	+0,44	+0,55	+0,48	+0,35	+0,25	+0,40	+0,04							
Octobre										+0,29	+0,40	+0,79	+0,46	+0,33	+0,34	+0,36	+0,05							

$Q = Q_i + V + K$

Q = bilan radiatif net; Q_i = flux de chaleur dans le système sol-végétation; V = chaleur latente d'évapotranspiration; K = flux de chaleur de convection turbulente.

-0, +0 = valeurs négatives ou positives voisines de zéro.

faces exposées à l'eau des précipitations annule l'effet net du phénomène considéré à l'échelle de l'année.

2. La conversion en chaleur de frottement de l'énergie cinétique du vent n'a pas été calculée jusqu'ici, semble-t-il, pour des forêts. Pour l'océan, Sverdrup (1943) a calculé qu'elle était environ le 1/10 000 du rayonnement global incident, donc négligeable à l'échelle de l'année (environ 10 cal cm⁻² année⁻¹).

3. Les apports de chaleur par l'eau extérieure dans les forêts des régions tempérées peuvent souvent être négligés à l'échelle de l'année. On peut, par exemple, considérer en Europe occidentale que les apports d'eau sont plus chauds que le système sol-végétation en hiver et moins chauds en été. Or ils se répartissent à raison d'environ 50% en année normale. Si, par exemple, la différence moyenne de température entre l'eau de précipitation et le système sol-végétation est de l'ordre de ±5 °C, pour 90 grammes d'eau par année, l'apport calorifique d'hiver est de +225 cal cm⁻² et -225 cal cm⁻² en été, soit l'annulation.

Le seul effet réside dans le fait que l'apport hivernal de chaleur par les précipitations s'ajoute au bilan radiatif net pour l'évapotranspiration et la convection tandis que l'inverse se produit durant la période de végétation. On consultera à cet effet le tableau 16.

LE SECOND PRINCIPE DE LA THERMODYNAMIQUE

L'équation générale du bilan énergétique basée sur la loi de conservation de l'énergie et traduisant quantitativement le flux d'énergie à travers un écosystème biosphérique ne tient pas compte du second principe de la thermodynamique.

En fait, tous les processus se passent à l'intérieur des fourchettes de température, pression, volume qui caractérisent la surface vivante du globe, mais ils impliquent également les notions de temps, d'irréversibilité et de désorganisation progressive.

Au vu des ordres de grandeur qu'on vient d'évoquer dans de multiples processus d'échange et qui progressivement deviennent accessibles par les techniques et les méthodes modernes de l'écologie, il conviendra probablement dans l'avenir d'analyser de plus près certains de ces processus, en tenant éventuellement compte du second principe de la thermodynamique. On pourra considérer, le cas échéant, la chaleur de formation dans le cas de la photosynthèse, la chaleur irréversible liée aux changements d'état telles la vaporisation, la sublimation, la fusion, l'entropie de dissipation liée aux flux de chaleur latente et sensible à travers la couche limite, l'entropie de croissance, l'entropie de structure...

On peut attirer l'attention sur deux cas particuliers.

1. *Évaporation (évapotranspiration)*. Durant l'expansion isotherme de l'eau liquide en vapeur, le changement d'état s'accompagne, outre la chaleur latente réversible, d'un changement d'énergie libre dont le montant est

fonction de la température et de la pression partielle de l'eau dans le mélange air-vapeur ($\Delta F = R T \ln \frac{p}{ps}$ [p = pression partielle, ps = pression de vapeur à saturation]).

Cela représente quelques calories par gramme d'eau évaporée. Ainsi, dans la chênaie de Virelles, qui évapotranspire en moyenne 45 g cm⁻² année⁻¹, à une température de 14 °C, avec une humidité relative de 70%, cela représente: $\Delta F = 1,987 \times 287 \times \ln \frac{11,2}{16,0}$ pour une mole H₂O, soit -11,3 cal g⁻¹, soit -507,5 cal cm⁻² année⁻¹.

L'ordre de grandeur est voisin de ceux que nous avons considérés dans l'équation du bilan d'énergie (par exemple flux de chaleur dans la végétation).

2. *Entropie de dissipation*. R. I. Florov (1968a et b) a formulé une hypothèse selon laquelle l'entropie de dissipation dans la couche limite de la feuille, calculée sur la base des échanges de chaleur et d'eau entre la feuille et l'air, pourrait représenter une mesure quantitative des pertes d'assimilats par respiration. Il se base sur l'interdépendance sur le plan énergétique des processus de transpiration, de photosynthèse et de respiration. Toute augmentation du déficit de saturation hydrique dans la feuille (phénomène essentiellement diurne) a pour conséquence une baisse de transpiration et, pour un bilan radiatif constant, une élévation de température et donc aussi de respiration aux dépens des assimilats. Il dérive la formule suivante de l'entropie de dissipation :

$$\sigma = P \cdot \Delta T / T^2 + L \cdot E \cdot \Delta q / T$$

σ : vitesse de la production d'entropie, cal cm⁻² min⁻¹ °K⁻¹

P : flux de chaleur feuille-air, cal cm⁻² mn⁻¹

ΔT : différence de température feuille-air

T : température absolue moyenne feuille-air

L : chaleur latente de l'évaporation de l'eau

E : vitesse de transpiration, g cm⁻² mn⁻¹

Δq : déficit de saturation de l'air, déterminé à la température de la feuille en turgescence.

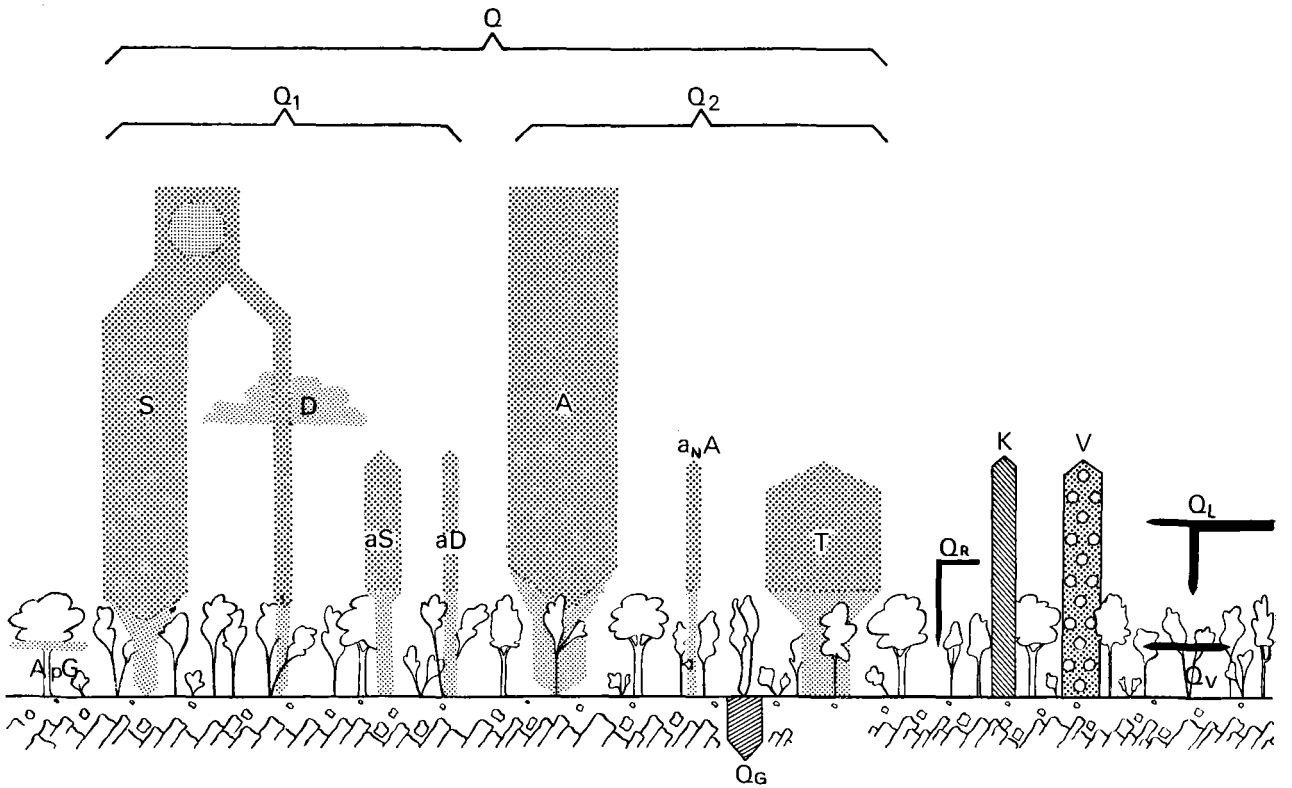
R. I. Florov obtient des valeurs de respiration qui paraissent faibles: 240 joules cm⁻² pér. de végét.⁻¹, soit 38 cal cm⁻² pér. végét.⁻¹. Un rapide calcul pour la forêt de Virelles nous donne environ 100 cal cm⁻² pér. végét.⁻¹. Il semble bien que, si l'hypothèse pouvait se vérifier, cette valeur particulière de respiration ne couvre pas toute la respiration. On peut néanmoins approfondir l'hypothèse de Florov, qui a le mérite de tenter l'introduction de la thermodynamique dans les échanges d'énergie concomitants liés aux trois fonctions de la feuille.

En conclusion, il semble bien que les méthodes de mesure des flux et des transferts d'énergie dans les grands écosystèmes permettent, malgré leur haute complexité, d'envisager non seulement la mesure des processus mettant en œuvre de grosses quantités de masses moléculaires et d'énergie mais aussi, progressivement, celle de processus

intéressant plus spécialement les fractions vivantes de petite masse relative et déplaçant des quantités d'énergie faibles de l'ordre de 1 à 2 cal cm⁻² jour⁻¹. C'est le cas des transferts d'énergie radiative en énergie calorifique dans les biomasses ($\pm 3,5$ cal cm⁻² jour⁻¹) et dans l'air ($\pm 1,5$), des transferts d'énergie radiante en énergie chimique (± 5), des transferts d'énergie chimique du niveau chlorophyllien aux consommateurs ($\pm 0,04$) et aux bioréducteurs ($\pm 0,7$), des transferts d'énergie chimique en énergie calorifique ($\pm 4,3$ pour les plantes vertes et $\pm 2,1$ pour les bioréducteurs), des changements d'énergie libre liés aux changements d'état de l'eau qui figurent en déduction du

bilan énergétique global dans le cas de l'évapotranspiration (1,4 cal cm⁻² jour⁻¹).

D'autre part, l'établissement de tables de processus qui caractérisent en quelque sorte le fonctionnement d'un écosystème déterminé ne paraît pas hors de portée. Elles présentent l'intérêt de constituer en quelque sorte le bilan comptable moyen du flux d'énergie radiante à l'entrée des transferts aux points obligés précisément là où l'homme les exploite sous ses différentes formes radiative, chimique, calorifique, cinétique et enfin des flux de dissipation à la sortie.



S	Rayonnement du disque solaire sur une surface horizontale	λ	$a_N A$	Albédo de la surface pour le rayonnement thermique descendant de l'atmosphère	$\Lambda\%$
D	Rayonnement du ciel sur une surface horizontale	λ	a_p	Efficacité de conversion de la partie visible du spectre de rayonnement	
G	Rayonnement global sur une surface horizontale (S+D)	λ	Q_1	Bilan du rayonnement solaire ($G - aS - aD$)	λ
T	Rayonnement thermique de la terre	Λ	Q_2	Bilan du rayonnement terrestre ($T + a_N A - A$)	Λ
A	Rayonnement thermique descendant de l'atmosphère	Λ	Q	Bilan du rayonnement total ($Q_1 + Q_2$)	$\lambda\lambda$
aS	Rayonnement du disque solaire réfléchi sur la surface	λ	Q_G	Flux de chaleur entrant dans le sol	
aD	Rayonnement du ciel réfléchi sur la surface	λ	K	Flux de chaleur entrant dans l'air	
$a_N A$	Rayonnement thermique descendant de l'atmosphère réfléchi sur la surface	Λ	V	Flux de chaleur latente utilisée pour l'évapotranspiration	
a	Albédo de la surface pour le rayonnement global	$\lambda\%$	Q_V	Énergie calorifique stockée dans la biomasse	
			Q_R	Flux de chaleur latente provenant de la rosée	
			Q_L	Énergie d'advection	

FIG. 1. Bilan d'énergie (adapté de D. W. Scholte Ubing, 1959, dans W. B. Fowler, 1964).

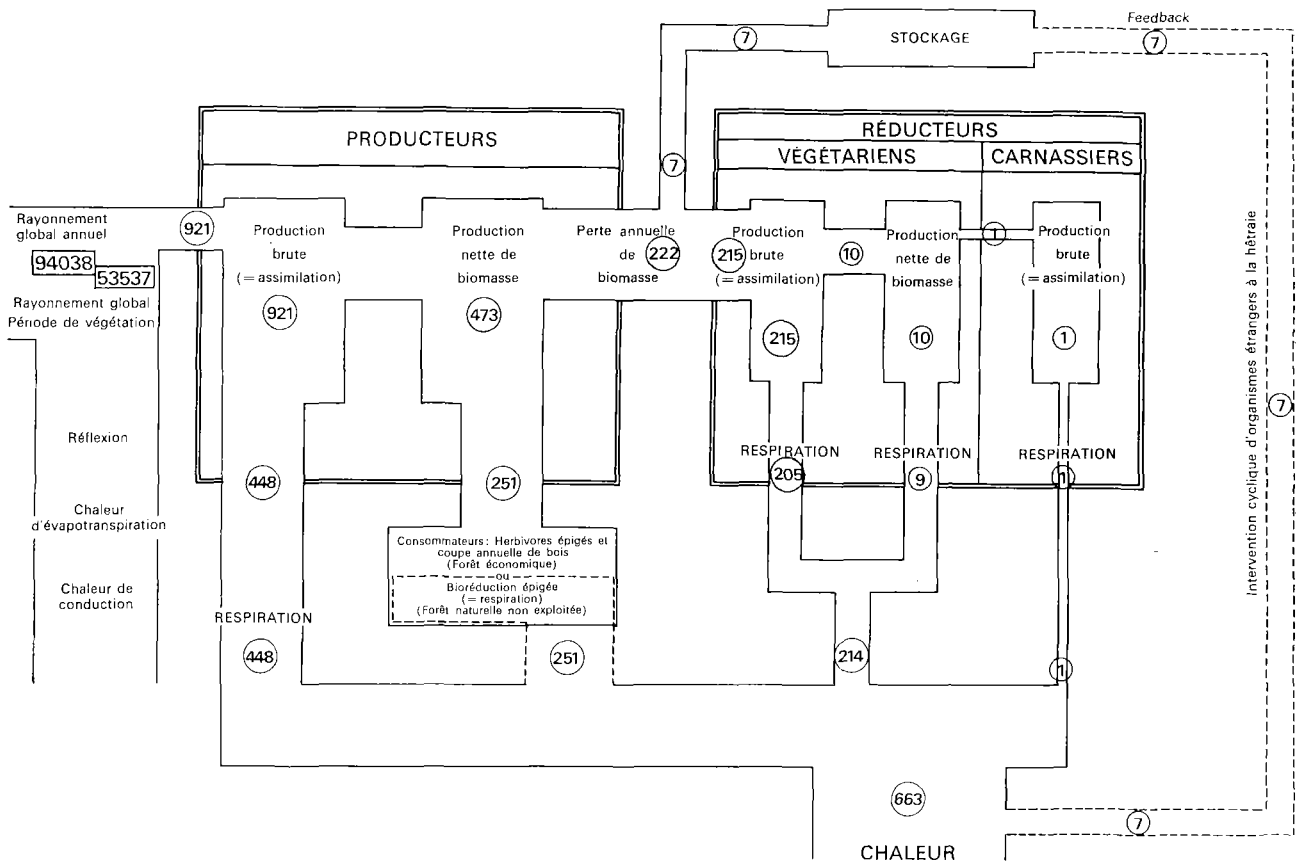


FIG. 2. Flux d'énergie à travers les niveaux trophiques de la hêtraie jardinée normale 2^e classe (en g cal cm⁻² année⁻¹).

Summary

Flux and transfer of energy in forest ecosystems (A. Galoux)

A forest is a biospheric system made up of biomasses surrounded by the scattered components of their metabolic processes. It may be regarded as a biochemical continuum or again as a vast population of relatively closely related molecules located in a permanent energy radiation field. This system is traversed by a flux of energy (photons) emitted by a source (the sun), which serves to organize the system, to maintain it in a stationary state, and which subsequently disperses in space in a degraded form (infra-red radiation).

In the stationary system the energy flow engenders cycles of matter, that is, an increase in order accompanied by a local diminution of entropy. In particular the absorption of photons permits of the formation in the system of chemical compounds with a high level of potential energy

and a high electronic temperature as compared with the thermodynamic temperature. These compounds change by yielding up their potential energy and new combinations with a low chemical potential leave the system. Thus the same atoms pass successively through states of rearrangement of unequal chemical potential, which is the condition of biogeochemical cycles.

Similarly, the absorption of radiant energy by the molecules constituting the atmosphere or by water gives rise to energy gradients of internal movement (kinetic temperature, change of phase) and of external movement (kinetic energy). These gradients are what give rise to the atmospheric cycles (turbulent convection, advection) and the water cycle (evapotranspiration, precipitations).

Thus the high radiant energy is the starting point of the transfers which we need to analyse quantitatively. The principal results of measurements secured in this domain

and relating to forest ecosystems are analysed and compared. The short-wave radiation flux in its incident phase is examined from the standpoint of its daily, seasonal and annual variations. As regards the reflection of this flux, comparative studies are made in terms of the nature of the plant cover, of the "phenophases" and types of weather. A few mean values obtained by continuous albedo measurements are given in Tables 2 and 3. The interception of the total radiation flux by the plant cover is subjected to a quantitative analysis which reveals, in particular, the high absorptivity of surfaces of corticole and epiphytic species. The extinction of the global radiation in its passage through the cover follows Beer's law and is mathematized in the form of a diversity of equations. Foliar tropisms proportionate to the extinction of the radiation are faithfully expressed in uniform equations. Comparative examinations are made of the transmission of the total radiation to the herbaceous cover of the forest floor and show the high transparency of leaves to radiations near the infra-red band. Mean values for these various fluxes over a complete year are given in Table 3.

The examination of the photosynthetically active radiation flux included in the total radiation shows that its absorption by the chlorophyllaceous canopy is much more intense than that of the radiation near the infra-red. Mean relative values obtained by continuous measurements over long periods are given in Tables 6 and 7.

Some comparisons are given of the downward long-wave radiation flux from the foliage masses to the ground and that reflected upward by the upper plant surfaces. In summer it often happens that the density of the infra-red radiation downward from the leaf canopy to the herbaceous cover is higher than that of the downward radiation from the atmosphere to the upper surfaces of the canopy.

Today we have a quantity of examples of net radiation balance for short periods at our disposal. On the other hand, the net balances measured over long periods are few in number. The latter are given in Tables 9, 10, 11 and 13. They show that a spruce forest with low albedo

(high absorptivity) has a higher net radiation balance than agricultural crops and leafy forests. The calorific and chemical energy transfers starting from the net radiation balance condition the cycles of inorganic matter (atmospheric gases, water, biogeochemical elements). The volumes of the exchanges at the transfer points are functions of the masses involved, of their specific heats, latent heats, calorific conductibilities, and the relations of the exchange surfaces to the masses (of air, water, soil, sub-soil, non-chlorophyllaceous biomasses, chlorophyll pigments). Many quantitative values for transfers over short periods are known. Values for complete vegetation periods are still rare (Bavarian spruce forest, Eberswalde pine and beech forest, Belgian oak-wood). It will be seen from Table 10 that the spruce, mixed pine and beech wood and the oak wood respectively use up 66.5, 65 and 70 per cent of their net radiation balance for evapotranspiration. A table of calorific energy transfers for the oak wood gives average monthly values per hour—net radiation balance, soil-biomasses, turbulent convection (air), evapotranspiration (water) (Table 16).

Some comparative figures are given for transfers of chemical energy at the primary level (gross photosynthesis) in the growth period. Similarly, there are some figures illustrating the potential chemical energy transfers from the chlorophyll level to the heterotrophic consumers and "bio-reducers". As regards the transfers of chemical energy into heat only very few measurements are available.

A few figures are given regarding moistening heat differentials, heat by friction (kinetic energy of the wind), and heat inputs by water (especially in autumn in northerly temperate regions). Finally, two examples are quoted of the application of the second principle of thermodynamics.

The methods of measuring energy flows and transfer in major ecosystems do not simply make it possible to analyse the processes relating to large molecular and energy masses but even take in the shifts of small quantities of energy of the order of $2 \text{ cal cm}^{-2} \text{ day}^{-1}$.

Bibliographie/Bibliography

- ALEXEYEV, V. A. 1963. Quelques problèmes de propriétés optiques de la forêt. Recueil. Problèmes d'écologie et de physiologie des plantes forestières. *Akad. For. Kirov* (Leningrad), p. 47-79. (En russe. Traduit en français par M. Nitsch, Phytotron, Gif-sur-Yvette, France.)
- ANDERSON, M. C. 1964a. Studies of the woodland light climate. *J. Ecol.*, vol. 52, p. 27-43.
- . 1964b. Studies of the woodland light climate. II. Seasonal variation in the light climate. *J. Ecol.*, vol. 52, p. 643-663.
- BAUMGARTNER, A. 1956. Untersuchungen über den Wärme- und Wasserhaushalt eines jungen Waldes. *Ber. dtsh. Wetterdienst.*, n° 5, p. 4-53.
- . 1957. Beobachtungswerte und weitere Studien zum

- Wärmehaushalt eines jungen Waldes. *Wiss. Mitt. meteor. Inst. Univ. München*, vol. 1, n° 4.
- . 1965. The heat, water and carbon dioxide budget of plant cover: methods and measurements. *Methodology of plant ecology. Proceedings of the Montpellier Symposium*, p. 495-512. Paris, Unesco. (Arid zone research, XXV.)
- BERGER-LANDEFELDT, U. 1967. Der Energieumsatz am Standort. *Bot. Jb.*, n° 86, p. 402-448.
- BERNARD, E. A. 1956. *Le déterminisme de l'évaporation dans la nature*. Bruxelles. 162 p. (Publ. INEAC, Série scientifique, n° 68.)
- . 1965. Théorie et mesure de l'évapotranspiration. *Méthodologie de l'écophysiologie végétale. Actes du Colloque de Mont-*

- pellier, p. 431-441. Paris, Unesco. (Recherches sur la zone aride, XXV.)
- BIRBEBAK, R.; BIRBEBAK, R. 1964. Solar radiation characteristics of tree leaves. *Ecology*, vol. 45, p. 646-649.
- BRAY, J. R. 1962. The primary productivity of vegetation in Central Minnesota, USA and its relationship to chlorophyll content and albedo. In: LIETH H. (ed.) *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*, p. 102-108. Stuttgart, Fischer.
- CHARTIER, P. 1966. Etude du microclimat lumineux dans la végétation. *Ann. agron. (Paris)*, n° 17, p. 571-602.
- COMBE, D. E. 1957. The spectral composition of shade light in woodlands. *J. Ecol.*, vol. 45, p. 823-830.
- DAVIDSON, J. L.; PHILIP, J. R. 1958. Light and pasture growth. *Climatology and microclimatology. Proceedings of the Canberra Symposium / Climatologie et microclimatologie. Actes du colloque de Canberra*, p. 181-187. Paris, Unesco. (Arid zone research / Recherches sur la zone aride, XI.)
- DOGNIAUX, R. 1964. *L'éclairage naturel et ses applications*. Bruxelles, Editions SIC. 230 p.
- ; PASTEELS, R. 1955. *Techniques modernes de mesure de l'éclairement énergétique solaire*. (Institut royal météorologique de Belgique, série B, n° 16.)
- DONALD, C.-M. 1961. Competition for light in crops and pastures. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, n° XV. *Mechanisms in biological Competition*, p. 282-313. Cambridge University Press.
- DUVIGNEAUD, P.; DENAEYER-DE SMET, S.; AMBROES, P.; TIMPERMAN, J. 1969. La chênaie de Virelles-Blaimont. Aperçu préliminaire sur les biomasses, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, n° 102, p. 317-425.
- DZERDZEEVSKI, B. L. 1963. Study of the heat balance of the forest. *Silva fennica*, n° 113, p. 317.
- FLOROV, R. I. 1968a. Experiment in determining the rate of development of entropy in the leaf system of plants on the basis of the law of dissipation of energy. *C. R. Acad. Sci. URSS.*, vol. 178, n° 1, p. 241-243. (En anglais.)
- . 1968b. An attempt to determine potential productivity of a natural forest stand on the basis of its pattern of energy dissipation. *C. R. Acad. Sci. URSS.*, vol. 179, n° 3, p. 736-738. (En anglais.)
- FOWLER, W. B. 1964. *The energy budget and its use in estimating evapotranspiration*, p. 101-104. Denver, Colo. Society of American foresters. (Proceedings.)
- FRANKENBERGER, E. 1961. Beiträge zum Int. Geophys. Jahr 1957/58. I. Messergebnisse und Beobachtungen zum Wärmehaushalt der Erdoberfläche. *Ber. dtsh. Wetterdienst.*, vol. 10, n° 73.
- FROMENT, A. 1971. *Edaphotope, cycle de matière organique et productivité dans l'écosystème forêt de Haute-Belgique*. Bruxelles, Université libre de Belgique. 355 p. (Thèse de doctorat.)
- GALOUX, A. 1963. Approche énergétique et cybernétique de la hêtraie. *Lejeunia*, n. s., n° 23, 16 p.
- . 1966. Rythmes énergétiques et phénophases en chênaie calcaire. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, n° 99, p. 189-200.
- ; GRULOIS, J. 1968. La chênaie de Virelles-Blaimont. Échanges radiatifs et convectifs en phase vernale. *Trav. Sta. Rech. Groenendaal*, série A, n° 13, 52 p.
- GATES, D. M. 1965. Energy, plants and ecology. *Ecology*, vol. 46, p. 1-13.
- ; TANTRAPORN, W. 1952. The reflectivity of deciduous trees and herbaceous plants in the infrared to 25 microns. *Science*, vol. 115, p. 613-616.
- ; KEEGAN, H. J.; SCHLETER, J. C.; WEIDNER, V. R. 1965. Spectral properties of plants. *Appl. Opt.*, n° 4, p. 11-20.
- GESSNER, F. 1949. Der Chlorophyllgehalt im See und seine photosynthetische Valenz als geophysikalisches Problem. *Schweiz. Z. Hydrol.*, n° 11, p. 378-410.
- GORSKI, F. 1966. *Plant growth and entropy production*. Krakow, Zaklad Fizjologii Roslin PAN. 101 p.
- GRULOIS, J. 1967. La chênaie de Virelles-Blaimont. Extinction du rayonnement global, tropismes et paramètres foliaires. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, n° 100, p. 139-151.
- . 1968a. La chênaie de Virelles-Blaimont. Réflexion, interception et transmission du rayonnement de courtes longueurs d'onde: variations au cours d'une année. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, n° 102, p. 13-25.
- . 1968b. La chênaie de Virelles-Blaimont. Variation annuelle du coefficient d'albédo des surfaces supérieures du peuplement. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, n° 101, p. 139-153.
- . 1968c. La chênaie de Virelles-Blaimont. Flux thermique et évapotranspiration au cours d'une journée sereine. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, n° 102, p. 27-41.
- ; SCHNOCK, G. 1967. La chênaie de Virelles-Blaimont. Rayonnement global sous le couvert en période défeuillée. *Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belg.*, n° 43, 12 p.
- ; VYNCKE, G. 1969. Relation entre les éclaircissements lumineux et énergétiques incidents et transmis sous forêt en phénophase feuillée. *Oecologia plantarum*, n° 4, p. 27-46.
- HAABER, W. 1962. Über Zusammensetzung zwischen der Produktivität eines Pflanzenbestandes und der Bodenatmung. *Symposium über Produktivität der Pflanzendecke*, p. 109-117. Stuttgart, Fischer.
- KASANAGA, H.; MONSI, M. 1954. On the light transmission of leaves and its meaning for the production of matter in plant communities. *Jap. J. Bot.*, n° 14, p. 304-324.
- KRINOV, E. L. 1953. *Spectral reflectance of natural formations*. Laboratoriia Aeromethodov. Akad. Nauk URSS. National Council of Canada, Comm. T. 439. (En anglais.)
- LEMON, E. 1962. *Energy and water balance in plant communities*. Ithaca, Agric. Research Service. (Interim report, n° 62-69.)
- LUTZKE, R. 1966. Vergleichende Energieumsatzmessungen im Walde und auf einer Wiese. *Arch. Forstwes.*, vol. 15, p. 995-1015.
- . 1969. Wasserverbrauch und Energieumsatz eines Kiefernbestandes und einer Wiese. *Arch. Forstwes.*, vol. 18, p. 921-927.
- MITSCHERLICH, G.; KÜNSTLE, E.; LANG, W. 1967. Ein Beitrag zur Frage der Beleuchtungsstärke im Bestand. *Allg. Forst- u. Jagdztg.*, n° 10, p. 213-224.
- MÖLLER, C. M.; MULLER, D.; JORGEN NIELSEN. 1954. Loss of branches in European beech, respiration in stem and branches. *Forstl. Forsøksv. Danm.*, n° 15, p. 253-272, 273-302, 327-335. (En anglais.)
- MONSI, M.; SAEKI, T. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, n° 14, p. 22-52.
- MONTEITH, J. L. 1959. The reflexion of short waves radiation by vegetation. *Quart. J. R. met. Soc.*, n° 85, p. 386-392.
- MULLER, D.; JORGEN NIELSEN, 1965. Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. *Forstl. Forsøksv. Danm.*, n° 29, p. 73-155.
- NANSON, A. 1962. Quelques éléments concernant le bilan d'assimilation photosynthétique en hêtraie ardennaise. *Bull. Inst. agron. Gembloux*, t. 30, p. 320-331.
- ODUM, H. T. 1967. *Work circuits and system stress. Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 81-139. Maine Press.

- OVINGTON, J. D. 1965. *Woodlands*. Engl. Univ. Press. 154 p.
- ; HEITKAMP, D. 1960. The accumulation of energy in forest plantations in Britain. *J. Ecol.*, vol. 48, p. 639-646.
- PENNDORF, R. 1956. Luminous reflectance visuel albedo of natural objects. *Bull. Amer. Met. Soc.*, vol. 37, p. 142-144.
- QUANTIN, A. 1935. L'évolution du tapis végétal à l'étage de la chênaie dans le Jura méridional. *Commun. Sta. int. Géobot. médit. alp.*, n° 37, p. 1-382.
- RAUNER, Yu. L. 1958. Some results of heat budget measurements in a deciduous forest. *Izv. Akad. Nauk SSSR, Ser. Geogr.*, n° 5, p. 79-86. Translation by A. Nurklik (1964). Canadian Department of Transport, Meteorological Branch. (Meteorol. transl., n° 11, p. 46-59.)
- . 1960. The heat balance of forests. *Izv. Akad. Nauk SSSR, Ser. Geogr.*, I; p. 49-59. Traduit par Israel program for scientific translations, 1965. US Department of Commerce, Off. techn. Serv. TT 65-50033. 12 p.
- . 1961. On the heat budget of a deciduous forest in winter. *Izv. Akad. Nauk SSSR, Ser. Geogr.*, n° 4, p. 83-90. Translation by A. Nurklik (1964). Canadian Department of Transport, Meteorological Branch. (Meteorol. transl., n° 11, p. 60-77.)
- ; RUDVEV, N. I. 1962. Nekotorye result'taty aktinometricheskikh nabkuidenii u lesu lieturos TSR Mosklu Akademija. Geologijos ir Geografijos Institutas. Moskliniai Pranesimai, n° 13, p. 339-349. (Unpublished translation by A. Nurklik. Meteorol. Branch, Canada.)
- REIFSNYDER, W. E. 1967. Forest meteorology: The forest energy balance. *Int. Rev. For. Res.*, vol. 2, p. 127-175.
- ; LULL, H. V. 1965. *Radiant energy in relation to forests*. U.S. Department of Agriculture, Forestry Service. (Tech. Bull., n° 1344.)
- RIJTEMA, P. E. 1965. An analysis of actual evapotranspiration. *Agric. Res. Rep. Wageningen*, n° 659, 107 p.
- ROUSSEL, L. 1953. Recherches théoriques et pratiques sur la répartition en quantité et en qualité de la lumière dans le milieu forestier, influence sur la végétation. *Ann. Éc. Eau For.* (Nancy), n° 13, p. 295-400.
- . 1967. Les radiations naturelles et la forêt. *Bull. Soc. for. Franche-Comté et prov. de l'Est*, n° 8, p. 239-250.
- SATOO, T. 1967. Primary production relations in woodlands of *Pinus densiflora*. *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 52-80. Maine Press.
- SCOTT, D. 1965. The determination and use of thermodynamics data in ecology. *Ecology*, vol. 46, p. 673-680.
- SHACHORI, A. Y.; STANHILL, G.; MICHAELI, A. 1965. The application of integrated research approach to the study of effects of different cover types on rainfall disposition in Carmel mountains in Israel. *Methodology of plant eco-physiology. Proceedings of the Montpellier Symposium*, p. 479-487. Paris, Unesco. (Arid zone research, XXV.)
- SVERDRUP, H. U. 1943. *Oceanography for Meteorologists*. New York, Prentice Hall. 246 p.
- TAJCHMAN, S. 1967. Energie- und Wasserhaushalt verschiedener Pflanzenbestände bei München. *Wiss. Mitt. meteor. Inst. Univ. München*, n° 12.
- VAN MIEGROET, M. 1965. Die Lichttransgression und die Lichtreflexion bei Blättern einiger Laubbaumarten. *Schweiz. Z. Forstw.*, n° 7, p. 556-589.
- VEZINA, P. E. 1961. Variations in total solar radiation in three Norway spruce plantations. *For. Sci.* n° 7, p. 257-264.
- . 1964. Solar radiation available over a snow pack in a dense pine forest. *Agric. Met.*, n° I, p. 54-65.
- . 1965. Solar radiation available below thinned and unthinned balsam fir canopies. Canadian Department Forestry, Forest Research Branch., n° 63, Q, 8. 12 p. Multigraphié.
- ; BOULTER, D. W. K. 1966. The spectral composition of near ultraviolet and visible radiation beneath forest canopies. *Canad. J. Bot.*, vol. 44, p. 1267-1284.
- WASSINK, E. C. 1968. Light energy conversion in photosynthesis and growth of plants. *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 53-64. Paris, Unesco. (Natural resources research, V.)
- WOODWELL, G. M.; DYKEMAN, W. R. 1966. Respiration of a forest measured by carbon dioxide accumulation during temperature inversions. *Science*, n° 154, p. 1031-1034.
- ; WITTAKER, R. H. 1967. Primary production and the cation budget of the Brookhaven forest. *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 151-160. Maine Press.
- YOCUM, C. S.; ALLEN, L. H.; LEMON, E. R. 1964. Photosynthesis under field conditions. VI: Solar radiation balance and photosynthetic efficiency. *Agron. J.*, n° 56, p. 249-253.

Le bilan de l'eau dans l'écosystème forêt. Application à une chênaie mélangée de haute Belgique

G. Schnock
Centre d'écologie générale,
15, avenue Joli Mai,
1320 Genval (Belgique)

SOMMAIRE

Formulation du bilan d'eau au niveau de l'écosystème.

Terminologie et expressions

L'import d'eau (apport, input)

Le contenu en eau (quasi-équilibre, steady-state)

L'export d'eau (pertes, output)

Cas d'application : la chênaie calcicole de Virelles-Blaimont

Caractéristiques principales de l'écosystème

Techniques et méthodes

Synthèse des résultats pour la période 1964-1968

Résumé

Bibliographie/Bibliography

FORMULATION DU BILAN D'EAU AU NIVEAU DE L'ÉCOSYSTÈME. TERMINOLOGIE ET EXPRESSIONS

On peut concevoir le bilan hydrique d'un écosystème comme un bilan comptable dans lequel on catalogue séparément les entrées de matières (import, apports, input), les sorties (export, pertes, output) et l'inventaire des stocks au début et à la fin de la période (Δ contenu H_2O du quasi-équilibre hydrique de l'écosystème). Vue sous cette optique, l'équation du bilan peut s'écrire:

$$\text{Import} = \Delta \text{ Contenu} + \text{Export} \quad [1]$$

En pratique, chacun des termes de la relation [1] peut se scinder en une série de composantes dont certaines peuvent à leur tour être subdivisées ou regroupées sous une appellation globale autre que celle utilisée dans la relation [1]. Une représentation schématique de ces diverses composantes est donnée dans la figure 1.

L'IMPORT D'EAU (INPUT)

Les apports d'eau groupent en fait toutes les sources possibles d'alimentation hydrique et peuvent se faire sous les trois phases habituelles (liquide, vapeur et solide). L'eau liquide provient en grande partie des précipitations atmosphériques (P) incluant toutes les chutes de pluie, bruine, neige, grêle et grésil. Une autre fraction est captée par les organes aériens des végétaux lorsque les couches inférieures de l'atmosphère sont saturées de fines gouttelettes d'eau (B = dépôts de brouillard et de brouillard givrant). La vapeur d'eau contenue dans l'air peut également se condenser au niveau des surfaces de réception (rosée) ainsi qu'à l'intérieur des pores du sol et constituer de la sorte une troisième source d'alimentation en eau atmosphérique (U).

L'eau peut aussi entrer dans l'écosystème par remontée capillaire (N) à partir des horizons sous-jacents ou par

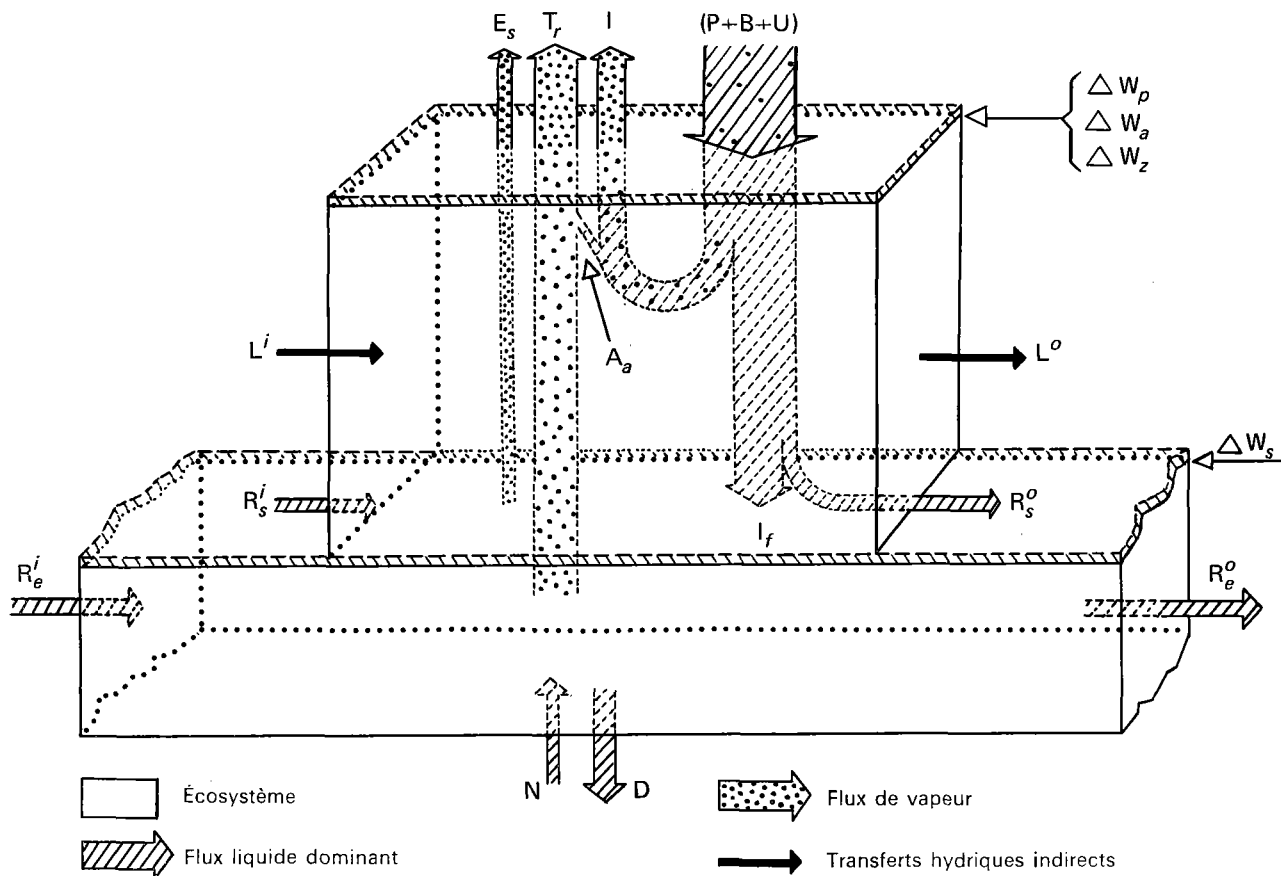


FIG. 1. Représentation schématique des principales composantes du bilan d'eau stationnel (écosystème forêt).

ruissellement sur la surface du sol (R_s^i) et à l'intérieur de l'étage édaphique (R_s^o) ou encore en tant que constituant de matériaux organiques ou inorganiques d'importation. Ces transferts latéraux (L^i) s'effectuent naturellement par entraînement de sédiments et de matières organiques sous l'action des eaux de ruissellement et du vent (érosion), ou simplement par gravité le long des pentes (litières, éboulis).

Les oiseaux et les animaux jouent également le rôle d'agents importateurs. On peut aussi admettre qu'une faible quantité de vapeur d'eau peut être transférée latéralement dans l'écosystème.

En regroupant toutes les composantes, le premier membre de la relation [1] devient:

$$\text{Import} = P + B + U + L^i + R_s^i + R_e^i + N \quad [2]$$

En forêt, les eaux de précipitations, de brouillard et de rosée touchent en premier lieu les horizons supérieurs de

la synusie chlorophyllienne (feuilles, rameaux, branches, tiges), les humectent, y séjournent temporairement et y acquièrent des propriétés nouvelles. Toutefois, une partie parvient directement au sol sans rencontrer d'obstacles au cours de sa chute, c'est la pénétration directe (P_d).

L'autre partie chemine progressivement dans l'étage des couronnes et se sépare en deux fractions, dont la plus importante s'égoutte par paliers successifs jusqu'au niveau du sol, c'est l'eau d'égouttement (E_g).

Quant à l'autre fraction, elle ruisselle le long des rameaux, des branches et des fûts et irrigue le sol dans l'environnement immédiat des souches, c'est l'eau d'écoulement (E_c).

Les précipitations nettes (P_n) constituent une autre expression utilisée dans la littérature spécialisée et qu'on formule habituellement de la façon suivante:

$$P_n = P_d + E_g + E_c \quad [3]$$

LE CONTENU EN EAU DE L'ÉCOSYSTÈME
(QUASI-ÉQUILIBRE, STEADY-STATE)

Le contenu en eau de l'écosystème (W) correspond à la quantité totale d'eau stockée dans l'étage édaphique (W_s), dans la phytocénose (W_p), dans la zoocénose (W_z) ainsi qu'à la vapeur d'eau contenue dans l'air interne de l'écosystème (W_a). Il est assimilé à un état stationnaire, un quasi-équilibre qui se maintient à travers les fluctuations journalières et périodiques dues au système d'import-export. Il s'exprime par la relation [4]:

$$W = W_s + W_p + W_z + W_a \quad [4]$$

Les composantes W_s et W_p peuvent à leur tour être scindées en sous-composantes, ce qui donne les relations [5], [6] et [7]:

$$W_s = W_{st} + W_{ss} + W_{sl} \quad [5]$$

$$W_p = W_{pf} + W_{pt} + W_{ph} + W_{pm} + W_{pe} + W_{pr} \quad [6]$$

$$W_{pf} = W_{pft} + W_{pft} + W_{pfr} \quad [7]$$

dans lesquelles W_{st} , W_{ss} , W_{sl} , W_{pf} , W_{pt} , W_{ph} , W_{pm} , W_{pe} , W_{pr} , W_{pft} , W_{pft} et W_{pfr} représentent successivement le contenu en eau de la terre fine, roche, litière, futaie, arbustes, strate herbacée, strate muscinale, épiphytes, racines, houppiers, troncs et racines.

L'EXPORT D'EAU (OUTPUT)

Au contact des surfaces foliaires et corticales, une partie des eaux météoriques se transforme en vapeur et diffuse dans l'atmosphère, c'est l'eau d'interception (I). Si l'on y inclut également l'eau interceptée par la strate herbacée (I_h) et la couche de litière (I_l), les pertes totales par interception peuvent s'énoncer comme suit:

$$I = I_a + I_t + I_h + I_l \quad [8]$$

I_a et I_t représentant successivement l'eau interceptée par la futaie et les éléments de la strate arbustive; l'interception des strates ligneuses ($I_a + I_t$) est obtenue par différence au moyen de la relation [9]:

$$(I_a + I_t) = (P + B + U) - P_n - A_a \quad [9]$$

dans laquelle A_a correspond à la quantité d'eau météorique absorbée par les organes aériens des arbres et arbustes.

L'eau qui atteint la surface du sol sous le couvert de la forêt s'infiltré (I_f) dans l'étage édaphique, à l'exception d'une fraction qui peut quitter l'écosystème en ruisselant à la surface du sol (R_s^o). L'infiltration est donnée par la relation [10]:

$$I_f = (P + B + U) - I - R_s^o \quad [10]$$

Lorsque les propriétés physiques du sol sont favorables, une partie de l'eau infiltrée peut percoler par gravité à travers l'horizon exploité par les racines et quitter l'écosystème: c'est l'eau de drainage (D). Si, au cours de son cheminement vertical, cette fraction hydrique rencontre

une couche imperméable, elle peut s'y accumuler temporairement (nappe perchée) et se déplacer latéralement jusqu'aux zones de suintement (R_s^o).

Quant aux pertes par transpiration (T_r), elles sont égales au flux de vapeur dirigé vers l'atmosphère au niveau des surfaces d'échanges déployées par la phytocénose (T_p) et la zoocénose (T_z). A ces pertes est souvent associé un autre flux de vapeur qui se forme à l'interface étage édaphique - étage du rayonnement, c'est l'évaporation du sol (E_s).

Si l'eau contenue dans les matériaux et agents d'importation contribue à augmenter le contenu en eau de l'écosystème, on doit aussi admettre que des mouvements en sens inverse (exportations) tendent à le réduire. Aux agents et facteurs responsables de tels transferts (L^o) énumérés précédemment, il convient d'ajouter éventuellement l'action humaine, qui se manifeste principalement par des coupes de bois, des récoltes de semences, des ramassages de litière et de bois mort.

L'ensemble de toutes les pertes d'eau subies par l'écosystème fait l'objet de la relation [11]:

$$\text{Export} = I + R_s^o + D + R_c^o + T_r + E_s + L^o \quad [11]$$

D'autre part, la relation [12] permet de calculer le flux de vapeur global ou évapotranspiration réelle (ETR) sortant de l'écosystème:

$$\text{ETR} = I + T_r + E_s \quad [12]$$

Quant à l'évapotranspiration potentielle (ETP), elle désigne la quantité totale de vapeur d'eau perdue par une couverture végétale régulièrement alimentée en eau et couvrant bien le sol. Elle peut être calculée à partir de formules climatiques ou semi-empiriques, ou mesurée expérimentalement à l'aide de lysimètres dont le sol est maintenu constamment à la capacité de rétention.

CAS D'APPLICATION: LA CHÊNAIE
CALCICOLE DE VIRELLES-BLAIMONT

CARACTÉRISTIQUES PRINCIPALES
DE L'ÉCOSYSTÈME

Le bois de Blaimont forme un massif bien individualisé appartenant au secteur écologique de la Caestienne atlantique (Delvaux et Galoux, 1962). La parcelle de recherche occupe une situation de plateau à 245 mètres d'altitude moyenne. Elle est constituée d'une jeune futaie composée essentiellement de *Quercus robur* L. (12,6%), *Fagus sylvatica* L. (6,5%), *Carpinus betulus* L. (74,3%), *Acer campestre* L. (4,7%), *Prunus avium* L. (1,0%) et d'espèces diverses (0,9%).

Elle compte environ 1 250 arbres à l'hectare, dont l'âge varie entre trente et quatre-vingt-dix ans. Le couvert est complet et l'étage des couronnes s'étale entre 6 et 21 mètres au-dessus du sol; la surface supérieure du couvert est irrégulière.

La strate arbustive est peu dense. La strate herbacée est très abondante et très variée (*Hedera helix L.*, *Mercurialis perennis L.* et *Lamium galeobdolon L.* principalement).

Les surfaces d'échange végétation-air sont de l'ordre de 18 ha par hectare de terrain en période de végétation. La biomasse des parties aériennes des arbres s'élevait à 112,2 t/ha de matière sèche au début de l'année 1965 et son accroissement annuel moyen est estimé à 6,1 t/ha de matière sèche (Duvigneaud *et al.*, 1969; Ambroes, 1969).

Le sol de la chênaie est du type rendzinoïde, avec une charge caillouteuse importante (17% en volume entre 0 et 10 cm et 91% entre 20 et 45 cm) entourée d'une argile de décalcification très compacte, riche en éléments fins (70%) et en humus (15% entre 0 et 20 cm) et dotée d'un pouvoir de rétention d'eau très élevé (78% à -5 cm).

Plus de 90% de l'eau utile sont cantonnés dans les 20 premiers centimètres et la pénétration des racines est arrêtée par le socle calcaire massif entre 40 et 50 cm de profondeur.

TECHNIQUES ET MÉTHODES

En raison de son sous-sol calcaire et de sa situation de plateau non drainé par un cours d'eau, la chênaie étudiée ne reçoit aucune autre alimentation hydrique que celle en provenance de l'atmosphère, ce qui annule les composantes R_s^i , R_c et N . D'autre part, on considère également que les condensations de vapeur d'eau atmosphérique (U) et les transferts latéraux (L^i) sont insignifiants et négligeables, ce qui nous ramène, dans la relation [2], à la mesure de P et de B . La première est effectuée à l'aide de 4 pluviomètres et 1 pluviographe, placés dans une prairie jouxtant la forêt. Quant aux quantités de brouillard et de givre captées par les couronnes des arbres, une estimation en est fournie par les pluviomètres installés sous le couvert de la chênaie. Ces derniers, au nombre de 35, totalisent une surface de réception de 351 dm², et donnent une mesure globale de ($E_g + P_d$) au-dessus du tapis herbacé, composantes qu'il est pratiquement impossible de quantifier séparément. L'écoulement E_c est mesuré dans une parcelle de 157 m², dont les 25 arbres (2 hêtres, 3 chênes, 4 érables champêtres et 16 charmes) sont munis d'une gouttière en plomb laminé fixé à la base du tronc.

Dans l'établissement du bilan hydrique d'un peuplement forestier, le contenu en eau de la phytocénose (W_p) est rarement pris en considération. Néanmoins, grâce à des échantillonnages réguliers et périodiques (techniques de la tarière, du disque, de la cueillette et de la récolte par placettes) portant sur tous les organes des principaux constituants de la phytocénose, on a pu établir le cours annuel du contenu en eau de cette phytocénose. Parallèlement, on a suivi les variations du contenu en eau de la terre fine (W_{st}) à 3 profondeurs entre 0 et 45 cm par la méthode gravimétrique (le contenu en eau de la roche W_{ss} étant faible et constant). Quant à W_z et W_a , ils n'ont pas été pris en considération.

Dans l'équation [11], les composantes R_s^o , R^o et L^o sont nulles. L'interception des précipitations par les strates ligneuses est obtenue à l'aide de la relation [9] dans laquelle U et A_a sont négligés. Un dispositif de 10 petits pluviomètres installés sous le couvert d'un faciès à *Mercurialis perennis* a permis de mesurer I_h . Les composantes T_r et E_s sont déduites globalement de la relation [12] dans laquelle les valeurs de ETR ont été calculées par la méthode du bilan d'eau (mesures périodiques de $P + B$, ΔW_{st} et ETP_{Turc} corrigée). Cette méthode fournit également une estimation de la quantité d'eau de drainage (D) lorsque "l'offre" ($P + B + \Delta W_{st}$) est supérieure à la "demande" (ETP_{Turc} corrigée en fonction de la teneur en eau du sol, d'une part, et de l'interception I , d'autre part).

SYNTHÈSE DES RÉSULTATS POUR LA PÉRIODE 1964-1968

Une synthèse des observations relatives à chacune des composantes principales du bilan d'eau stationnel de la chênaie pour la période d'observation 1964-1968 fait l'objet de la figure 2. La partie gauche de celle-ci représente le cycle hydrologique interne de la forêt (symbolisée pour la circonstance par un arbre) en phénophase feuillée, et la partie droite, le même cycle mais en phénophase défeuillée. Quant au compartiment central, il rapporte les valeurs annuelles moyennes (cinq années) des composantes du bilan, ainsi que les équations qui le caractérisent. Les flèches et encadrements en trait continu se rapportent au mouvement de l'eau en phase liquide, tandis que les traits discontinus désignent les différentes parties du cycle parcourues par la phase vapeur. Le double encadrement des données du compartiment central signifie qu'elles correspondent à la somme des valeurs saisonnières reportées latéralement (encadrement simple).

L'examen de cette figure suscite les commentaires suivants:

1. La chênaie reçoit en moyenne annuellement quelque 966 mm d'eau issue de précipitations liquides et solides (P) et de dépôts de brouillard et de givre (B). Cette lame d'eau est à peu près équitablement répartie entre les deux phénophases, mais peut varier considérablement en importance d'une année à l'autre (703,4 mm en 1964 et 1 221,2 mm en 1966).

2. La fraction de ces apports interceptée en moyenne annuellement par les strates ligneuses ($I_a + I_i$) s'élève à 16,5%, soit 159,3 mm. Elle peut atteindre 26,2% en année sèche (1964) et descendre à 13,2% en année très pluvieuse (1966) selon le nombre, la hauteur et la répartition des averses, ainsi que les caractéristiques physiques des surfaces de réception. Si le taux d'interception varie entre 18,8 et 32,2% en phénophase feuillée (22,3% de moyenne), la quantité d'eau correspondante reste relativement stable d'une saison à l'autre (103 à 115 mm). En phénophase défeuillée, on observe des taux allant de 7,2% (1968) à 19,9% (1964), la valeur moyenne se situant à 10,5% (50,0 mm).

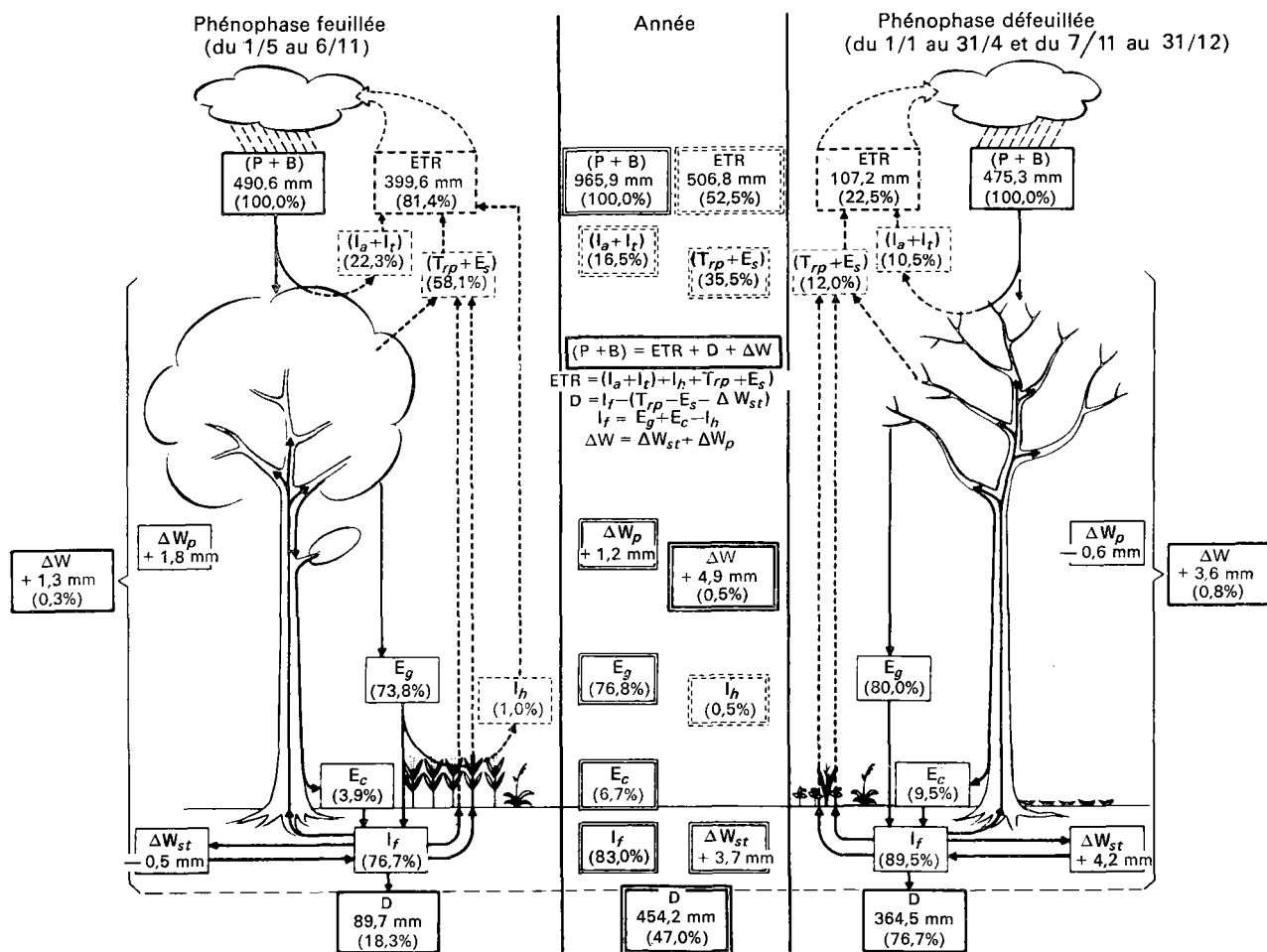


FIG. 2. Bilan hydrique stationnel et saisonnier (phénophases) pour la période 1964-1968 (chênaie calcicole de Virelles-Blaimont). P = précipitations; B = brouillard; D = drainage; E_g = égouttement; E_c = écoulement; I_f = infiltration; ETR = évapotranspiration réelle; T_{rp} = transpiration végétale; E_s = évaporation du sol; I_a = interception arbres; I_t = interception taillis; I_h = interception facies à mercuriales; W = contenu en eau écosystème; W_p = contenu en eau phytocénose; W_{st} = contenu en eau terre fine (sol).

3. La quantité d'eau qui s'égoutte (E_g) des couronnes des arbres et des arbustes représente une lame d'eau annuelle moyenne de 742,0 mm (963,2 mm en année pluvieuse et 484,8 mm en année sèche), ce qui correspond à 76,8% des apports d'eau atmosphérique. Les taux d'égouttement saisonniers varient entre 65,1% (1964) et 78,2% (1968) lorsque la forêt est en feuilles, et entre 72,8% (1964) et 85,9% (1968) en phénophase défeuillée. En moyenne, ces taux s'élèvent respectivement à 73,8% (361,9 mm) et 80,0% (380,1 mm).

4. Environ 1% des eaux d'import est également intercepté (I_h) au niveau des facies à *Mercurialis perennis*, qui recouvre 11,2% du sol de la parcelle de recherche. Pour toute la durée de la période de plein étalement foliaire d'une colonie (du 1-5 au 6-10-68), on a mesuré une interception de 43,2 mm, soit 8,7% des précipitations.

5. L'eau qui s'écoule le long des troncs (E_c) est évaluée à quelque 65 mm en moyenne par année, soit 6,7% des apports d'eau atmosphérique. Cette lame d'eau est plus élevée lors des années pluvieuses à fortes averses (97,2 mm ou 7,9% en 1966) et le phénomène se manifeste surtout lorsque les arbres sont dénudés. Ainsi, on a observé un taux d'écoulement moyen de 9,5% pour la phénophase défeuillée (avec comme extrêmes 11,3% en 1966 et 6,9% en 1968), contre 3,9% seulement en phénophase feuillée. Pour certains mois d'hiver, le taux dépasse 15%.

6. Les quantités d'eau météorique qui s'infiltrent en moyenne annuellement dans l'étage édaphique (I_f) s'élèvent à 801,6 mm, ce qui correspond à 83,0% de l'import d'eau. Pendant l'année sèche de 1964, 515,3 mm d'eau (73,3%) se sont infiltrés dans le sol de la chênaie; en 1966, année particulièrement bien arrosée, on a estimé

cette composante à quelque 1 056 mm (86,4%). Proportionnellement aux précipitations enregistrées, l'infiltration est plus faible en phénophase feuillée (376,3 mm en moyenne ou 76,7%) qu'en défeuillée (425,3 mm ou 89,5%). Au cours des phénophases défeuillées 1965 et 1966, la lame d'eau infiltrée a atteint respectivement 596,3 et 586,0 mm.

7. Si 802 mm d'eau s'infiltrèrent en moyenne annuellement dans le sol de la chênaie, 454 mm seulement percolent au-delà de l'horizon exploité par les racines et quittent l'écosystème. Cette quantité d'eau de drainage correspond à 47% des apports; elle atteint 53,3% (650,5 mm) lorsque les pluies sont abondantes comme en 1966. En phénophase défeuillée, plus des 3/4 de l'eau météorique quittent en moyenne annuellement la chênaie par drainage; cette proportion peut cependant dépasser 85% lorsque les conditions d'humidité du sol sont favorables (hiver 1968). Pour la phénophase feuillée, on estime le drainage à quelque 90 mm, soit 18,3% des précipitations.

8. La quantité d'eau d'infiltration non drainée, soit 43%, est retenue dans l'horizon colonisé par les racines et entretient la réserve hydrique du sol (W_u). Celle-ci est de l'ordre de 81 mm à la capacité de rétention, et tombe à 52,3 mm au point de flétrissement permanent, ce qui donne une épaisseur d'eau utile de quelque 29 mm.

9. La réserve en eau du sol représente la principale source d'alimentation en eau de la phytocénose.

Pratiquement toute l'eau absorbée par les racines est transpirée au niveau des feuilles et des surfaces corticales (T_p); si l'on y ajoute l'eau évaporée directement de la surface du sol (E_s), on arrive à un flux de vapeur annuel moyen de 342,5 mm, correspondant à 35,5% des apports d'eau atmosphérique. Lorsque le sol est bien approvisionné en eau par des pluies fréquentes et abondantes, ce qui permet aux végétaux de compenser rapidement le déficit de saturation de leurs tissus, ce flux de vapeur augmente et peut dépasser 400 mm (1966). En phénophase feuillée caractérisée par une transpiration foliaire importante, il représente en moyenne 285,3 mm ou 58,1% des précipitations (55% en 1968 et 63% en 1965), alors qu'en défeuillée, il varie entre 8,0 (1965) et 16,7% (1968), soit 12,0% de moyenne ou 57,2 mm. Durant cette dernière phénophase, les pertes sont surtout observées au cours des journées sèches et ensoleillées qui précèdent la feuillaison des arbres et des arbustes et pour lesquelles le maximum thermique se situe au niveau du sol et du tapis herbacé en plein épanouissement (mars, avril).

La transpiration et l'évaporation du sol représentent une perte journalière moyenne de 1,5 mm en phénophase feuillée et 0,3 mm en défeuillée (0,9 mm pour l'année). Ensemble ces deux composantes alimentent plus de 67% du flux de vapeur global (ETR) qui quitte annuellement l'écosystème.

10. On estime que l'évapotranspiration réelle (ETR) de la chênaie se situe en moyenne à quelque 507 mm ou 52% de l'import annuel d'eau atmosphérique. Si, en millimètres, elle est d'autant plus élevée que les précipitations sont abondantes, en pourcentage de ces dernières, elle est maximale pour des cotes udométriques faibles (62,3% en 1964). Cela signifie qu'au cours des périodes relativement peu arrosées, la majeure partie des précipitations est évapotranspirée (92,3% pour la phénophase feuillée 1964) et les pertes par drainage, réduites. On calcule qu'en moyenne environ 4/5 du flux de vapeur global sont perdus pendant la phénophase feuillée (400 mm ou 81,4% des apports) et 1/5 seulement en défeuillée (107 mm ou 22,5%). Ces pertes représentent un flux journalier moyen de 1,4 mm pour l'année, 2,2 mm et 0,6 mm respectivement pour les phénophases feuillée et défeuillée.

11. Le contenu en eau de la phytocénose (W_p) évalué à environ 14 mm en 1968 (y compris l'eau des racines) est relativement stable au cours de l'année. On a calculé que les parties aériennes qui représentent quelque 137,5 tonnes de matière sèche par hectare en 1968, augmentaient leur contenu en eau de 1,8 mm (ΔW_p) au cours de la phénophase feuillée et restituaient environ 1/3 (0,6 mm) de cette lame d'eau à la fin de la période de végétation (chutes de feuilles et de fruits principalement).

En résumé, on peut conclure que, si les pertes d'eau équilibrent pratiquement les apports, la chênaie joue cependant, au même titre que toute autre couverture végétale, un rôle important dans la destinée des précipitations. Elle soustrait en effet à l'approvisionnement des nappes souterraines plus de la moitié des apports d'eau atmosphérique, ce qui représente quelque 5 100 m³ d'eau par hectare de forêt et par an; néanmoins, elle contribue également, grâce à son sol superficiel et filtrant, à l'alimentation de ces réserves pour environ 4 500 m³ par hectare de forêt et par an, de quoi couvrir la consommation spécifique annuelle de quelque 118 humains appartenant à une société de consommation bien développée et industrialisée.

Summary

The water balance in the forest ecosystem. Example of a mixed deciduous oak wood in Haute Belgique
(G. Schnock)

The Virelles-Blaimont "chênaie" consist of mature miscellaneous deciduous species of all ages (30 to 90 years), the principal species being the following: *Quercus robur* (12.6 per cent), *Fagus sylvatica* (6.5 per cent), *Carpinus betulus* (74.3 per cent), *Acer campestre* (4.7 per cent), *Prunus avium* (1 per cent), miscellaneous (0.9 per cent). It occupies a plateau of rendzina-type soil at an altitude of 245 metres. The canopy is unbroken and extends from the 6-metre to 21-metre level. The shrub stratum is sparse and the herbaceous stratum very abundant and varied (*Hedera helix*, *Mercurialis perennis* and *Lamium galeobdolon* in the main).

Owing to its situation on a plateau without streams, the only water reaching the wood is atmospheric in origin, which simplifies the general water-balance equations (8 to 12). Equation (2) representing the water intake is reduced to the measurement of the precipitations (P) and fog deposits (B).

Of the different components the equation (11) (water flux leaving the ecosystem) only interception (I), transpiration (T), soil evaporation (E_s) and drainage through the root zone (D) are taken into consideration. Partial vapour flux is deducted globally from the equation (12) in which actual evapotranspiration (ETR) was calculated by the water-balance method, a method which also provides an estimation of D when the "supply" ($P + B + \Delta W_{st}$) is greater than the "demand" or potential evapotranspiration (ETP_{Ture} corrected in terms of the water content of the soil and of the interception I). Periodic samplings of the main constituents of the phytocoenosis and the soil allowed estimates to be made of the total

quantity of water contained in the ecosystem (W) and its periodic fluctuations (ΔW).

The water balance of the wood worked out over a period of five years (1964-68) is shown in Figure 2. The left- and right-hand columns give mean values (five seasons) for the principal components in the foliate and defoliate phaenophases respectively. The central column, which gives the mean annual values, shows that the wood gets (P + B) some 968 mm of water (703.4 mm in 1964 and 1,221.2 mm in 1966). Of this quantity 16.5 per cent (159.3 mm) is intercepted by the ligneous strata (I_a and I_b), 76.8 per cent (742 mm) drips from the crowns of the trees (E_g), 6.7 per cent runs down the trunks (E_c) and 1 per cent is intercepted by the colonies of *Mercurialis perennis* during the period of full vegetational development (I_h), giving 801.6 mm of water of infiltration or 83 per cent of the water intake of which 454 mm (47 per cent of P + B) leaves the ecosystem by drainage (D).

The water of infiltration which is not drained off replenishes the soil water reserve (W_{st}), estimated at 81 mm at retention capacity and 52.3 mm at permanent wilting point. A part of this water is absorbed by the roots of the plants and eliminated by transpiration (T_r) while another part evaporates directly from the surface of the soil (E_s). This partial flux of vapour ($T_r + E_s$) is evaluated at 342.5 mm, which represents 35.5 per cent of the water intake or more than 67 per cent of the total vapour flux (ETR). The latter component amounts to an annual loss to the ecosystem of 507 mm or 52 per cent of (P + B).

The water content of the phytocoenose (W_p) was about 14 mm in 1968 (including the water in the roots) and the ΔW_p of the parts above ground was estimated at +1.3 mm (+1.8 mm in the foliate phaenophase and -0.6 mm in the defoliate phaenophase).

Bibliographie/Bibliography

- AMBROES, P. 1969. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. La biomasse aérienne de la strate arborescente. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 102, p. 325-338.
- COMMISSARIAT ROYAL AU PROBLÈME DE L'EAU. 1968. *La politique de l'eau en Belgique*. Bruxelles.
- DELVAUX, J.; GALOUX, A. 1962. *Les territoires écologiques du Sud-Est belge*. Bruxelles. Centre national d'écologie générale. 2 vol. (Trav. hors série, Études écologiques régionales.)
- DUVIGNEAUD, P.; DENAEYER - DE SMET, S.; AMBROES, P.; TIMPERMAN, J. 1969. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Aperçu préliminaire sur les biomasses, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 102, p. 317-323.
- ; —; MARBAISE, J. L. 1969. Litière totale annuelle et restitution au sol des polyéléments biogènes. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 102, p. 339-354.
- FROMENT, A.; TANGHE, M. 1967. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Répercussion des formes anciennes d'agriculture sur les sols et la composition floristique. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 100, p. 335-352.
- SCHNOCK, G. 1967. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Réception des précipitations et écoulement le long des troncs en 1966. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, n° 43-37.
- . 1968. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Bilan des apports hydriques pour 1966 et 1967. *Bull. Soc. For. Belg.*, décembre, p. 617-633.
- ; GALOUX, A. 1967. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Réception des précipitations et égouttement. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, n° 43-33.
- VANSEVEREN, J. P. 1969. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. L'index foliaire et sa mesure par photoplanimétrie. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 102, p. 373-385.

Cycles of atmospheric precipitation in different types of forests of natural zones of the U.S.S.R.

A. A. Molchanov
Laboratory of Forestry
p.o. Uspenskoye, Zvenigorod
Moscow District (U.S.S.R.)

CONTENTS

Methods of study of the water balance in soil
Water balance in soil in natural zones and types of forests
Subzone of the northern taiga
Subzone of middle taiga
Subzone of southern taiga
Subzone of coniferous and broad-leaved forests
Forest-steppe zone
Conclusions
Résumé
Bibliography/Bibliographie

The comprehensive study of the problem of water acquires growing importance with time. Not only theoretical considerations but acute practical needs call for all-round research on the problem of water resources and water cycles on the Earth.

The very complicated problem of water cycles in nature was given much attention as early as in the teachings of the ancient natural philosophers. But it was only at the end of the seventeenth century that this problem was understood correctly, owing to application of the balance method to the study of hydrometeorological phenomena. Towards the end of the nineteenth century and the beginning of the twentieth century, the accumulated observations and measurements made it possible to elucidate the general scheme of the water cycle on the globe and to make the first attempt at quantitative evaluation of the elements of the water cycle.

The study of the water cycle on earth has made great strides in the twentieth century. The basic conception of an almost constant (at least, within the lifetime of several generations) quantity of water taking part in the cycle remains unchanged. Final confirmation has been given to the primary significance of filtration in the origin of ground waters and subterranean waters in general.

The elements of the hydrological balance have been further elucidated thanks to direct measurements and analysis of the quantitative relationship between the thermal balance and that of water.

For a long time (since E. Brickner) it was thought that precipitations falling on earth form mainly at the expense of the internal water cycle, i.e. the water carried over from the ocean evaporates after the first fall-out and returns to Earth twice or three times within the area of the continent. This suggestion led to a conclusion that forestation and irrigation measures in some areas might, by intensifying evaporation, drastically change the climate of vast territories towards greater humidity.

This conception, based only on theoretical ideas and suggestions, was disproved in 1950-53 in the works of K. I. Kashin and Kh. P. Pogosyan, M. I. Budyko and O. A. Drozdov. These authors showed that, even for the area of the European part of the U.S.S.R., the share of water of local origin in precipitation amounts to no more than 15 per cent.

METHODS OF STUDY OF THE WATER BALANCE IN SOIL

The general considerations mentioned above were assumed as a basis for the study of the water balance in various types of forest in the forest and forest-steppe zone of the European part of the U.S.S.R.

In the types of forest chosen by us, and within them in stands of different age and different crown density, the quantity of precipitation in small water catchments was studied by means of 20-30 precipitation gauges per hectare. Receivers of precipitation gauges were fixed in the forest at a distance of 5 metres from each other and at a depth of 25-30 cm from the soil surface. In a clearing equal in size to two tree heights, at a distance of 2 metres from the surface, one precipitation gauge and one rain recording gauge were installed. In winter, solid precipitations were recorded by a gauge installed in a clearing. Under the cover of the studied stands and neighbouring clear sites, the depth and the density of snow were measured every two weeks.

The variation coefficient of the height of the snow cover changes on an average within 0.4-0.6. With these values of coefficients, the determination error cannot exceed 4-6 per cent in pine and deciduous forests and 10 per cent in spruce forests.

Variation coefficients of snow density do not usually exceed 0.2-0.3. With these values of coefficients, the determination error of snow density should not exceed 4.5-7 per cent after 15 measurements of snow density and 3.5-5 per cent after 30 measurements. Water resources in the catchment are determined as averaged values for the areas occupied by each stand or agricultural land multiplied by their area and divided into the total area of the water catchment.

In each type of forest the depth of soil freezing is measured by means of a Danilin cryopedometer at three points of each stand.

Surface run-off was measured in elementary run-off sites located in all major types of forest water-balance sites meant for the study of surface run-off and base flow. Water flowed from the surface of the site through a hole in a box to a receiving tank. The tank is square, and is divided from above into three sections: a receiving section, a measuring section and a discharge section. The float of a "Valday" recorder is placed in the water-measuring section. Recorders are fixed on the tank wall to measure the quantity of flowing water, but are not connected with the receiving tank.

Weirs are major hydrometric installations. They have thin walls with a notch angle of 45-120°. The 45° notch is used in the case of 150-200 litres per second, the 60-98° notch for 200-1,000 litres per second, and the 90-120° notch is used for discharges exceeding 1,000 litres per second.

Weirs may be made from reinforced concrete or wood with metal gates. They are used to measure the value of run-off in forested and unforested catchments.

Surface evaporation and grass-cover transpiration are determined by means of atmometers having a section of 500 cm² and a height of 50 cm. Atmometers have two bottoms—the outer dense bottom and the inner mesh bottom located 40 cm below the upper cover of the atmometer. Beneath the mesh bottom there is a discharge hole to remove the water seeping from soil. An intact soil sample is placed into an atmometer. For each type of grass cover two atmometers are used. The device is weighed twice daily, at 7 a.m. and at 7 p.m.

On the basis of the inflow and discharge of water in the atmometer, the evaporation from the grass cover is determined from the formula:

$$E = 0.02(q_1 - q_2) - m + P,$$

where q_1 is the initial weight of the atmometer (grammes); q_2 = the final weight of the atmometer; m = the penetration of water in mm; P = quantity of precipitation (mm); 0.02 is a coefficient to convert the quantity of evaporated water from grammes to millimetres.

In winter, evaporation from snow is measured on days when there is no wind or snowfall.

The expenditure of soil water is determined from the recess of water at the beginning of the observation.

Total water resources in the whole layer of soil are determined by summing up the water in all 10 cm horizons. The resources of water in the soil are determined to a depth of 4-5 m.

To determine the amount of water penetrating to a depth of 4-5 m, platforms were made with bottoms and sides covered with iron or plastic sheets. These platforms are called infiltration platforms and have an area of 4-5 m². Total evaporation expenditure from soil was determined by the difference in the quantity of water in the soil at the beginning and at the end of the observation period, taking into account the precipitation during this time and deducting the water infiltrated deeper than 4-5 m.

Transpiration expenditure is determined from the following formula:

$$T = W_0 - W_1 + P_c + R_t - E_{\text{total}} - R_g - R - I$$

where T is the transpiration of the tree stand plus that of the young growth; W_0 is the quantity of water in the soil at the beginning of the observation period; W_1 is the quantity of water at the end of the observation period; P_c is the precipitation under the forest cover; R_t is the run-off from tree trunks; E_{total} is the evaporation and transpiration of the ground cover; R_g is the ground-

water run-off; R is the surface run-off; I is the infiltration of water beneath the root stratum (all values are expressed in millimetres).

Besides this procedure, the transpiration was determined by the physiological method. Since 1916 water expenditure has been estimated by the thermal and radiation method. The latter method gives a 10 per cent difference as compared with that of estimation of water balance in soil.

WATER BALANCE IN SOIL IN NATURAL ZONES AND TYPES OF FORESTS

SUBZONE OF THE NORTHERN TAIGA
(THE SETTLEMENT OF OBOZERSKAYA,
ARKHANGELS OBLAST)

The study of the water balance carried out over the last 25-30 years in various types of forest growing in different zones of the U.S.S.R. allows us to estimate with some degree of precision the expenditure of precipitation on the

different elements of the water balance. The shortest observations are those performed in 1948-49 in the northern taiga (latitude $63^{\circ}30'N.$, longitude $40^{\circ}7'E.$) in pine forest stands of 34, 80, 160 and 270 years of age in mixed pine-and-spruce forests, those of *Pinetum callunosum*, *Pn. vacciniosum*, *Pn. myrtillosum* and *Pn. philipendulosum* types.

The data on the expenditure of water on elements of the water balance are given in Table 1.

Under the conditions of the northern taiga, the share of precipitation spent on total evaporation is greatest with 160-year-old trees; the share of precipitation spent on transpiration is greatest with 80-year-old trees. For 20-30 years after this evaporation and transpiration remain unchanged; later, both values gradually decrease. All the above is shown in Figure 1.

The same variations of the separate elements of the water balance are observed in the lichen-cowberry type of forest (*Pn. vaccinio cladinosum*), the only difference being that the share of total evaporation is less than in the former type of forest. Infiltration in *Pn. myrtillosum* is almost 50 per cent less than in *Pn. vacciniosum* (Table 1).

TABLE 1. Mean annual balance of water (mm) in various types of forest in northern taiga

Composition of forest stand	Index	Age	Density	Soil	Type of forest	Expenditure of water						
						Precipitation	Total evaporation	Water retained by crowns	Evaporation from soil and grass-cover	Transpiration of stand	Surface run-off	Infiltration
6B4P+S young spruce growth	III	34	1.0	Podzolic, loamy	<i>Pn. myrtillosum</i>	525	229	33	89	108	141	155
8P1B1S	III	80	1.0	Podzolic, loamy	<i>Pn. myrtillosum</i>	525	325	121	58	146	91	109
8P2S+L young spruce growth	III	160	0.9	Podzolic, loamy	<i>Pn. myrtillosum</i>	525	340	108	56	176	95	90
8P2S+L second tier spruce of medium density	III	270	0.9	Podzolic, loamy	<i>Pn. myrtillosum</i>	525	271	97	60	114	121	203
10P	IV	160	0.6	Weakpodzolic sandy	<i>Pn. vacciniosum callunosum</i>	525	250	80	55	115	25	250
10P+L+B	IV	160	0.8	Podzolic, sandy	<i>Pn. vacciniosum</i>	525	310	92	50	168	32	210
9PIL+S second tier spruce	IV	270	1.0	Podzolic sandy	<i>Pn. myrtillosum vacciniosum</i>	525	283	96	60	217	16	226
6S4B	IV	160	0.7	Loamy clayey-humic gley	<i>Pn. philipendulosum</i>	525	370	128	85	157	146	9

Total evaporation = water retained by crowns + evaporation from soil and grass cover + transpiration.

In *Pn. philipendulosum*, the expenditure of water on total evaporation and on transpiration proper is the greatest.

Evaporation from the areas covered with grass in the northern taiga amounts to 285-300 mm; a meadow flooded in spring evaporates 310 mm, and clover 370 mm.

SUBZONE OF THE MIDDLE TAIGA

Precipitation balance was studied in the Khorovsky region of the Vologodskaya Oblast (latitude 60°30'N., longitude 34°35'E.), in spruce and exploited deciduous forests of 7, 18, 37, 110 and 135 years of age growing on dark peaty-humic soil. (*Betuletum herbosum*, *Picetum herboso-hylocomiosum*, *Pc. polytrichoso-hylocomiosum*).

In this area the annual precipitation amounts to 600 mm. The water balance was studied for four years. Mean values of precipitation expenditure are listed in Table 2.

In spruce forests with grass and green and long-stem mosses (*Pc. herboso-polytrichosum*) the greatest expenditure of water was observed in 60-year-old stands. Younger and older forests evaporate less water, but infiltration and ground-water flow increases. The smallest ground-water flow is observed in 60-year-old forests (Fig. 2).

SUBZONE OF THE SOUTHERN TAIGA

Water balance was studied for four years in the Yaroslavskaya Oblast near the Rybinskoye man-made water-

reservoir (latitude 59°N., longitude 39°E.) in birch and spruce forests. This is a place of moderate temperatures, and precipitation here exceeds by far the quantity of evaporated water. Geomorphologically it is a somewhat hilly plain with 0.009 slopes covered with a weak stratum of morainal loams.

Table 3 gives a picture of precipitation falling over the forest.

The 110-year-old spruce stands evaporate 63 per cent *in toto* and spend 24 per cent on surface run-off. Total evaporation consists of 16 per cent retained by the crowns and evaporated from them, 11 per cent evaporated from the surface of the soil and grass cover and 36 per cent spent on transpiration.

Total evaporation in 35-year-old ferny birch stands is somewhat higher than in spruce stands (65 per cent), 20 per cent of the water being spent on evaporation and transpiration from the grass cover, and 11 per cent of the water retained and evaporated from the crowns.

Surface run-off amounts to 24 per cent of the total precipitation. The rest of the water infiltrates into deep strata of the soil.

Total evaporation in a birch-stand with long-stem mosses is somewhat lower and amounts to 63 per cent, 20 per cent being evaporation from the grass and moss cover, 32 per cent transpiration, 11 per cent crown evaporation, and 24 per cent surface run-off; this amounts to 87 per cent, the rest of the water penetrating to deeper strata (Fig. 3).

TABLE 2. Mean annual balance of water (mm) in various types of forest in middle taiga¹

Composition of forest stand	Index	Age	Density	Soil	Type of forest	Expenditure of water						
						Precipitation	Total evaporation	Water retained by crowns	Evaporation from soil and grass-cover	Transpiration	Surface run-off	Infiltration
8B2S	—	7	1.0	Dark peaty-humic	<i>Betuletum herbosum</i>	600	210	33	89	88	63	327
7B2S1W	III	18	1.0	Dark peaty-humic	<i>Betuletum herbosum</i>	600	327	106	76	145	28	245
5B4S1A1	III	37	1.0	Dark peaty-humic	<i>Bet. herboso-hylocomiosum</i> <i>Pc. hylocomiosum</i>	600	449	178	70	201	13	138
7S3B+A1	III	60	1.0	Dark peaty-humic	<i>Bet. herboso-hylocomiosum</i> <i>Pc. hylocomiosum</i>	600	485	183	60	242	13	102
8S1Aasp1B	IV	110	1.0	Dark peaty-humic	<i>Pc. hylocomiosopolytrichosum</i>	600	334	166	65	103	13	253
9S1B	IV	135	1.0	Dark peaty-humic	<i>Pc. hylocomiosopolytrichosum</i>	600	323	158	65	101	13	264

1. In the middle taiga a soddy fell spends about 375 mm of precipitation and a clover site about 400 mm.

In spruce stands of the Jaroslavskaya Oblast with their bog mosses and long-stem mosses and peaty-podzolic soils, total evaporation amounts to 330 mm (data of I. S. Vasylyev).

People who cultivate land have always known that soil aeration is of great importance for the plants growing on it. At the end of the seventeenth century it was discovered that all parts of plants breathe like animals, and the role of air then became clear. The famous natural botanist Palladin showed with germinating common beans (*Vicia faba*) that, under favourable conditions, roots of plants have intensive respiration. Young plants may lose up to 4.6 per cent of their dry weight within 20 hours. It is clear therefore why agricultural chemists and plant physiologists have paid so much attention to the problem of the composition of soil air.

The main conclusion of these investigations was that soil air is rich in carbon dioxide and poor in oxygen, as compared with atmospheric air. In some cases a direct relationship between the composition of the soil air and the growth of plants on a site could be established. For example, the dying-off of trees in parks is caused by the fact the soil there is extremely poor in oxygen, due to its increasing compactness; intensified aeration is the only way to prevent the trees from dying.

As regards wild vegetation, both research workers and men with practical experience often account for the dying-off of trees and abnormalities in their structure and growth by insufficient ventilation of the soil. Such ex-

planations are often based not on analyses of soil air but on various peculiarities of soils which prevent the air from penetrating into it. For example, soil saturated with water for a long time may be inaccessible to air. In such a soil, roots of plants may utilize only water-dissolved air, the composition of the latter being of great importance for the growing plants. It should be noted that the upper layers of water usually have sufficient amounts of oxygen in spite of the abundance of humic substances. But the stagnant water of bogged-up areas is almost black, due to the presence of dissolved humic acids—and the water surface is, therefore, inaccessible to the wind. Analyses of such water unfailingly reveal a strong deficiency of oxygen: usually it is from one-eighth to two-fifths of the amount which would be found in normal oxygen-saturated water. Sometimes only traces of oxygen are found; the reason for this phenomenon is the greater rate of absorption of oxygen by humus, as compared with the rate at which fresh oxygen is dissolved in water. When the content of humus is not so great, the amount of oxygen increases.

Soil water in bogged-up forest stands is rather poor in oxygen; moreover, it is only the upper layer of water that contains oxygen, whereas at a depth of 20 cm oxygen is not present.

The water of swamps is interconnected with ground waters of surrounding forests. This water infiltrates into neighbouring forest soils, increasing thereby the level of the ground water: the nearer the swamp, the higher is the level. But swamp water contains no oxygen, due to the

TABLE 3. Mean annual balance of water (mm) in 1963-67 in various types of forest in southern taiga

Composition of forest stand	Index	Age	Density	Soil	Type of forest	Expenditure of water						
						Precipitation	Total evaporation	Water retained on crowns	Evaporation on soil and grass-cover	Transpiration	Surface run-off	Infiltration
1st tier: 6S4B+Asp	II	110 35-40	0.9	Podzolic loamy	<i>Pc. oxalidosum</i>	730	464	128	80	256	175	13
2nd tier: 10S density 0.6	—	74	1.0	Podzolic loamy	<i>Pc. oxalidosum</i>	730	572	148	70	354	150	8
10B+Asp	II	35	0.8	Podzolic loamy	<i>Bet. herboso- polytrichosum</i>	730	475	80	146	249	175	11
8B2Asp+W	IV	35	0.8	Podzolic loamy	<i>Bet. polytrichosum</i>	730	460	79	146	235	175	13
Sites covered with various kinds of grass	—	—	—	Loamy	—	627	381	—	—	—	—	—
Clover	—	—	—	Loamy	—	627	361	—	—	—	—	—
Rye	—	—	—	Loamy	—	627	423	—	—	—	—	—

abundance of humus. When the ground waters rise as high as the layers where tree roots are localized, the respiration of roots is hampered. This is especially dangerous in places where ground waters remain at a high level for a long time at the end of spring and the beginning of summer. The negative effect of a high level of ground waters is due to the fact that they are poor in oxygen and rich in carbon dioxide. Unfavourable aeration conditions often take place not only in the flooded portions of soil but also in the more or less powerful capillary rim above the ground-water level.

According to the data of A. Ya. Orlov (1966), in ferny spruce forest the higher, more active, horizons of soil are not flooded: the ground-water level rises as high as 30 cm from the surface only during nine days in four years, or 7 per cent of the duration of the vegetation period. In bilberry bushes the number of days is 45 (i.e. 35 per cent of vegetation time). In horse-tail and bog moss forests the number of days is 86 (86 per cent), hence periodic flooding of thick layers of soil is of importance not only in types of forest with bogged-up areas but also in those with bilberry-grown sites.

In the *Pc. oxalidosum* type, waters flooding the upper layers of soil contain sufficient amounts of dissolved oxygen (more than 2 mg per litre), as reported by A. Ya. Orlov (1966). Precipitations bring water containing 5-11 mg of oxygen per litre, which is 50-100 per cent saturation at the given temperature. In the warm period, micro-organisms intensify their activity; consumption of oxygen increases, and in 4-5 days its concentration decreases by several times. At the same time water with a lower oxygen content runs off from the soil. In other words, in soil of this type there is a continuous circulation of water.

In bilberry-grown spruce forests the picture is somewhat different. According to A. Ya. Orlov (1966), after abundant rainfalls the soil water here also contains sufficient amounts of oxygen (3-6 mg per litre). But oxygen-rich water penetrates into the soil only when the ground-water level before the rain was sufficiently low. Otherwise, oxygen-rich water accumulates in the horizon of low oxygen concentration. According to Orlov, oxygen consumption is also very intensive. As a result, the soil in bilberry-grown spruce forest of the *Pc. myrtillosum* type may be for a long time washed by waters with a low oxygen content. The most unfavourable régime of oxygen supply is in the upper strata of soil in microdepressions.

In the horse-tail and bog moss-grown spruce forest of the *Pc. equisetum* type there exists total anaerobiosis. Only during rainfalls are very small amounts of oxygen (no more than 0.3 mg per litre) carried by the highest stratum of the soil water (at a depth of 5-10 cm).

The water localized on the soil surface is usually rich in oxygen whereas, in the soil, oxygen deficiency and the weakened activity of forest vegetation prevents water from transpiration.

However, in dry years excessive humidity may affect total evaporation. At the Valday research station (lati-

tude 58°N., longitude 33°E.) C. F. Fedorov observed for twelve years water expenditure on total evaporation in a 75-year-old spruce stand, 0.8 crown density of the *Pc. oxalidosum* type. Observations were carried out from May to September, the precipitation was 403 mm and the figures were the following:

total evaporation of the forest: 386 mm;
of which: transpiration, 152 mm;
grass and moss cover evaporation and
transpiration, 116 mm;
water retained by the crowns, 118 mm.

At the same time moisture expenditure on the total evaporation of a field was 362 mm.

Moisture evaporation depends upon the radiation dryness index, which is a ratio between the radiation balance and heat expenditure on evaporation of a precipitation layer. The radiation dryness index permits the estimation of variations in the ratios of heat and moisture during periods of time and for the whole warm season. Analysis of such data and an estimation of the distribution of evaporation in the course of this season allow us to reach a conclusion about the paramount importance of heat moisture ratios for evaporation in the period of intensive vegetation and in the course of the whole warm season.

Analysis of dryness indices shows that 1953 was the most humid year and 1959 the driest. These years may be regarded as anomalous for evaporation processes which depends upon meteorological conditions and soil moisture. The years 1951 and 1960 may also be considered as close to anomalous, owing to their dry springs and summers, as well as 1952 and 1962 with their rainy and warm weather.

Evaporation values in the forest and field in various years of the period of observation were obtained for two water catchments, i.e. the forest and the field.

TABLE 4. Dryness indices and evaporation in forest and field

Year	Dryness indices in May-July		Evaporation (mm) in May-September	
	Forest	Field	Forest	Field
1951	2.50	2.10	3.68	3.90
1952	1.45	1.40	4.08	3.48
1953	1.25	1.10	4.19	3.79
1954	1.78	2.30	4.14	3.79
1955	1.75	1.36	4.00	3.49
1956	1.56	1.90	4.24	3.92
1957	1.68	1.60	4.12	4.01
1958	1.80	1.47	3.86	3.53
1959	4.20	3.52	3.34	3.32
1960	2.75	2.90	3.69	3.80
1961	1.44	1.26	4.05	3.70
1962	1.00	1.00	4.14	3.49
<i>Mean value</i>			3.96	3.69

Total evaporation from the forest in the warm seasons of 1951-62 amounted on an average to 396 mm and that from the field 369 mm, the difference being 6 per cent.

The values of total evaporation from the forest are highest at low values of dryness indices, and lowest at the highest values of these indices. This means that in humid years evaporation in the forest is highest and in hot years it is lowest.

In the field there was no agreement between the values of dryness indices and evaporation. At low values of dryness indices (1.00-1.50) i.e. in humid years, evaporation values are, as a rule, much lower than the maximum and only somewhat higher than in the dry year of 1959.

Evaporation both in the forest and in the field depends upon meteorological conditions and soil moisture. The following formula is used to describe the relationship between meteorological conditions and evaporation:

$$E = \rho k \frac{q_1 - q_2}{\ln(Z_2/Z_1)},$$

where E is evaporation rate, ρ is air density, k is the coefficient of turbulent exchange at a given height, q_1 and q_2 are the specific humidity of air at heights Z_1 and Z_2 .

It may be deduced from this formula that the relationship between evaporation and meteorological factors is, in fact, an estimation of the change in the turbulent exchange coefficient and differences of specific humidity of the air layer close to the earth.

The turbulent exchange coefficient was estimated from the data on absolute air humidity and those on special gradient and thermal balance measurements over a meadow and a spruce forest.

The estimate of the turbulent exchange coefficient based on the thermal balance equation was obtained from the following formula:

$$K = \frac{1}{PC_p} \cdot \frac{R - B}{\frac{dt}{dz} + \frac{Ldq}{C_p dz}},$$

where R is radiation balance; B is thermal exchange in the effective stratum, dq/dz and dt/dz are respectively the vertical gradients of specific humidity and temperature of air, and C_p is thermal capacity of air at constant pressure.

Reliable values of turbulent exchange coefficients may be obtained only at high values of radiation balance; therefore, the coefficient is estimated for daytime (thirteen hours), based on averaged data for five days and nights which, in turn, give monthly figures. In a similar way, mean monthly values for air humidity above the forest and field for thirteen hours were obtained.

Turbulent exchange in the atmospheric stratum close to earth occurs for two main reasons, namely stratification and the velocity of the wind. Stratification is de-

scribed by the Richardson number or $\Delta t/U^2$, where Δt is the temperature difference between two heights and U is the wind velocity.

When the temperature gradient over the ground cover increases, the turbulence process in the air layer close to the ground intensifies also; this usually takes place in warm, comparatively dry months. In humid periods, when air temperature gradients decrease both over the forest and field, the turbulence process weakens.

Change in the difference of absolute air humidity is connected with change in the expenditure of moisture on evaporation. Differences in absolute humidity in the ground layers of air change largely in periods of different humidity. Over spruce forest in the humid months of 1960-61, higher values of absolute humidity difference in the ground layers of air were observed, as compared with the dry periods. Over meadow during the humid and extremely dry seasons of 1961, 1962 and 1959 comparatively small differences in the absolute air humidity were observed. In the warmest years these values were somewhat higher.

In humid years, when ground water reaches the high layers of soil, the capillary rim zone often reaches beyond the diurnal surface. In these periods the amount of oxygen in the soil decreases and conditions favourable for anaerobic processes arise, leading to a sharp decrease in the quantity of organic mass.

When ground waters penetrate into the high layers of soil, in the field and in the forest, the aeration of field soils decreases, entailing a decrease in the rate of transpiration in the field as compared with the forest (Table 5).

For all agricultural plants and grass fields at the highest level of ground waters (25 cm), the yield and evaporation expenditure is less than at some level of ground water which is optimum for a given kind of vegetation.

A spruce forest stand which has a surface root system is inhibited to a lesser degree in humid years. But these forests too yield largely different amounts of wood organic mass, depending each year on the level of ground water.

Total evaporation in the forest is the sum of moisture retained by crowns, evaporation from soil and grass cover and transpiration of the stand (Table 6).

In spruce forests a great part of evaporation is at the expense of precipitation retained by the crowns. In humid years it amounts to 36 per cent, in dry years to 24 per cent.

The following data show the yield of trunk wood at different ground-water levels:

Ground-water level in spring (cm)	80-100	30-40	20-40	0	0	0
Ground-water level in autumn (cm)	300	100	100	50	25	20
Total mass of wood (cm ³)	400	350	330	230	180	130

TABLE 5. Evaporation of agricultural plants and weight of air, dry mass (g/m²), at various levels of ground water (Observations made at the Valday Hydrological Research Station.)

Year	Dryness index	Type of cultivation	Time of observation	Evaporation, yield	Level of ground water (cm)			
					25	50	90	180
1953	1.02	Meadow	15/IV- 6/X	Evaporation	375	368	401	311
				Dry mass	149	140	239	190
1956	1.66	Flax	31/V- 20/VIII	Evaporation	303	325	289	232
				Dry mass	200	270	235	260
1958	1.49	Oats	23/V- 11/IX	Evaporation	341	408	431	330
				Dry mass	200	270	235	260
1962	1.0	Potatoes	1/VI- 31/VII	Evaporation	238	243	261	263
				Weight of tubers	1 050	1 080	1 050	1 700

TABLE 6. Evaporation in the forest

Year	Dryness index	Precipitation	Evaporation				Run-off
			Total	Transpiration	Under cover	Precipitation retained on the crowns	
1953	1.02	620	419	163	110	146	150
1957	1.66	496	412	165	112	135	309
1962	1.00	527	414	133	115	168	151
<i>Mean value</i>		548	415	153	112	150	
1951	2.18	255	368	164	118	86	114
1959	2.92	223	334	124	120	90	325
1960	2.33	299	369	166	120	83	172
<i>Mean value</i>		259	357	151	119	87	

TABLE 7. Run-off (mm) in plantations of different ages, compared with meadow and 75-year-old spruce forest

No. of sites	Composition of stand	Run-off	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960
15	8P 2S 4-year-old	Surface run-off	108	112	74	57	34	5	15	55	10	19
		Coefficient	0.96	0.69	0.39	0.47	0.08	0.01	0.07	0.18	0.04	0.04
16	6B 2W 1ASp 1Al 4-year-old	Surface run-off	97	128	114	44	14	3	13	2	1	7
		Coefficient	0.92	0.77	0.53	0.46	0.04	0.01	0.06	0.01	0	0.04
3	8S+2P 75-year-old	Surface run-off	1	0.0	9	1	22	10	3	10	6	0
		Coefficient	0.01	0.06	0.01	0.09	0.04	0.02	0.02	0.05	0.3	0
	Meadow	Surface run-off	70	82	40	22	87	70	69	1	0	88
		Coefficient	0.74	0.87	0.58	0.56	0.62	0.43	0.66	0.11	0	0.51

The surface run-off of forested wastelands changes greatly. The change in run-off was recorded in 1954 in four-year-old pine and birch plantations at the Valday Hydrological Research Station (Table 7).

Eight years after the beginning of forestation of the wasteland, the run-off decreased sharply both in pine and birch growths. In grass-covered areas the run-off decreased only in years with insufficient winter precipitation and in spring during the thawing of snows. In 75-year-old spruce stands the run-off did not exceed 22 mm, the run-off coefficient not exceeding 0.09 throughout the years of observation.

SUBZONE OF CONIFEROUS AND BROAD-LEAVED FORESTS

From 1945 to 1950 in the Orechovo-Zuevo region of the Moscow Oblast (latitude 55°55'N., longitude 39°E.), the water balance was studied in pine stands in various types of forest. The data collected for six years are given in Table 8.

The highest expenditure of water on total evaporation is observed under optimum moistening conditions, the lowest in dry mossy pine stands. In moss-grown pine forest (*Pn. hypnosum*), 71 per cent of total precipitation is spent on evaporation, 20 per cent being retained by the crowns and evaporated therefrom, 19 per cent evaporated from the moss cover and ground litter, and 31 per cent, spent on transpiration. Besides this, 1 per cent goes to surface run-off and 30 per cent to infiltration and ground-water run-off.

In red bilberry-grown pine forest (*Pn. vacciniosum*) total evaporation amounts to 81 per cent, of which 25 per cent is from water retained by the crowns, 13 per cent is evaporated from the litter and grass-cover, 43 per cent is spent on transpiration, 1 per cent goes to surface run-off and 18 per cent to infiltration.

In bilberry-grown pine forest (*Pn. myrtillosum*), total evaporation is 84 per cent, of which 23 per cent is from water retained by crowns, 22 per cent is evaporated from ground cover and bilberry bushes, 39 per cent is spent on transpiration, 1 per cent goes to surface run-off and 15 per cent to infiltration.

In long-stem moss pine woods (*Pn. polytrichosum*), total evaporation is 81 per cent (16 per cent of the moisture being retained by crowns, 35 per cent evaporated from the ground cover, and 30 per cent spent on transpiration), whereas 3 per cent goes to surface run-off and 16 per cent infiltrates and is added to ground waters.

In bog-moss-grown pine forest (*Pn. sphagnosum*) 78 per cent of precipitation is spent on evaporation, of which 16 per cent is retained by crowns and evaporated, 41 per cent is evaporated from moss, and 21 per cent is spent on transpiration; run-off to a nearby stream amounts to 11 per cent and 20 per cent is absorbed by peat.

Productivity of pine stands depends largely on the ground-water level and content of oxygen in the soil (Table 9).

In the *Pn. molianosum* type of forest, only once during the period of observation did the ground-water level rise as high as 30 cm from the surface for three days. In the

TABLE 8. Water balance (mm) in various types of forest in the subzone of coniferous and broad-leaved forests

Composition of forest stand	Index	Age	Density	Soil	Type of forest	Precipitation	Expenditure of water					
							Total evaporation	Water retained by crowns	Evaporation from soil and grass-cover	Transpiration	Run-off	Infiltration
10P+S	II	65	0.9	Podzolized, sandy	<i>Pn. hypnosum</i>	550	393 71%	113 21%	107 19%	173 31%	2 1%	165 28%
10P+S	I-II	65	0.9	Podzolized, sandy	<i>Pn. vacciniosum</i>	550	445 81%	135 25%	70 13%	240 43%	4 1%	101 18%
9P+S	I-II	65	0.8	Strong podzolic sandy	<i>Pn. myrtillosum</i>	550	464 84%	126 23%	121 22%	217 39%	6 1%	80 15%
10P, the 2nd tier-S+B	II-III	65	0.8	Strong podzolic gleyey	<i>Pn. polytrichosum</i>	550	445 81%	90 16%	190 35%	165 30%	15 3%	90 16%
10P	V	65	0.5	Peaty-podzolic gleyey	<i>Pn. sphagnosum</i>	550	430 78%	85 16%	227 41%	118 21%	10 22%	110 20%

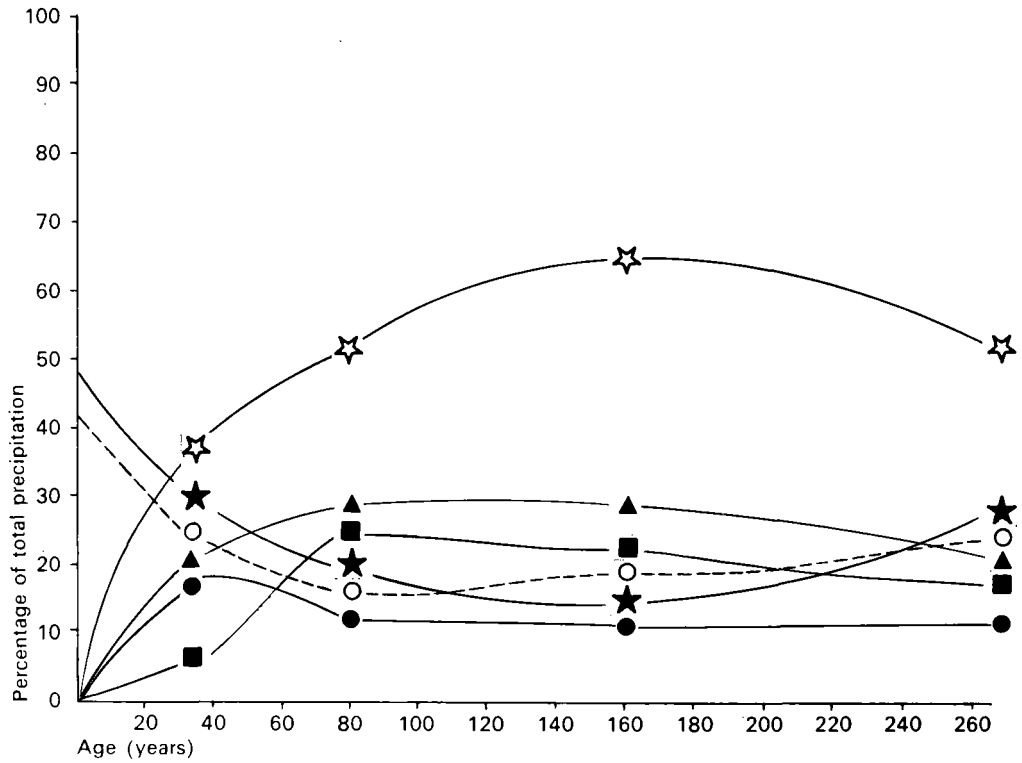


FIG. 1. Northern taiga: *Pinus sylvestris*.

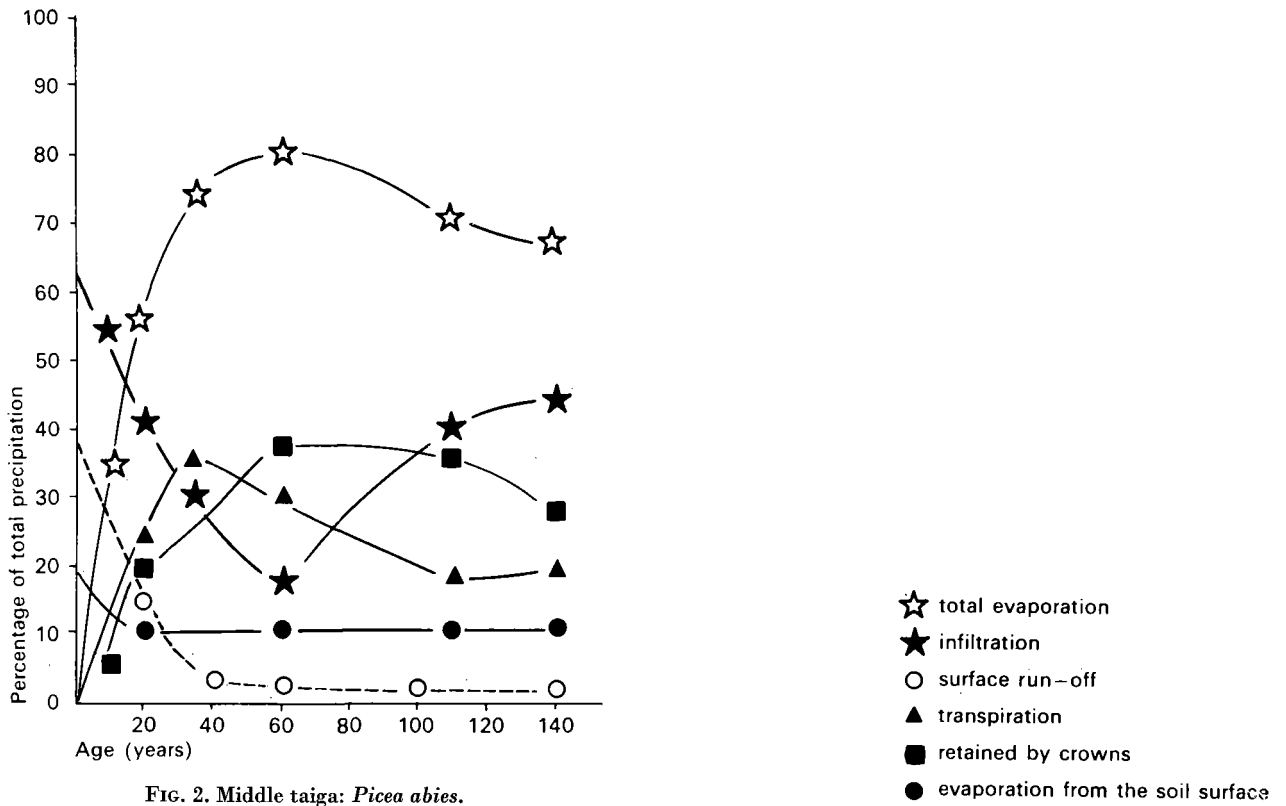


FIG. 2. Middle taiga: *Picea abies*.

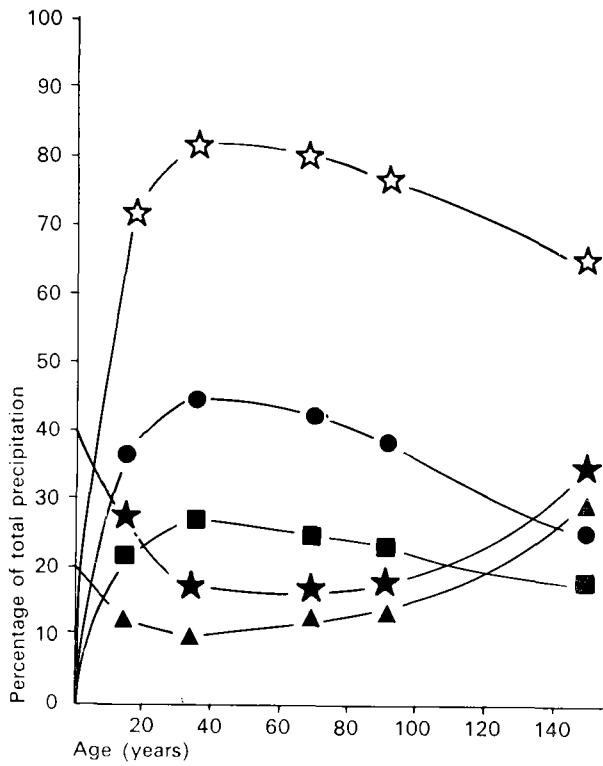


FIG. 3. Mixed forest: *Pinus sylvestris*.

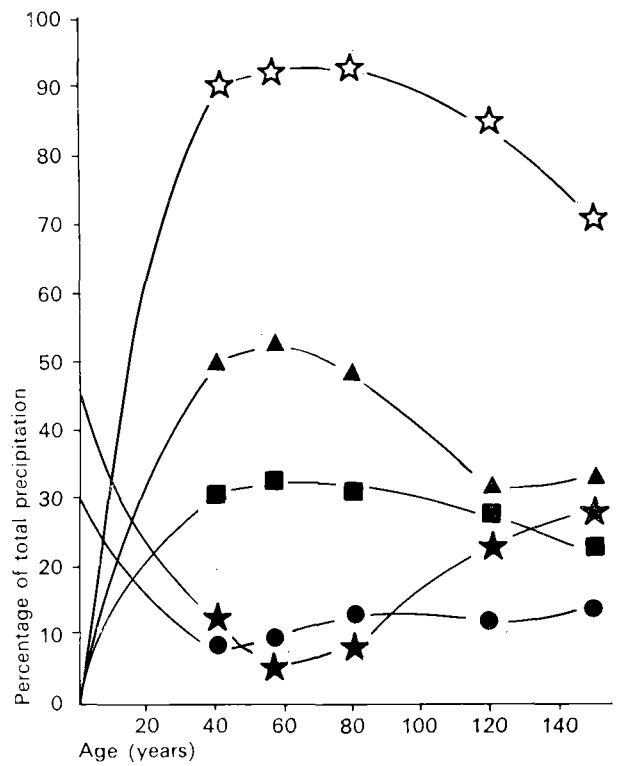


FIG. 4. Mixed forest: *Picea abies*.

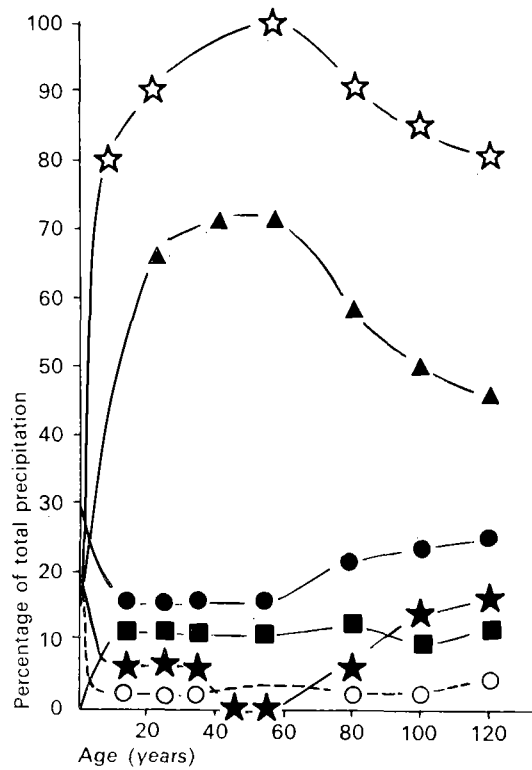


FIG. 5. Steppe-forest: *Fraxinus*.

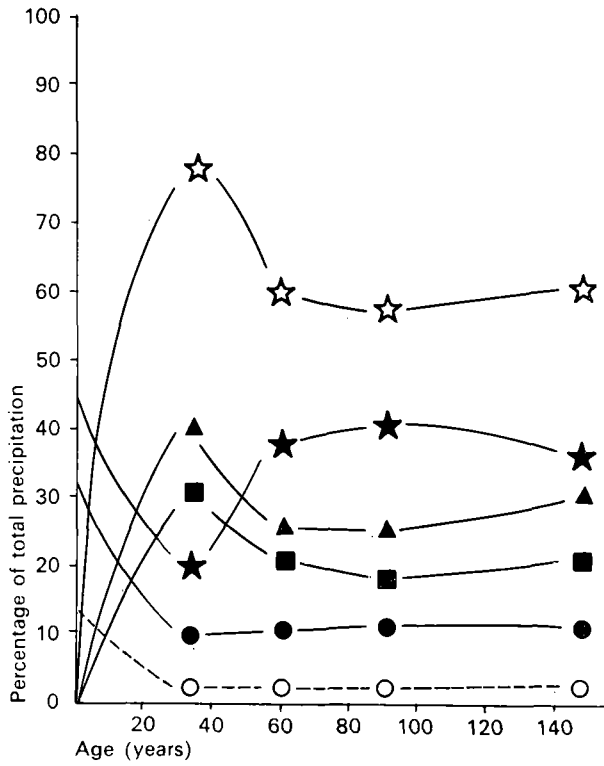


FIG. 6. Steppe-forest: *Pinus sylvestris*.

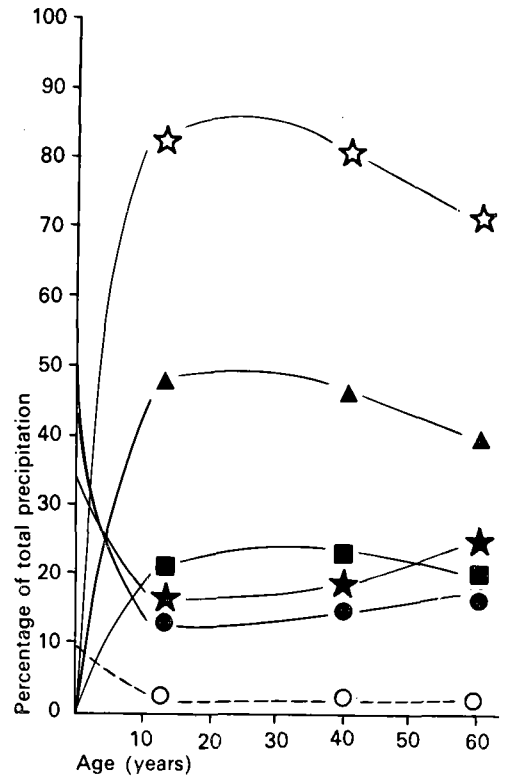


FIG. 7. Southern steppes: *Pinus sylvestris*.

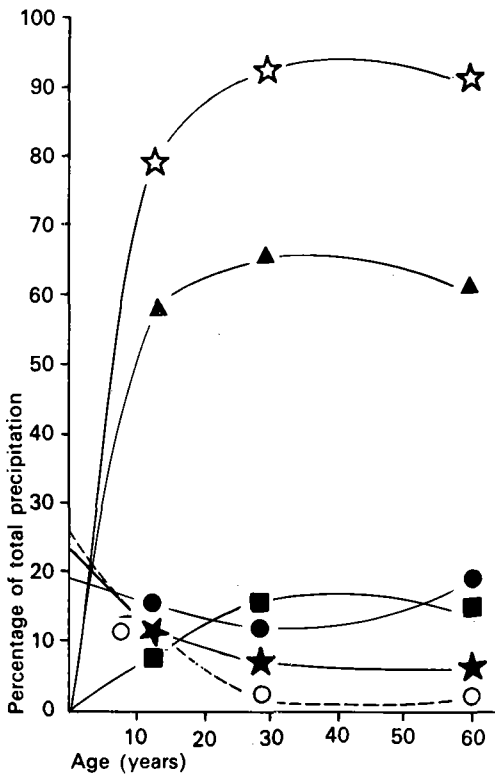


FIG. 8. Southern steppes: *Quercus*.

FIGS. 1 to 8. Water balance in various forests types in the different forest zones of the U.S.S.R. (see explanation in the text).

TABLE 9. Productivity of 65-year-old pine stands and ground-water level

Types of forest	Pine stands with					
	White moss	Moss and heather	Red bilberry	Bilberry	Long-stem moss	Bog moss
Ground-water level (mm)	5.0-5.5	2.8-3.7	2.0-3.0	0.5-1.75	0.2-1.2	0-0.7
Content of oxygen in soil (mg/litre)	5.4-5.7	5.0-5.4	4.0-5.3	3.8-5.0	0.2-2.3	0-0.2
Productivity of trunk wood	153	153	258	335	180	102

TABLE 10. Water balance (mm) in pine stands of various ages in red-bilberry-grown types of forest in the coniferous and broad-leaved forest subzone

Composition of stand	Index	Age	Density	Soil	Precipitation	Water expenditure					
						Total evaporation	Water retained by crowns	Evaporation from soil and grass-cover	Transpiration	Surface run-off	Infiltration
10P	I	13	1.0	Podzolic sandy	550	402	132	69	201	0	148
10P	I	33	1.0	Podzolic sandy	550	455	140	65	250	4	99
10P+S	I-II	65	0.9	Podzolic sandy	550	441	135	70	236	4	105
10P+S	I-II	90	0.8	Podzolic sandy	550	440	140	85	215	6	104
10P+S	I-II	150	1.0	Podzolic sandy	550	351	81	135	135	6	193
10P+S	II	150	1.0	Podzolic sandy	550	500	170	70	260	6	44

The second tier is dense spruce growth.

long-stem moss-grown pine forest (*Pn. polytrichosum*) that level of ground water is maintained every year for 28-30 days. In bog-moss-grown pine stands, almost every year ground waters come to the surface and remain there for 60 days, and it was only in one year that the water level was 30 cm below the soil surface for 45 days.

The relationship between water recess in a 1-metre-high soil layer and productivity in summer time is shown by the following data:

Moisture content in 1-metre-high soil layer	50	110	140	180	220	260	300	340	380
Productivity of 65-year-old stands	210	288	335	370	310	260	190	150	110

It is clear from the above that dryness or excessive moisture are not conducive to growth of the forest. There is no denying that forest can dry the soil. But with insufficient total evaporation, small surface run-off and

considerable infiltration into soil and, particularly, into peat, no forest can prevent the area from becoming progressively bogged up.

In types of forest with excessive moistening and prevailing low temperatures, new masses of peat accumulate which rob ground waters of oxygen, the latter gradually leading to the dying-off of trees and the development of swamps at the expense of forest.

Thus, by drainage reclamation of soil we improve its hydrological régime, make it accessible for atmospheric oxygen which, when dissolved in the water, is not consumed by humus and facilitates normal respiration of roots. Roots, in their turn, improve the air permeability of soil.

Within each type of forest, the precipitation expenditure elements change according to the age of stands (Table 10).

The same values expressed as percentage of total precipitation allow us to state that the maximum of total evaporation is observed in 33 to 35-year-old stands and maximum evaporation expenditure occurs at the same

age. 30 to 60-year-old stands spend the greatest amount of moisture on crown evaporation. In 30 to 60-year-old forest, litter and ground cover evaporation drops to the minimum.

Table 11 shows the water balance in total evaporation in spruce stands of the *Pc. oxalidosum* type of different ages.

In spruce stands, total evaporation expenditure is much higher than in pine stands. The distribution of precipitation between the elements of the water balance is shown in Figures 3 and 4.

The highest total evaporation is recorded in 55-year-old spruce stands. At this age, moisture expenditure transpiration and crown evaporation is the greatest. In 40 to 60-year-old stands, surface evaporation is rather low.

THE FOREST-STEPPE ZONE

In the forest of Tellermanovsky (latitude 50°45'N., longitude 42°30'E.), the water balance was studied for ten years in six main types of forest, the oldest stands being 220 years old. The types of forest studied were: oak forest with goutweed (*Querceto aegopodiosum*), oak-and-ash, forest with goutweed and sedge (*Quercetofraxineto aegopodiosum*), lime-and oak trees growing in the field (*Querceto acerosum campestris*), burning bush and oak forest (*Querceto evonimosum*) and oak groves growing on solonets (*Quercetum salinum*).

The water balance in the above type of forest for ten years (1952-61) is represented in Table 12.

In the *Querceto aegopodiosum* and *Caricoso aegopodium* types of forest, water expenditure on total evaporation changes within the range of 87-90 per cent of total

precipitation, and transpiration losses in the *Querceto acerosum campestris* type are around 253 mm.

As to run-off, it increases to 12 per cent. Run-off expenditure increases sharply in drier forests, and transpiration becomes much less pronounced. In *Quercetum salinum* much less water is spent on transpiration and total evaporation; surface run-off here amounts to 18 per cent and infiltration on alkalized soils and solonets increases.

Within the same type of forest, moisture expenditure increases with the age of stands. Total evaporation is at a maximum when trees are 40-60 years old.

In older forests, the density of the forest considerably decreases. Table 13 shows the change of water balance in the soil. In this table infiltration is represented not as a difference (water precipitating into the soil) but as actual water infiltration—determined, on the one hand, from the difference of water resources in October and ten days after thawing of snow in spring, and, on the other hand, at the infiltration measuring sites.

The highest transpiration and total evaporation expenditure is reported in 40 to 60-year-old stands. In younger and older forests, expenditure on infiltration increases in springtime and, to some extent, in autumn.

In non-selective fells, the expenditure of soil-moisture decreases sharply in the first years after wood cutting (Table 14).

In all fells, all measurements of the surface run-off were begun in the first year after wood-cutting and continued till 1961.

The picture of the water balance would be incomplete without the data of a 65-year investigation of the groundwater regime and water balance in soil in the Kamennaya Steppe.

TABLE 11. Water balance (mm) in the *Pc. oxalidosum* type of forest of various ages in the coniferous and broad-leaved forest subzone

Composition of stand	Index	Age	Density	Soil	Precipitation	Water expenditure					
						Total evaporation	Water retained by crowns	Evaporation from soil and grass-cover	Transpiration	Surface run-off	Infiltration
9S+B	I	40	1.0	Soddy-podzolic sandy	575	521	175	55	291	3	51
	I	55	1.0	Soddy-podzolic sandy	575	532	187	56	298	—	43
	I-II	80	1.0	Soddy-podzolic sandy	575	518	180	60	278	6	51
	I-II	120	1.0	Soddy-podzolic sandy	575	428	160	75	193	12	135
	I-III	150	1.0	Soddy-podzolic sandy	575	402	136	81	185	14	159

TABLE 12. Water balance (mm) in various types of oak forest

Type of forest	Composition of the first tier of the stand	Index	Age	Total density	Soil	Water expenditure						
						Precipitation	Total evaporation	Water retained by crowns	Evaporation soil and grass-cover	Transpiration	Surface run-off	Infiltration
<i>Querceto aegopodiosum</i>	90 1Ash+M+L	I	220	1.0	Dark grey forest, humic to a depth of 40-50 cm	513	447	84	104	259	28	38
<i>Quercetofraxineto aegopodisium</i>	90 1Ash+M	II	220	0.8	Dark grey, loamy to a depth of 30 cm	513	447	70	113	264	21	45
<i>Querceto tilioso caricosum</i>	90+1L+B	III	220	0.8	Dark grey, loamy to a depth of 30 cm	513	463	72	106	285	44	6
<i>Querceto acerosum campestris</i>	100k31Ash	III-VI	220	0.7	Dark grey, loamy to a depth of 25 cm, weakly podzolic	513	445	82	110	253	62	8
<i>Querceto evonimosum</i>	100	IV	220	0.6	Residual solonets	513	405	69	111	227	74	34
<i>Querceto salinum</i>	100	V	220		Dark grey, loamy to a depth of 1-3 cm on white-grey podzolized loam solonets	513	389	66	117	206	92	32

TABLE 13. Water balance (mm) in various stands of the *Querceto-fraxineto aegopodiosum* type of forest

Stand composition of the first tier	Index	Age	Density	Precipitation	Water expenditure					
					Total evaporation	Water retained by crowns	Evaporation from soil and grass-cover	Transpiration	Surface run-off	Spring and autumn infiltration
302 Hazel 3M 3 field M+1Ash	I	15	1.0	513	460	49	77	335	14	39
404 Ash 1 field M+1M	I	22	1.0	513	472	48	76	348	12	29
602Ash 1L 1Elm	II	33	1.0	513	470	57	79	336	11	30
701Ash 1L+1Elm	II	42	1.0	513	514	56	84	374	0	0
702Ash 1L+1M	II	56	1.0	513	522	65	85	372	0	5
702Ash 1L+1M+1 field M+1Elm	II	90	1.0	513	469	65	106	298	14	30
801Ash 1m+1Elm	II	100	1.0	513	442	61	115	266	16	55

TABLE 14. Water expenditure (mm) on total evaporation in non-selective fells of various widths in oak forest of the forest-steppe zone

Year of observation	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961
Precipitation	581	304	607	594	554	603	379	526	652
Evaporation from a 300 metre wide fell	358	312	322	448	351	290	256	313	380
Evaporation from a 280 metre wide fell	266	320	408	405	—	—	—	—	—
Evaporation from a 200 metre wide fell	236	310	353	429	410	423	305	472	482
Evaporation from a 100 metre wide fell	280	301	367	467	476	445	393	467	480
Evaporation from a 50 metre wide fell	—	—	—	318	391	451	354	467	498
Evaporation from a 35 metre wide fell	—	—	—	308	405	442	361	460	496
Evaporation from a 25 metre wide fell	—	—	—	—	323	389	345	382	464
Surface run-off	96	10	114	122	78	72	10	46	38
Run-off coefficient	0.16	0.03	0.7	0.23	0.14	0.12	0.4	0.9	0.6

The data of G. F. Basov and M. N. Grishenko (1963) on the water balance in a clearing and in a glade surrounded with forest in the steppe are listed in Table 15.

The mean annual water balance in the oasis of forest belts is 57.56 mm higher than that in the steppe. A 50-mm increase in infiltration in the forest belt zone as compared with the steppe occurs as a result of the positive effect of the forest on the water permeability of soil, and this figure should be included, together with economic water expenditure (7.62 mm), in the positive balance of water expenditure.

Thus, as a result of the positive effect of the forest belt, we have a positive difference of water amounting to 115.18 mm.

Infiltration in the steppe fluctuated between 24.5 and 37 mm. In water catchments surrounded by forest belts it changes in the following way.

Place	Forestation (%)	Infiltration (%)
Balki	0	61
Ozerki	The upper part only 1-2% of the area	51
Lesnaya	6	61.5
Selectsentrovskaya	18	101.2

One of the important features of forest belts in the Kamennaya Steppe is the effect they have on the regulation (decrease) of the water surface run-off and water absorption which depends on it.

In the field areas, water absorption averaged 59.4 l/m², while in the forested area it amounted to 296-600 l/m². This means that forest belts have a powerful water-absorbing capacity.

Table 16 contains the data on water expenditure on sandy soils in the forest steppe zone (latitude 51°N., longitude 42°E.). The expenditure was measured in forest stands of various ages and types: *Pn. cladinusum* and *Pn. herbosum*.

Unlike loamy soils, sandy soils do not prevent considerable amounts of precipitation from penetrating into deep layers of soil and ground, the water expenditure on surface run-off being rather low.

The distribution of precipitation (in percentages) between elements of the water balance is demonstrated in Figure 6.

In the Archedinskoye Forestry of the Volgogradskaya Oblast (latitude 49°35'N., longitude 44°E.) in the steppe zone, the penetration of spring and autumn precipitation into sandy soils was studied in pine forests of different ages. The results of these observations are shown in Table 17.

The distribution of moisture between various elements of the water balance is represented in Figure 7. It is clear

TABLE 15. Water balance (mm) in the Kamennaya Steppe

Elements of balance	Steppe		Clearing		Glade and forest belt	
INCOME						
<i>Precipitation</i>						
Winter (December to March)	47.0		80.3		88.2	
Summer	387.0		373.3		410.2	
		434.0		453.6		498.4
<i>Water resources in the aeration zone</i>		1 381.1		1 263.4		1 393.4
Total income		1 815.1				1 891.8
EXPENDITURE						
<i>Run-off</i>						
Surface	55.8		29.0		31.9	
Underground	55.0		50.5		55.0	
Infiltration	31.4		74.1		81.4	
Water supply	—		6.03		7.62	
<i>Total evaporation (soil + transpiration)</i>						
From ground-water resources	55.0		71.9		83.8	
From aeration zone	239.7		184.0		209.4	
<i>Retained precipitation</i>						
By tree crowns	—		—		4.8	
By grass cover	50.3		—		—	
By ground litter	—		—		0.74	
Total expenditure		487.2		447.53		506.26
<i>Difference</i>						
Income minus expenditure		1 327.9				1 385.54
Summary:						
Difference in forest belt zone		1 385.54				
Difference in the steppe zone		1 327.9				
Difference		57.64				

TABLE 16. Water balance (mm) in pine forests on sandy soils

Composition of stand	Index	Age	Density	Precipitation	Water expenditure					
					Total evaporation	Water retained by crowns	Evaporation from soil and grass-cover	Transpiration	Surface run-off	Infiltration in spring and autumn
10P	III	60	0.8	521	312	118	55	139	12	197
10P	III	90	0.7	521	297	102	68	127	15	209
10P the second tier of medium density	III	150	0.6	521	317	109	56	152	17	187
10P	II	90	1.0	521	427	136	50	241	18	76
10P	II	90	1.0	521	425	135	60	230	20	76
10P	II	150	0.9	521	415	130	55	231	25	80

TABLE 17. Balance of water (mm) in pine plantations growing on sandy soils in the steppe zone

Composition of stand	Index	Age	Density	Soil	Precipitation	Water expenditure					
						Total evaporation	Water retained by crowns	Evaporation from grass-cover and soil	Transpiration	Surface run-off	Infiltration in spring and autumn
10P	II	12	1.0	Dark grey	375	305	15	50	180	4	66
10P	II	40	0.9	Weakly sandy	375	298	78	50	170	5	72
10P	II	60	0.9	Sandy, with small grain	375	279	73	55	151	6	90

TABLE 18. Balance of water (mm) in fields, pastures, forest belts and oak plantations

No. of catchments	Area of catchments (m ²)	Forestation (%)	Precipitation	Water expenditure							
				Total evaporation	Water retained by crowns	Water evaporated from grass-cover	Transpiration	Surface run-off	Infiltration in spring and autumn	Age of plantations	
2	0.153	4	499	434	4	397	23	65	10	20	
1	0.386	7	497	435	10	376	49	44	18	21	
5	1.127	10	510	462	13	400	49	21	41	24	
3	0.146	96	497	462	77	60	335	7	28	28	
4	0.604	88	504	462	65	88	319	7	35	60	

that the greater part of precipitation is spent on total evaporation and transpiration.

In Derkula of the Luganskaya Oblast (latitude 48°35'N., longitude 38°50'E.) water expenditure was measured in loamy soils, among usual chernozems. The area consists of field and pastures divided by forest belts and large oak plantations.

The data listed in Table 18 show that infiltration increases under the influence of forest plantation.

In the unforested areas, surface run-off and evaporation from grass cover increases. However, total evaporation in the forest is much greater, as compared with the unforested areas. In this respect forest plantations are wasters of moisture in arid areas.

CONCLUSIONS

Forests play different hydrological roles in different climatic and vegetation zones. In the taiga zone, expenditure

on transpiration and evaporation is considerably lower than in the more southerly zones, whereas much more water is spent on surface run-off or infiltration into ground water.

In the southern taiga a greater part of water expenditure goes to evaporation and transpiration. In wet years forests do not suffer so much from excess of water, and in dry years the water supply is insufficient and the infiltration is insignificant.

In the zone of coniferous and broad-leaved forests the evaporation expenditure is considerably higher, while run-off is lower. At the time of most intensive growth in spruce and pine forests, water expenditure is much higher than in the neighbouring fields. In spruce forests infiltration is very low.

In oak forest growing in the forest-steppe zone, at the time of most intensive growth, the total evaporation is the greater portion of precipitation. In the steppe zone, total evaporation in the steppe is much greater than that in the field. Forests here are wasters of water.

Résumé

Cycles des précipitations atmosphériques dans divers types de forêts de zones naturelles de l'URSS (A. A. Molchanov).

On a cru longtemps que les pluies tombant sur les continents provenaient principalement d'un cycle hydrologique interne, c'est-à-dire que l'eau venant initialement de l'océan s'évapore après les premières précipitations et est engagée dans une série répétée de cycles épicontinentaux, où les masses à évaporation intense que sont les forêts et les terres imprégnées jouent le rôle essentiel et sont capables de modifier le climat de vastes territoires dans le sens d'une humidité accrue.

Entre 1950 et 1953, divers auteurs soviétiques (Kashin et Pogosyan; Budyko et Drosdov) ont montré qu'il n'en est rien et que, même pour la partie européenne de l'URSS, la fraction de l'eau d'origine locale dans les précipitations ne dépassait pas 15%.

Le bilan hydrique dans les divers types de forêts est de ce fait utile à connaître, d'autant plus que l'eau est un des facteurs essentiels de leur productivité.

Le territoire européen de l'URSS se prête bien à des études comparatives en raison de la distribution zonale des forêts, depuis la taïga de conifères du nord jusqu'à la forêt-steppe du sud.

Dans des types forestiers divers, pour chacun desquels on a choisi des peuplements différant par l'âge et par la densité, les données suivantes ont été établies (détails techniques dans le texte):

Précipitations à l'air libre (P) et sous couvert forestier (P_c): pluviomètres, le problème de la neige a reçu une attention spéciale;

Écoulement le long des troncs (R_t);

Ruissellement de surface (R); ruissellement de nappe aquifère (R_g): petits barrages, avec jauge, boîtes à flotteur;

Évaporation de surface et transpiration du couvert herbacé (E_{total}): atmomètres, quantité d'eau dans le sol, mesurée tous les 10 cm et additionnée jusqu'à une profondeur de 4-5 mètres (W);

Infiltration (I) de l'eau au-delà de la couche des racines (4-5 mètres): plates-formes d'infiltration.

On peut ainsi déterminer la transpiration (T) du peuplement forestier par la formule:

$$T = W_0 - W_1 + P_c + R_t - E_{total} - R_g - R - I$$

Le bilan hydrique dans les sols forestiers des zones naturelles de l'URSS, ici présenté, résulte de vingt-cinq à trente années d'observations effectuées dans 56 types forestiers, qui diffèrent par la composition floristique, la densité et l'âge et qui sont échelonnés du nord au sud, comme suit: zone des forêts de conifères (taïga); zone des forêts mixtes de feuillus et de conifères; zone des forêts-steppes de feuillus.

La zone des taïgas peut être subdivisée en 3 sous-zones: taïga du nord (tableau 1 et fig. 1), taïga moyenne (tableau 2 et fig. 2), taïga du sud (tableau 3).

Dans les taïgas, le pourcentage d'évaporation totale par rapport aux précipitations est relativement bas et ne dépasse qu'exceptionnellement 70%; le phénomène est particulièrement net dans les taïgas du nord et moyennes; il est dû à une transpiration et à une évaporation du sol réduites; il peut conduire à un engorgement du sol, qu'accompagne nécessairement une diminution de la teneur en oxygène: le fonctionnement des racines en est affecté, ce qui diminue encore la transpiration et produit une baisse de productivité et une "tourbiérisation" de la phytocénose; les *Sphagnum* se développent et la forêt régresse; dans les taïgas du sud, le pourcentage de transpiration, et par là d'évaporation, est plus important, de sorte que lors des années humides les forêts ne souffrent pas tant de l'excès d'eau, et, lors des années sèches, les eaux de précipitations peuvent même être insuffisantes.

Le problème de l'engorgement du sol et du manque d'oxygène est étudié en détail dans le texte.

L'évaporation est liée à un index de sécheresse et à un coefficient de turbulence de l'atmosphère au contact de la biocénose, qui dépend du gradient de température et de la vitesse du vent.

Ces facteurs agissent sur le niveau de la nappe aquifère, qui est très important pour déterminer la productivité de la phytocénose; les cultures et les prairies ont un rendement réduit si le niveau de la nappe s'élève jusqu'à 25 cm de la surface du sol (tableau 5).

En ce qui concerne les forêts d'épicéa, le tableau 6 donne leur bilan hydrique comparé dans des années sèches et dans des années humides; une partie importante de l'évaporation totale (36% pour les années humides, 34% pour les années sèches) est due à l'interception par les couronnes des arbres.

Les troncs ont une productivité en bois qui dépend fortement du niveau de la nappe aquifère.

Le ruissellement diminue fortement avec l'âge de la forêt; fluctuant avec l'humidité de l'année dans les forêts jeunes, il se stabilise à une valeur basse dans les forêts âgées (tableau 6).

La zone des forêts mixtes de conifères et de feuillus est caractérisée par un pourcentage d'évaporation plus important. Le bilan hydrique comparé de 5 types de pinèdes toutes âgées de soixante-cinq ans (tableau 8) montre que l'évaporation dépasse, en général, 80% des précipitations; seul le type le plus sec (pinède à hypnacées), où l'infiltration est importante, a un pourcentage d'évaporation de l'ordre de 70%.

La productivité de ces pinèdes dépend largement du niveau de la nappe aquifère et du contenu en oxygène du sol (tableau 10).

Sécheresse ou humidité excessive ne favorisent pas une productivité optimale.

Les pessières ont un pourcentage d'évaporation encore plus important (80-90%).

Le bilan hydrique varie avec l'âge; les tableaux 10 et 11, et les figures 3 et 4, qui représentent cette variation, permettent en outre une comparaison entre les forêts d'épicéa et celles de pin.

Dans la zone considérée, l'évaporation est donc très forte; le ruissellement est faible. Au moment de la croissance la plus intensive des forêts de *Picea* et de *Pinus*, la consommation en eau est beaucoup plus élevée que dans les champs voisins. Dans les forêts d'épicéa l'infiltration est très faible.

Dans la zone des forêts-steppes, 6 types de forêts caducifoliées, à *Quercus*, *Fraxinus*, *Tilia*, sur sols limoneux, ont été étudiés, dont les bilans hydriques, pour des forêts de deux cent vingt ans, sont représentés au tableau 12. La transpiration est importante, et l'évaporation atteint 90% des précipitations. Pour un même type forestier, le bilan varie avec l'âge, et le tableau 13 montre cette variation pour 7 peuplements de frênes (*Fraxinus*) de l'association *Querceto-Fraxineto-Aegopodiosum*, s'éta-

geant entre quinze et cent ans; le maximum de transpiration (et évaporation totale) est atteint entre quarante et soixante ans.

Il est intéressant de comparer ces forêts caducifoliées des sols limoneux aux pinèdes sur sable établies dans la même zone (tableau 16). Les figures 5 et 6 montrent les grandes différences dans les bilans hydriques: à âge égal la forêt de *Fraxinus* sur limon a un pourcentage de transpiration et d'évaporation beaucoup plus élevé que la pinède sur sable, où, par contre, l'infiltration et l'interception sont beaucoup plus importantes.

Dans la zone des steppes, les forêts étudiées comportent des pinèdes sur sable, des ceintures pare-vent et des plantations de chêne.

Le bilan hydrique comparé des steppes et des forêts plantées (tableau 18) montre une évaporation totale légèrement plus grande chez ces dernières – dans la steppe de Kamennaya (tableau 15), l'évaporation totale est la même pour les deux formations – combinée à une infiltration également plus grande (action positive de la forêt sur la perméabilité du sol).

Ici, donc, les forêts gaspillent l'eau.

Bibliography / Bibliographie

BRÜCKNER, E. 1890. *Klimaschwankungen seit 1700*. Wien.

BUDYKO, M. I.; DROZDOV, O. A. 1950. O vlogooborote na ogranichennoi territorii sushii [The cycle of water on a limited land surface]. *Sbornik "Voprosy gidrometeorologicheskoi effektivnosti polezskhitnogo lesoraz vedeniya"*, Gidrometizdat.

FEDOROV, S. F. 1957. Isparenie v usloviyakh lesa [Evaporation in forests]. *Trudy Gosudarstvennogo gidrologicheskogo instituta*, no. 59.

KASHIN, K. I.; POGOSYAN, K. P. 1950. O vlogooborote v atmosfere [Moisture circulation in the atmosphere]. *Meteorologiya i gidrologiya*, no. 2.

VASYLIEN, I. S. 1949. K metodike opredeleniya velichiny ispareniiya spockry [Methods of determining the amounts of evaporation from soil]. *Meteorologiya i gidrologiya*, no. 5.

Discussion on the climatope / Discussion sur le climatope

The complete absence of discussions on papers concerning the climatope shows that there exists a large gap between bioclimatologists (very few of them took part in the symposium, and climatology was not one of their main fields of interest) and the other categories of biologists and ecologists who study the biocenosis at all levels.

L'absence complète de discussion au sujet des communications sur le climatope montre qu'il existe un hiatus profond entre les bioclimatologistes (très peu représentés au colloque, dont la climatologie n'était pas un des sujets principaux) et les autres catégories de biologistes et d'écologistes étudiant la biocénose à tous les niveaux.

The phenological viewpoint in productivity studies

H. Lieth

Department of Botany, University of North Carolina
Chapel Hill, N.C. 27514 (United States of America)

CONTENTS

Introduction
Terminology
Presentation of results
The benchmark system
Remote sensing
Phenospectrum analyses, quantification, phenometry
Educational aspects
Pertinent literature
Résumé
Discussion
Bibliography/Bibliographie

INTRODUCTION

Phenology is generally described as the art of observing the phases of the life cycle or the activities of plants and animals as they occur through the year. By doing so, we can superimpose a phenological calendar on the astro-nomic or civil calendar so that the seasons of the year are not marked by calendar dates, but rather by dated groups of phenological events. These events are much more adequate for showing the changing times of seasonal sequences in the vegetation. This was the viewpoint of the scientists in the temperate zone, where it is understood that the year has four seasons, and that most of the observations of the life cycle of the higher plants or animals can be related in one way or another to seasonal changes in the physical environment.

Phenological observations have been, and are still being made for a variety of reasons. It is *not* our intention here to give a full account of the utilization of phenological studies. For this purpose, we must refer to the pertinent literature that is partly cited at the end of this paper, which should enable interested workers to inform themselves of the progress of phenology in their own areas. This literature and the recent partial review by the author (Lieth, 1969) may serve to introduce the reader to the various aspects of ecology.

For all our IBP studies, where we measure the increase, turnover, and/or decrease of matter and energy in their time sequence, we need the appropriate date for the beginning and the end of a growing season—if any rest period exists. We need such information for our intensive study sites, and a selected portion of the events in their geographic time pattern for comparisons. All this is phenology or phenometry, whether we call it so or not. It is wise, therefore, to utilize the many important contributions, experiences, and concepts of previous phenological work.

In this respect we distinguish two different approaches in phenological work. In the first, average calendar dates

are established for specific phenological events: this process is called benchmarking. The second indicates the quantitative development of plants and animals throughout the seasons, and is called phenometry. As we would like to show here, with the help of a few examples, both approaches have great value in productivity studies. As a matter of fact, we believe the phenological concept in world-wide productivity evaluation to be so important that we would like to suggest that phenology be made a separate theme group within the IBP/PT section. Before we start to elaborate some of the results and possibilities, we would like to explain a few terms as they are used in phenological work today (see Fig. 1).

TERMINOLOGY

Each distinguishable phase within the life cycle of a species is called a *phenophase*. For their observations phenologists select the beginning or the end of phenophases of plants in which changes occur in a very short

time. Galoux and co-workers (1967) have recently used the term in a slightly different way. They take the entire community as a unit and describe the seasonal changes as phenophases. Although from a community ecological point of view this might be a legitimate use of the term, it probably would be better to suggest the use of the term *phenological season*, especially since Galoux's viewpoint utilizes several combined phenological observations which are normally distinguished under separate terms.

The way in which the entire sequence of phenophases occurs around the year is called the *phenodynamic*.

The accounting for the percentage or straight number of individuals of one species or number of species in a community entering a given phenophase allows us to draw *phenograms*.

The elaboration of the phenodynamic for all species in one community and their presentation in one comparative table is called the *phenological spectrum*.

The cartographic evaluation of phenological observations is usually done by drawing lines through geographic locations entering the same phenophase at the same time.

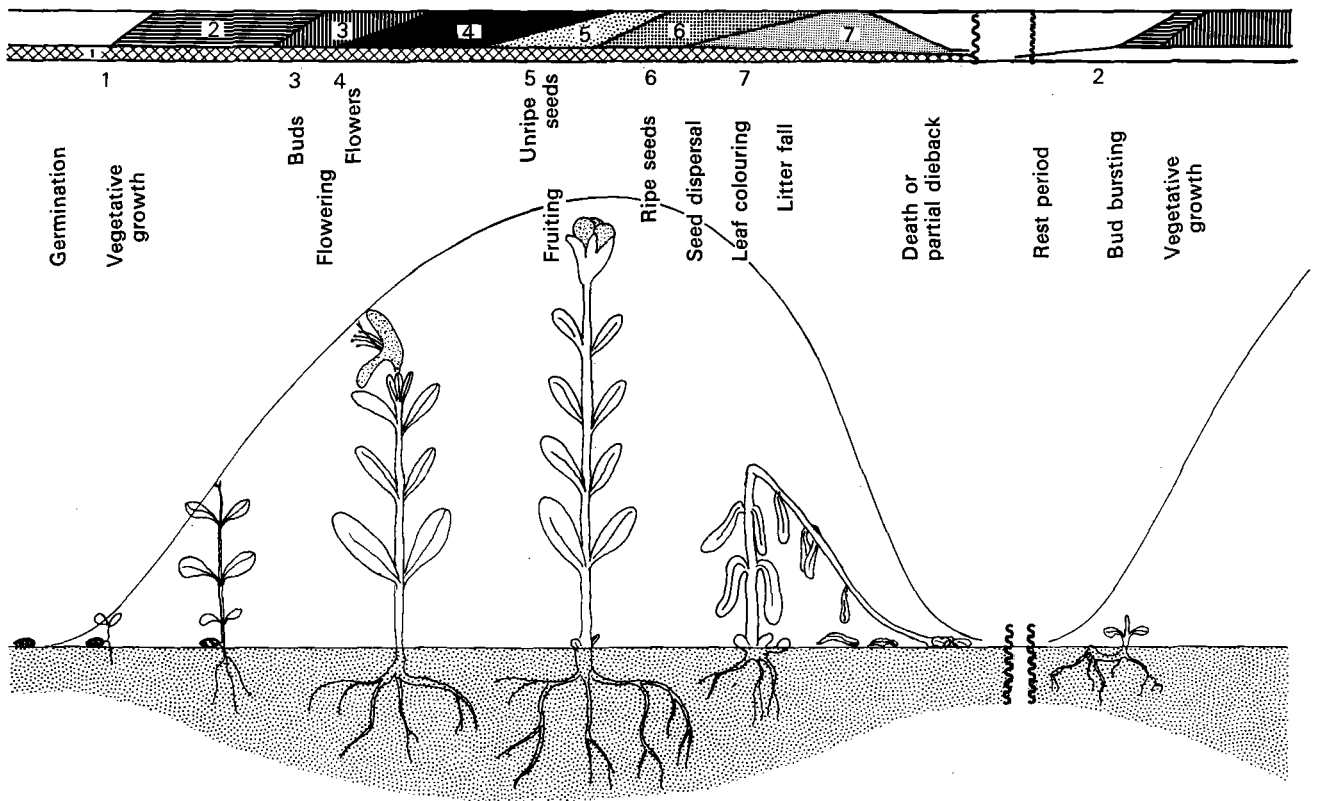


FIG. 1. The life cycle of a perennial herbaceous plant and the presentation of observations and measurements in phenological work. A selection of phases during growth and development (phenophases) is sketched. The patterned strip above the sketches demonstrates one form of standardized presentation of phenological observations (phenodynamic strip). The numbers in the patterns refer to the numbered phenophases below the strip. It is sometimes advisable to divide the strip into 3 rows—vegetative, flowers, and fruit—in order to distinguish more phases for one species (see Fig. 4). The curve drawn above the sketches shows the total dry matter accumulation during the vegetation period. This represents the phenometric approach, which is further explained in Figure 7.

These lines are referred to as *isophenes* (as in Figs. 3 and 8). Some isophenes have been given special names when it seemed appropriate. For instance, the arrival dates of migrating birds are called isopteses in their geographical evaluation.

The investigation of the quantitative changes within one phenophase (either size or weight data are collected) is called *phenometry*. This is demonstrated in Figure 1 by the curve that shows the fluctuation in living dry matter throughout the vegetation period. In phenometric studies, we divide the total dry matter into several portions (leaves, stem, root, flower, fruit) which often coincide with plant parts for which we distinguish different phenophases, or we measure other criteria quantitatively, like chlorophyll and leaf area index.

PRESENTATION OF RESULTS

Phenological information is presented in various forms, depending on the objective. If it is presented other than in a narrative form, the presentation is highly formalized. Such formalized expression of results can be found:

- for single locations and single plants or species or populations, in the form of tables or graphs covering one or more years;
- for plant communities or biocoenoses, in the form of tables or graphs for each member for the entire year;
- for special comparisons, in the form of phenological profiles for single species or phenologically identifiable seasons;
- for comparisons over larger areas, single phenological events or combined extrapolations of several phenological characters in phenological simultaneous maps of various types.

The following figures give some examples of the forms of presentation.

Figure 2 shows phenograms of the flowering times of all higher plants in various communities of the southeastern United States, drawn after data from Harper (1906). Such diagrams are useful for evaluating the food sources available to pollen and nectar feeding insects.

Figure 3 represents the evaluation of a benchmark network reporting the arrival time of the common swallow throughout Europe. This is the most commonly used form of network summary. The cited pertinent literature contains many more examples.

The centre of Figure 4 depicts a part of the phenological spectra of forests in Poland and North Carolina. This form of presentation is useful for the interpretation of results from intensive study sites. A variety of other forms and symbols have been used to present phenological spectra, but the form of the presentation is less important than the continuation of such studies and the conversion of the phenological spectra into biomass development spectra.

Some other forms for the presentation of results will be demonstrated in the following chapters.

THE BENCHMARK SYSTEM

In many countries the meteorological or agricultural services have a network of stations reporting certain phenophases of selected plants. The plants are either suitable varieties of cultivated plants or appropriate

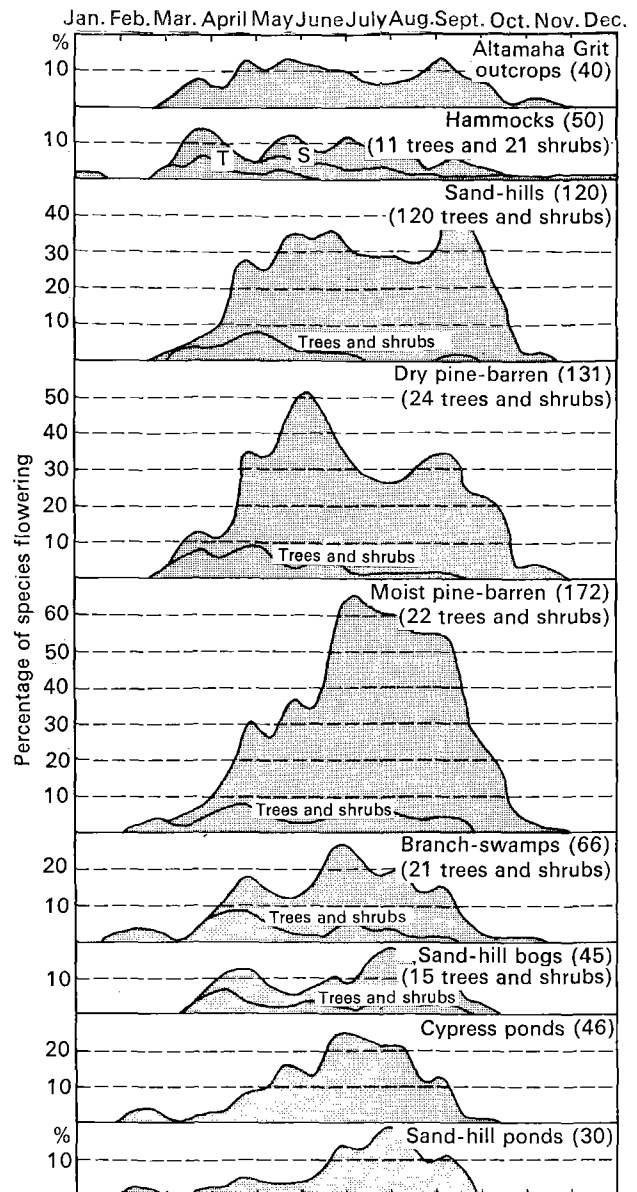


FIG. 2. Phenograms for the flowerings phase of several plant communities in the Altamaha Grit (Georgia and Carolinas, United States) constructed from data collected by Harper (1906). This figure permits comparison between the spring-fall bimodal curve of dry lands with the strongly pronounced summer maximum of wet-land communities. Values in parentheses denote the number of species comprising each phenogram.

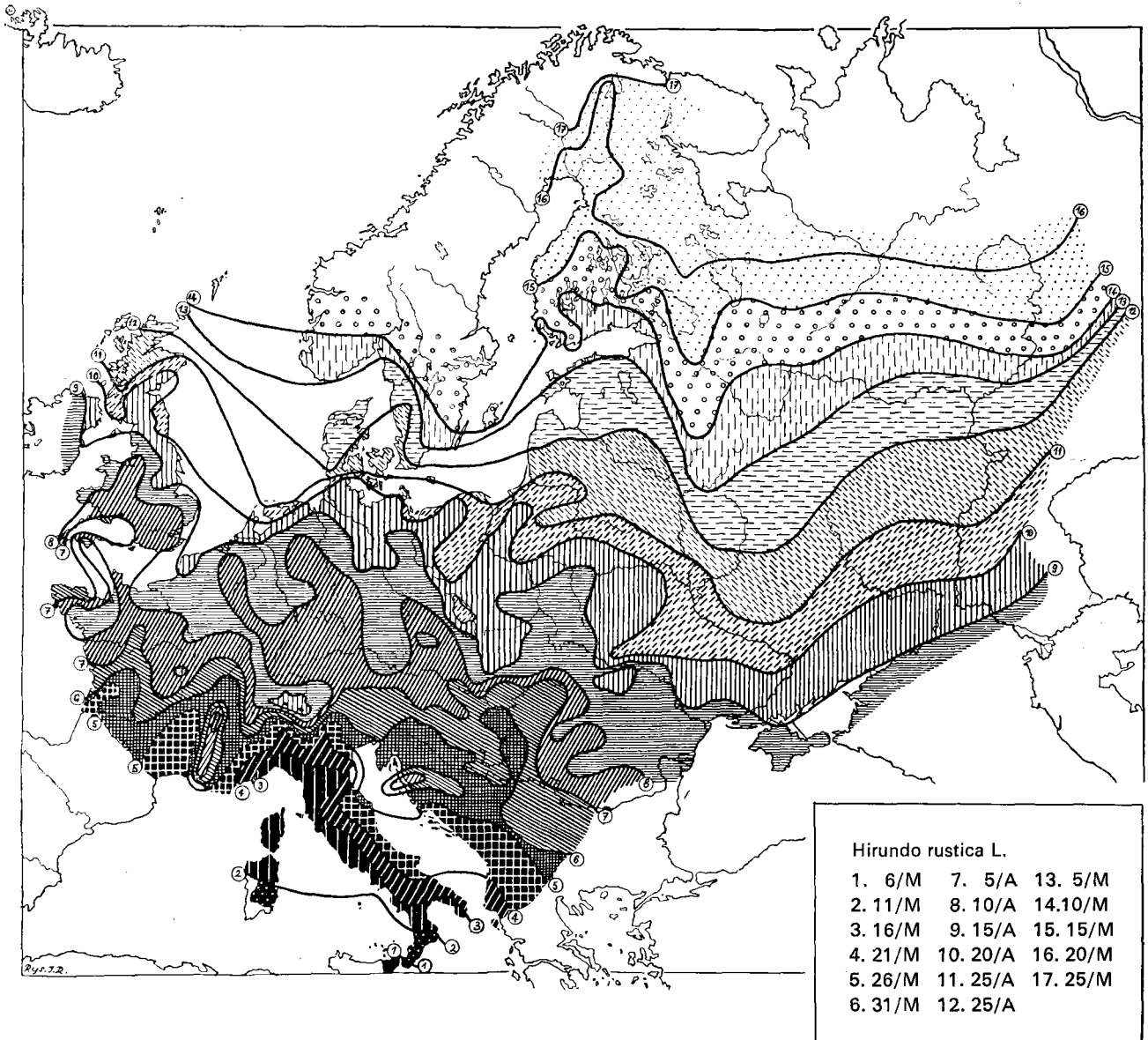


FIG. 3. The cartographic presentation of isophenes. The arrival dates of a migratory bird (isopipteses) are mapped. The elaboration of such maps is demonstrated in Figure 8. These maps are useful for the evaluation of species activity/environment relations as well as for long-distance linkage between biomes. (After Sliwinsky 1938, taken from Kuehnelt 1965.)

herbs or shrubs selected from the natural flora. An attempt is usually made to get a genetically homogeneous material. All the selected plants grow side by side in a phenological garden, usually close to a standard weather station. More information can be found in Schnelle (1955), Wang (1963, 1968), Beidemann (1960), and a series of recent publications, by Volkert and Schnelle (1966 ff), and Caprio (1966).

The plan of establishing an international system of phenological gardens was proposed several years ago by

members of WMO. This attempt, however, resulted only in the free co-operation of a number of European countries. The main reason for the limited success so far is the different structure of the weather services in the various countries around the world and the lack of plants that have a world-wide distribution. The IBP/PT programme can be of great help in the elaboration of a global phenological network by bringing together groups of scientists who are interested in phenological observations. We can also elaborate close to our sites the most

suitable set of plants to be included in a world-wide benchmark system. The shrubs and trees which are at present listed for inclusion in international phenological gardens barely survive south of about 40° latitude. Complete new plant lists must be elaborated with overlapping ranges, so that the important seasonal aspects of biospheric activity can be correlated. Furthermore, animals ought to be included as well as plants. Figure 4 shows how different species at different locations can be utilized for the same objective.

The development of *Acer rubrum* and *Liriodendron tulipifera* from North Carolina and *Acer Pseudoplatanus* and *Fagus silvatica* are compared with some climatic

features of each region. The comparison of phenological events with climatic features shows that these can easily be correlated. The comparison in Fig. 4 is limited only by the fact that average conditions for the climatic properties are compared with one season's phenological observation. Long-term observations are still lacking in both places, but have been done for many other plants and stations. Schnelle (1955) has evaluated some of these to the extent that we can use phenological information to determine the vegetation period, one of the most promising methods of extrapolating the potential productivity of any part of the world (see Lieth, 1965, 1970).

The elaboration of phenological maps largely depends on a well-developed network of observers, at least until a reliable remote-sensing device can be established. Since the first testing of such a remote-sensing system requires a well-established network of ground observers, we definitely need to organize such a network.

Quick evaluation of the recorded data of a large observation network requires either a considerable number of people or the help of computers. It is therefore no wonder that in this age of increasing manpower shortage the industrialized countries of the northern hemisphere are developing computer programmes to evaluate the data recorded by the observers. The Deutscher Wetterdienst (West German weather service) already has its network largely computerized, and we are doing the same in North Carolina while we are establishing the observer network itself.

The use of computers requires a strict formalistic reporting system. The field recording sheets are therefore elaborated in a form that can easily be transferred to computer cards and can subsequently be processed. Figure 5 shows an example that is in use in the West German weather service. This design can be followed in part for a world-wide network, but it needs a number of adjustments and additions.

Once this evaluation is done it is possible to draw the maps with plotters. The use of plotters for mapping programmes has been successful enough to predict their use in the near future for phenological mapping.

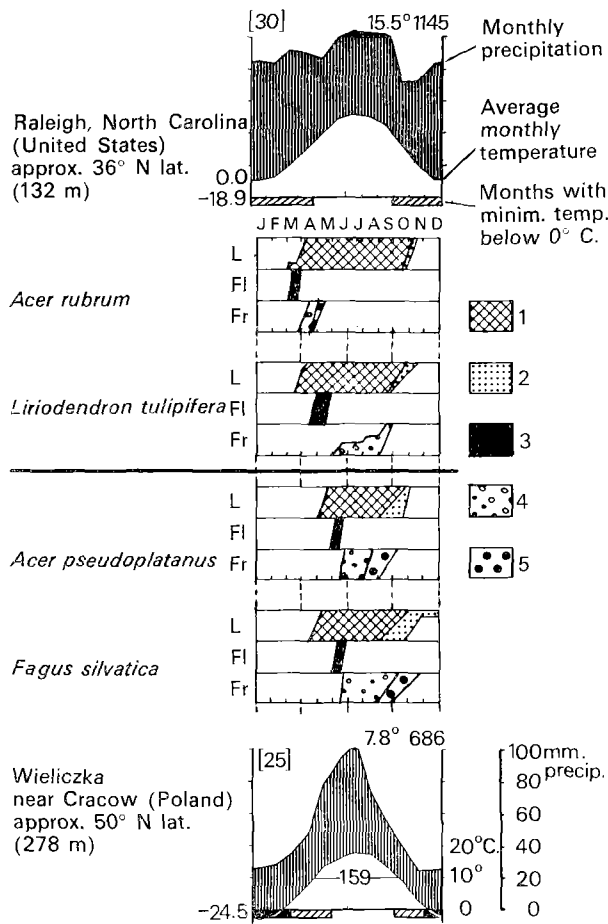


FIG. 4. The phenological comparison of two different regions together with the comparison of the development of some important species with climatic features at each location. The phenodynamic strips show how two species from each location operate. The species occupy similar ecological niches in either community. The plants in North Carolina start one to two months earlier each year and end slightly later. Data from North Carolina are taken from Lieth and Courtney (1970); data from Poland were taken from Kazmierczakowa (1967). The climate diagrams are from Walter and Lieth (1961-67).

REMOTE SENSING

The fate of existing or newly established larger networks of phenological observers will depend mostly on the success of remote-sensing systems. If it were possible to get the meaningful seasonal changes in the vegetation reported in a manner similar to that in which satellites report changes in cloud patterns, this would certainly be the easiest means of continuous data gathering. At the moment, remote sensing uses multi-channel cameras in the wavelength range from visible light to radar. These methods are now being used in trials aboard aircraft. Before their application to satellites is feasible, considerable improvement of the resolution is necessary, as well

Deutscher Wetterdienst

II. Phänologischer Meldebogen für Sommer und Herbst 1969

Bei Anschriftänderung bitte Berichtigung vornehmen!					Rücksendung bitte bis spätestens 30. November				
Abs.: Deutscher Wetterdienst, Zentralamt, 6050 Offenbach 1					Bitte in den auszufüllenden Pflanzen-Spalten nur Sortenname und Eintrittstag eintragen; sonst nichts einschreiben! Alle Eintrittstage bitte nur als Jahrestagszahlen eintragen!				
Landwirtschaftliche Kulturpflanzen (Fortsetzung)									
Pflanzenart		Sorte		Phase	Sp.	Eintrittstag			
Sommergerste				E	74-76				
Sommergerste				V	77-79				
Winterroggen				G	17-19				
Winterroggen				E	20-22				
Winterroggen				V	23-25				
Winterroggen				Bst	26-28				
Winterroggen				Au	29-31				
Winterweizen				G	32-34				
Winterweizen				E	35-37				
Winterweizen				V	38-40				
Winterweizen				Bst	41-43				
Winterweizen				Au	44-46				
Hafer				G	47-49				
Hafer				E	50-52				
Hafer				V	53-55				
Futtermübe				E	56-58				
Zuckerrüben				E	59-61				
Obst									
Pflanzenart		Sorte		Phase	Sp.	Eintrittstag			
Johannisbeeren				f	62-64				
Stachelbeeren				f	65-67				
Süßkirschen (früh)				f	68-70				
Süßkirschen (spät)				f	71-73				
Sauerkirschen				f	74-76				
Pflaumen (früh)				f	77-79				
Pflaumen (spät)				f	17-19				
Birnen (früh)				f	20-22				
Birnen (spät)				f	23-25				
Apfel (früh)				f	26-28				
Apfel (mittel)				f	29-31				
Apfel (spät)				f	32-34				
gelocht:				geprüft:					

Wildwachsende Pflanzen				
Pflanzenart		Phase	Sp.	Eintrittstag
Sommerlinde, Großblättrige Linde		b	17-19	
Heidekraut		b	20-22	
Herbstzeitlose		b	23-25	
Holunder (Schwarzer Holunder)		f	26-28	
Roßkastanie		f	29-31	
Roßkastanie		LV	32-34	
Rotbuche		f	35-37	
Rotbuche		LV	38-40	
Stieleiche, Sommereiche		f	41-43	
Stieleiche, Sommereiche		LV	44-46	
Weißbirke		LV	47-49	

Landwirtschaftliche Kulturpflanzen									
Pflanzenart		Sorte		Phase	Sp.	Eintrittstag			
Spätkartoffeln				b	50-52				
Spätkartoffeln				E	53-55				
Wintergerste				G	56-58				
Wintergerste				E	59-61				
Wintergerste				V	62-64				
Wintergerste				Bst	65-67				
Wintergerste				Au	68-70				
Sommergerste				G	71-73				

FIG. 5. Check sheet No. 2 for phenological observers programmed for easy card punching as used by the Deutscher Wetterdienst. The sheet requests information about a variety of phenophases from wildflowers, trees, crops and various fruit trees and shrubs. The

Erklärung der Abkürzungen für die Phasen:

- Au = Aufgang
- b = erste Blüten offen, Beginn der Blüte
- BF = Blattfall, Laubfall
- Bst = Beginn der Bestellung, Beginn der Aussaat
- E = Beginn der Ernte (bei Getreide mit Sense, einfacher Maschine oder Mahbinder)
- EM = Beginn der Ernte mit Mährescher
- f = erste Früchte reif, Frucht reife
- G = Gelbreife
- J = Johannistrieb
- LV = Laubverfärbung
- S = Schnitt des Silo-Maises
- V = Vollreife

Bemerkungen nur über besondere Witterungserscheinungen und deren Einflüsse auf die Pflanzenentwicklung:

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

Wildwachsende Pflanzen				Landwirtschaftliche Kulturpflanzen (Fortsetzung)				
Pflanzenart	Phase	Eintrittstag		Pflanzenart	Sorte	Phase	Eintrittstag	
Winterlinde, Kleinblättrige Linde	b			Winterweizen		EM		
Stieleiche, Sommereiche	J			Hafer		EM		
Heckenrose, Hundsrose, Heiderose	f			Silo-Mais		S		
Eberesche, Vogelbeere	f			Grünpflück-Erbse		E		
Landwirtschaftliche Kulturpflanzen				Grünpflück-Bohnen		E		
				Tomaten		E		
Frühkartoffeln, vorgekeimt	E			Weißkohl (späte Sorten)		E		
Frühkartoffeln, nicht vorgekeimt	E			Ende des Weideganges				
Winterraps	E			Obst				
Winterraps	Bst							
Winterraps	Au			Erdbeeren (früh)		f		
Rotklee, Beginn des Grummetschnitts (Ohmschnitts)				Himbeeren		f		
Luzerne, Beginn des Grummetschnitts (Ohmschnitts)				Brombeeren		f		
Wiese, Beginn des Grummetschnitts (Ohmschnitts)				Weinreben		Beginn d allg Lese		
Sommerweizen	G			Weinreben		Beginn d allg Lese		
Sommerweizen	E			Weinreben		Beginn d allg Lese		
Sommerweizen	V			Weinreben		Beginn d allg Lese		
Sommerweizen	EM			Weinreben		BF		
Wintergerste	EM			Weinreben		BF		
Sommergerste	EM			Weinreben		BF		
Winterroggen	EM			Weinreben		BF		

first sixteen columns contain card and station identifying statements. The numerical data from the observers are punched on consecutive cards in columns 17-79. All dates are entered as number of days after beginning of the current calendar year.

as a better interpretation of the pictures. However, the preliminary results are encouraging and justify a major effort.

**PHENOSPECTRUM ANALYSES,
QUANTIFICATION, PHENOMETRY**

Besides the determination of the growing season, it is most important for productivity studies to know how the individual phenophases are related to each other and to environmental changes. In most cases, the elaboration of a phenological spectrum gives us the first understanding of which species are complementary to, or in competition with each other. Compare, e.g., Figure 2 with respect to pollinating insects or Figure 4 with respect to leaf development. Obvious examples of the importance of phenophase studies in plants are the development of the herbaceous understory of temperate deciduous forests during early spring, where two different sets of species complement each other in their growing periods, and the seasonal development of farmed meadows. With the development of animals, it is even more obvious that the various phenophases have to be in phase with the development of their host plants. Separation in time is very often as strict and effective as separation in space. The birth times of gazelles in the Cairo Zoo are examples that show close correlation to the rainy season, which in turn rules the development of food in their country of origin (Fig. 6).

Although phenological observations do not yet give us quantitative information, they should be undertaken conceptually in order to plan the timing for quantitative data collecting. This is called phenometry, or in certain aspects, growth analysis. Long before the term phenometry was known, physiologists and crop scientists applied the method for different purposes. Phenometry is the quantitative analysis of the life cycle of a plant or of certain interesting phenophases and their correlation to environmental influences. If we minimize the variations in environment and study the growth of the plants quantitatively, we call this growth analysis. Phenometry and growth analysis are essentially the same thing; only the goals are slightly different. Growth analysis is mainly

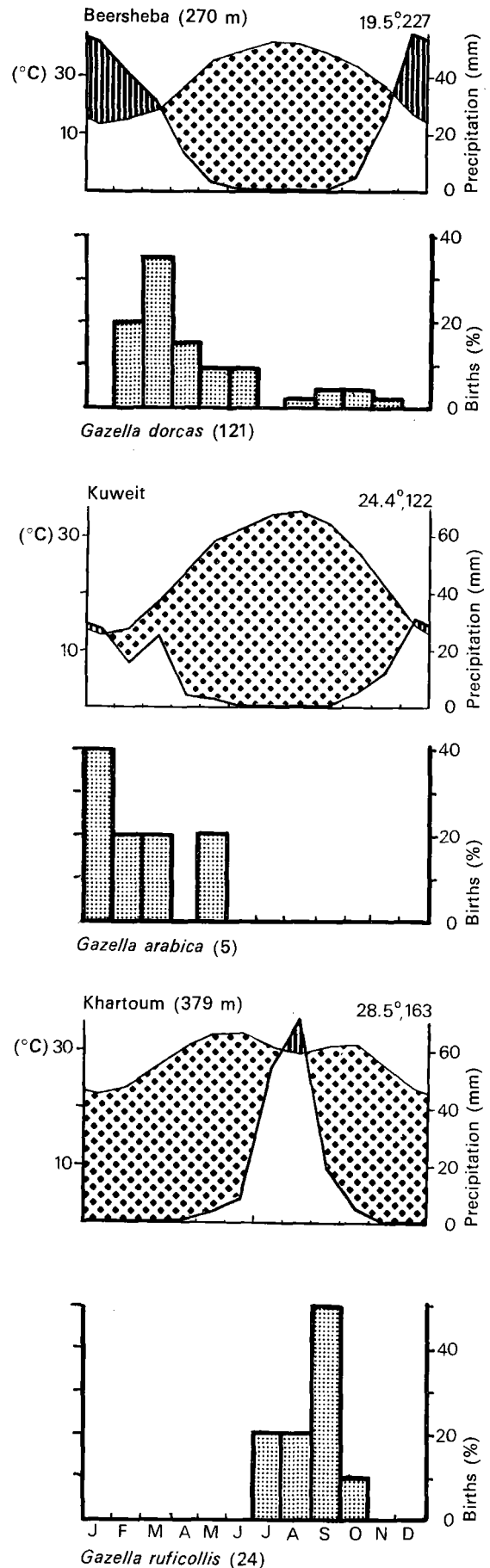


FIG. 6. The relation between phenophases of producers and consumers, i.e., the birth time of gazelle fawns in the Cairo Zoo in relation to the rainy season of their native country. The abscissa is demarcated in months; the ordinate axis for gazelle birth is percentage of total births (in parentheses), while each division on the climate diagram represents 10°C in mean monthly temperature or 20 mm of rainfall. The heavier line is the rainfall distribution curve; the thinner line is the monthly mean temperature. Dotted areas indicate dry seasons; hatched areas mark humid seasons of the year. Mean annual temperature (°C) and cumulative precipitation are indicated in the upper right of each figure (data for gazelles after Flower 1942); climate diagrams from Walter and Lieth, 1961-67.

concerned with physiological processes as plant properties; phenometry searches for environmental relationships, trying to use plant growth as a microclimatic indicator.

Analysis of growth can best be undertaken under a controlled environment (see Went, 1957 and Evans, ed., 1963). The growth chamber allows us to study plant growth and development under well-defined conditions, and to analyse the various environmental impacts one by one for each single plant. But what we are faced with in analysis of the growth characteristics in a community is the variability of growth for many species and different growth habits under varying environmental conditions. Under such conditions a phenometric approach is the only solution, especially since we must know the biomass development in time as well as the accurate amount.

The intermediate stage of such an investigation is the field experiment in which we cultivate plants and investigate the development of one single species under the natural variation of the climate. These measurements have been done regularly for many years. For example, Monsi, Blackman, and their collaborators have undertaken many growth analysis studies (see Blackman and Black, 1959, Monsi and Sacki, 1953, and Monsi, 1960). The current agricultural and ecological literature also contains numerous growth analyses. Figure 7 shows the development of sunflowers in a field experiment in Hohenheim. The total dry matter is studied in portions that coincide with phenophases. This form of analysis allows us to develop quantitative mathematical models.

Each individual component of a plant community can be studied in the same manner. We can then replace the wedge-shaped symbols of phenological spectra with growth and development curves. If we investigate at least the most important parts of a given community in the same way, we get the most appropriate quantitative information needed in food chain studies.

If we summarize what we found necessary to include in phenological studies and what information we gain from such studies, we see that phenological work leads to a very intensive form of resource management. Let us compare the following two tables. Table 1 summarizes all parameters, biotic and abiotic, to be included in phenological studies.

TABLE 1. The most important parameters to include in phenological studies.

1. For the physical environment

- (a) Light conditions, including intensity, photoperiod, and to a lesser extent, spectral composition.
- (b) Temperature, daily fluctuations, annual course, maximum and minimum, late and early frosts.
- (c) Water conditions, including rainfall patterns, vapour pressure deficit, and soil moisture available.
- (d) Nutrient level changes, mineral nutrients as well as CO₂ and other qualities of air and soil in so far as they may become locally important.

2. For plants

- (a) All life cycle phases (phenophases)
 - Germination and/or bud bursting
 - Leaf development
 - Flowering time
 - Fruiting time
 - Fruit or seed dispersal
 - Plant or leaf death, litter fall.
- (b) Some of the phenophases must be studied phenometrically, like the development of the photosynthetic active surface (leaf area index) or the development of chlorophyll. In regions or communities where the photosynthetic surface does not change so drastically, surface area studies must be replaced by investigations of the photosynthetic activity. The accumulation of dry matter subdivided into portions important for animals and other consumers that are parts of the entire biosynthesis, and finally all possible subdivisions in terms of energy values should also be studied. More physiological characters need to be included in future phenological studies, rather than using only morphological or behavioural characters.

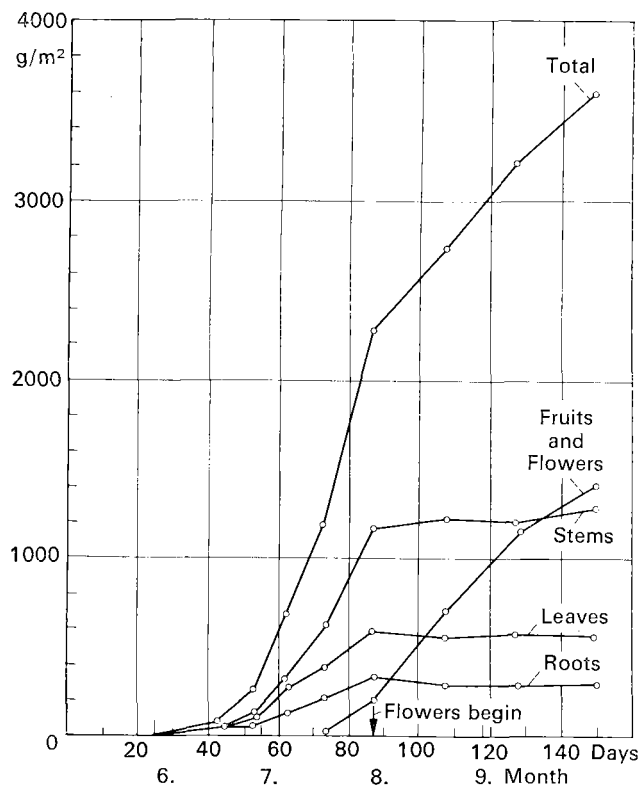


FIG. 7. A growth analysis study of sunflowers in Hohenheim, Federal Republic of Germany (after Kreh, 1965). Total dry matter accumulation is divided into plant parts which partly correspond with phenophases (leaves, flowers and fruits). Such data are the basis for many production studies. The abscissa denotes the number of days after sowing; the beginning of each calendar month of 1965 and opening of the first sunflower head are indicated. The ordinate axis gives dry weight in g/m². Sunflowers were planted at a density of plants per m².

3. For animals

- (a) All life cycle phases, starting with birth, egg hatching, arrival at the biocenosis, growth and development, mating, and finally disappearing from the biocenosis by migration, resting, or death.
- (b) Feeding times and habits.

Not every phenological observer can include all these studies, but a selection of them is certainly possible, especially if the observation points are located near meteorological stations. The following table summarizes the information we gain, especially with regard to productivity and turnover studies.

TABLE 2. Information from phenological work helpful in productivity studies

1. Concerning the vegetation
 - (a) Endurance of growing period or vegetation period.
 - (b) Absolute length of each life cycle phase (phenophase) and the phenophases of each species in relation to others.
 - (c) Appropriate bases for the calculation of ecological efficiencies.
 - (d) Quantitative data from the growth and development of each plant species.
 - (e) Quantitative patterns of the turnover of biomass throughout the year.
2. Concerning the fauna
 - (a) Migration patterns of various animals.
 - (b) Quantitative data about the development of populations in time and space.
 - (c) Relations of population growth to food source development.
3. Concerning the environment
 - (a) Evidence for macroclimatic effects.
 - (b) Evidence for microclimatic effects.
 - (c) Environmental factors resulting from combined effectiveness of climate and soil.
4. Combined biospheric/environment information
 - (a) Phenological maps.
 - (b) Phenological profiles.
 - (c) Relations between various phenological events and environmental facts.

The two tables demonstrate clearly how similar are the goals of phenological analyses and ecosystems analyses.

EDUCATIONAL ASPECTS

Besides the very detailed information one can gain from phenologically conducted ecological analyses, the concept has one other strong point. It will help us to educate a great number of people in the near future in the wise utilization of their environment. This education can be started at the high school level (see Popow, 1950). The protection of the natural environment must become a part of the good manners of each individual. This is only possible if everyone understands the interdependence of all living organisms, especially if one of them becomes as predominant as man. An excellent way to demonstrate this is through a phenological study. We had the first successful experience with the elaboration of flowering maps for *Cornus florida* and *Cercis canadensis* in North Carolina in 1970. Many high schools and garden clubs have volunteered co-operation in the development of these maps. Figure 8 shows the result.

The joint elaboration of a phenospectrum for plants and animals gives the best guarantee for the understanding of our environment. One of the goals of IBP is to disseminate the understanding of ecological principles among all men. Since phenological studies are so clearly appropriate to achieve such a goal, they should become a theme sub-programme of the PT section of IBP.

PERTINENT LITERATURE

Phenology has received widespread recognition in almost all countries of the world, at least for short periods in the recent past. Therefore, the most useful service that this paper can provide is to present a selection of papers and summaries through which contacts can be made in each region of the world. With this in mind, in the bibliography we have selected titles from a variety of languages and regions. Only papers after 1920 are included, since older literature can be found in the bibliographies of the cited papers. The literature cited in this paper is marked with an asterisk (*).

Résumé

Les aspects phénologiques dans les recherches sur la productivité (A. Lieth).

Les recherches sur la productivité du tapis végétal à l'échelle planétaire impliquent un réseau d'observations phénologiques. En réalité, de telles observations sont faites depuis longtemps dans un certain nombre d'instituts météorologiques. Néanmoins, des recherches sur la productivité primaire exigent des données précises et bien

appropriées, comme par exemple le début et la fin de la saison de végétation.

Deux méthodes peuvent être utilisées: la première consiste à établir, au cours d'une année par exemple, une série de cartes échelonnées dans le temps, donnant une phase phénologique déterminée pour une espèce vivante; la seconde méthode consiste à observer, en un lieu précis, le développement quantitatif d'espèces animales ou végétales à travers le temps (phénométrie).

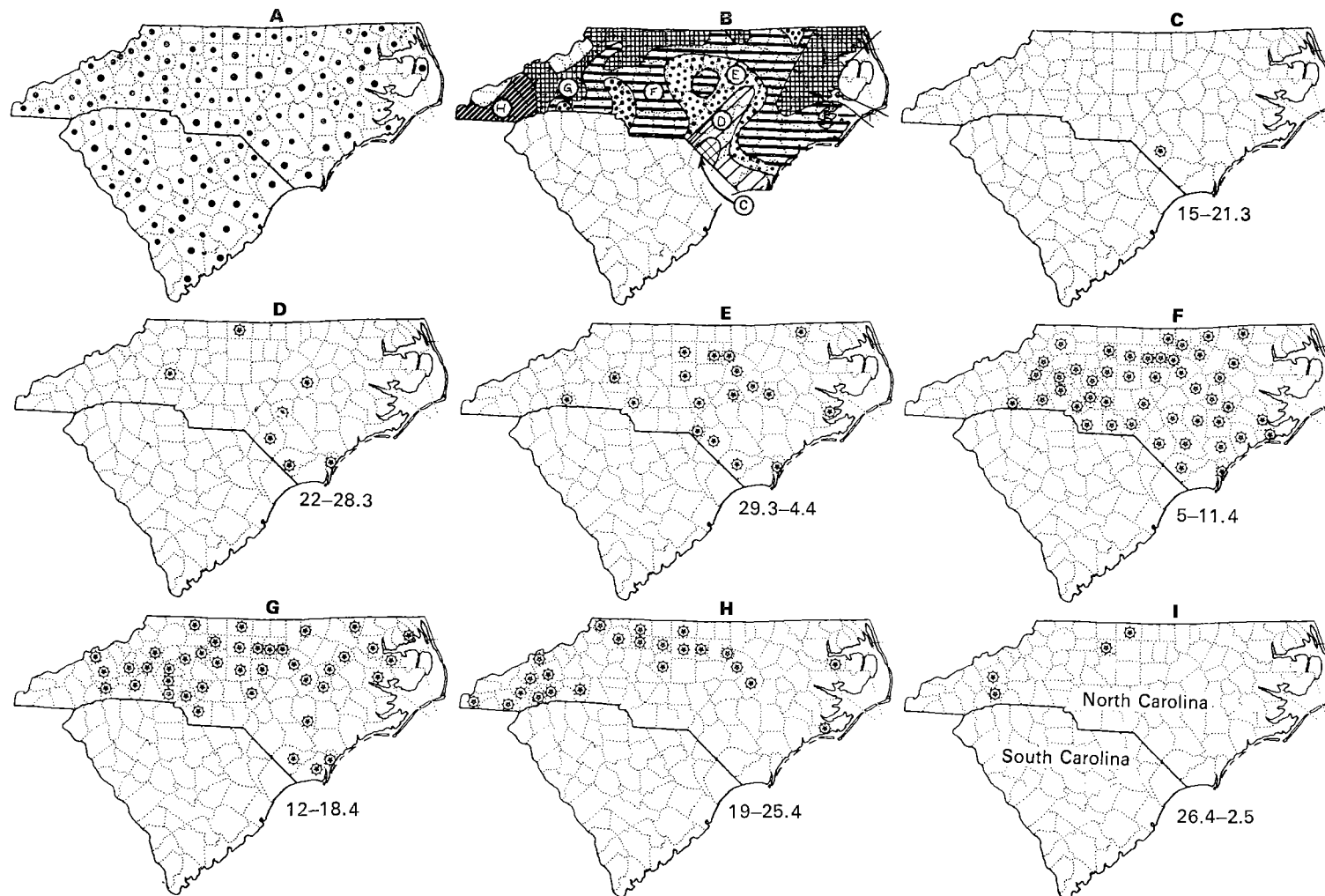


FIG. 8. The cartographic presentation of flowering dates of *Cornus florida* (dogwood), in North Carolina, in 1970. This map is the result of pilot studies to evaluate the response readiness of different groups of people and to calculate the cost for maintaining a phenological network. The map is based on observations of mostly inexperienced observers. Involved were garden club members, high school students, conservationists and a core group of professional biologists. Co-operative studies of this nature provide a good tool to increase public awareness of environmental problems.

The set of maps contains: A—the natural distribution of dogwood in North and South Carolina according to Radford, Ahles and Bell; and B—a synopsis of the information given as county records, stars in maps C through I. The progress of the first dogwood flower from the south to the north is evaluated from the weekly grouped county records. The letters in the synopsis map refer to the weekly record maps. Records marked as exceptional by the observers have been omitted in the synopsis. No records were received from the blank areas in the synopsis map.

L'auteur rappelle quelques définitions: phénophase, saison phénologique, phénodynamique, phénogramme, spectre phénologique, isosphère. L'expression des processus phénologiques peut se présenter sous la forme de tableaux, de graphiques, de profils, de cartes (fig. 1, 2, 3, 4).

Le système des cartes pointées successives est en fait le système utilisé par les réseaux météorologiques européens. Chacun d'eux dispose d'un jardin phénologique, dans lequel sont réunies un certain nombre d'espèces végétales déterminées, autant que possible génétiquement homogènes. Le PBI pourrait compléter ce réseau par l'adjonction de ses diverses stations écologiques. Il devrait développer des réseaux d'observateurs phénologiques bénévoles, qui utiliseraient des formulaires standardisés, utilisables par les ordinateurs.

La détection à distance au moyen des satellites ou des avions est également un moyen possible pour l'avenir.

Outre la durée de la saison de végétation, il est utile d'analyser les phases phénologiques en relation avec les variables écologiques et les aspects corrélatifs entre végétaux et animaux.

La phénumétrie est l'analyse quantitative du cycle de vie; elle s'apparente aux analyses de croissance. Un certain nombre de paramètres physiques et biologiques doivent être étudiés sous cet aspect, tant pour les espèces végétales qu'animales (tableaux 1 et 2).

L'établissement d'un réseau d'observateurs phénologiques bénévoles contribue à l'éducation écologique de la population.

Discussion

A. GALOUX. Le point de vue génétique ne doit pas être perdu de vue; par exemple, le début du débourrement chez *Acer* et *Fagus* d'origine différente mais transplantés à Groenendael et poussant côte à côte est différent suivant l'origine.

Les systèmes phénologiques devraient être améliorés en fonction de la productivité et de la phénologie mondiales, et cela par la création d'un réseau mondial d'observation ou grâce aux renseignements fournis par satellite.

Il est aussi nécessaire d'envisager la phénologie communautaire, tenant compte des interactions avec le flux d'énergie et le cycle de l'eau. De ce point de vue, trois types de périodes doivent être envisagés: période de feuillaison (de la première feuille à la dernière feuille); période végétative (de la mi-feuillaison au mi-jaunissement); période photosynthétique (plus courte que les deux précédentes).

P. DUVIGNEAUD. Il conviendrait de tenir compte des données éco-physiologiques établies par Niciporovic (Actes du Colloque de Copenhague, 1968).

G. VANNIER. Lieth nous a montré plusieurs diagrammes dont l'un représentait la courbe de développement d'une espèce de *Bovidae*. En la comparant à celle de la distribution des précipitations, il est indiscutable qu'on est en droit d'établir une corrélation entre la mise bas des jeunes gazelles et le passage du maximum des précipitations. L'explication vraie de cette corrélation est donnée par la mise à disposition de nourriture après les pluies. En forêt primaire, il existe aussi une relation entre la

mise bas des jeunes *Tragulidae* et le maximum de pluviosité. Or, dans ce cas, on ne peut invoquer un phénomène phénologique forestier qui fournirait un stock de nourriture pour la nouvelle génération de *Tragulidae* car, en forêt primaire, la nourriture est disponible sans restriction tout au long de l'année. Que pense M. Lieth des phénomènes phénologiques en forêt primaire équatoriale?

H. LIETH est d'accord avec Galoux mais pense qu'il est difficile de rassembler un matériel génétique unifié.

En ce qui concerne la phénologie en région tropicale, il pense, comme l'a montré Medina, qu'elle est surtout réglée par la pluviosité.

G. BUDOWSKI. (1) Phenological phenomena should be evaluated not only with environmental factors but also with some intrinsic behaviour of plants. For instance, a large crop of coffee this year is likely to influence the production of a much smaller crop next year, even if environmental conditions are quite favourable.

(2) Cycles exist even in areas of what appear to be very small annual macroclimatic variation which are so common in equatorial regions. The variations are smaller but plants respond quickly to them. Flushes and other manifestations prove this.

(3) To make phenological *monitoring* (I prefer this word to the terminology used by Lieth) most attractive for international action, and sources of funding, I suggest that it be combined with phenological forecasting. Examples are the coffee crops already mentioned. This applies also to animals, like the case of the desert locust breeding cycle.

Bibliography / Bibliographie

ABBE, C. 1905. A first report on the relations between climates and crops. *Bull. Weather Bureau U.S. Dep. Agric.*, no. 36, W. B. no. 342, p. 1-386, Washington, D.C., Government Printing Office.

ANTIPA, G. 1929. Die biologischen Grundlagen und der Mechanismus der Fischproduktion in den Gewässern der unteren Donau. *X. Int. Zool.-kongr. Budapest*, p. 226-47. Budapest. (In German.)

- ARGENTINA. Servicio meteorológico nacional. *Bol. fenol., B. Aires* (Annual).
- ARNELL, H. W.; ARNELL, K.; ARNELL, S. 1923, 1927, 1930. Vegetations arlightvecklingagang i Svealandö, -i Norrland, -i Götaland. (Annual course of development of the vegetation in Svealand, Norrland and Gotland). *Medd. Meteorologisk-Hydrografiska Anstalt, Stockholm*, vol. 2, no. 1; vol. 4, no. 1; vol. 6, n° 2.
- BEALL, J. M. 1954. A proposal for a revitalized agricultural meteorological service. *Bull. Amer. met. Soc.*, no. 35, p.400-3.
- *BEIDEMANN, I. N. 1960. The study of plant phenology (Russian). *Field geobotany*, vol. II, Moscow, Akad. Nauk 60 p.
- BERGER-LANDEFELDT, U. 1951. Phänometrische Beobachtungen 1951. *Ber. dtsch. Bot. Ges.*, vol. 64. p. 150.
- *BLACKMANN, G. E.; BLACK, J. N. 1959. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. XI. A further assessment of the influence of shading on the growth of different species in the vegetative phase. *Ann. Bot., N.S.*, vol. 23, no. 89, p. 51-63.
- *CAPRIO, J. M. 1966. Pattern of plant development in the western United States. *Bull. Mont. agric. Exp. Sta.*, no. 607, 42 p.
- CAPRIO, J. M.; METCALF, H. N. 1970. Instructions for phenological observations of common purple lilac and red berried honeysuckle. *Bull. Mont. agric. Exp. Sta.*, 7 p. (Mimeo.) (In press.)
- CASPERS, H. 1961. Beobachtungen über Lebensraum und Schwarmperiodizität des Palolowurmes *Eunice viridis* (Polychaeta, Eunicidae). *Int. Rev. Hydrobiol.*, vol. 46, p. 175-83.
- CLARK, J. E.; MARGARY, I. D.; MARSHALL, R. 1924, 1925. International co-operation in phenological research, *Nature, Lond.*, vol. 114, p. 607-8; vol. 115, p. 602.
- CZECHOSLOVAKIA. *Phänologisches Jahrbuch für die Tschechoslowakei*, 1927 bis 1937. Prague.
- DANSEREAU, P. 1957. *Biogeography: An ecological perspective*. New York, Ronald Press Co. 394 p.
- DAUBENMIRE, R. 1968. *Plant communities: A textbook of plant synecology*. New York, Harper & Row. 300 p.
- . 1948. *Plants and environment: A textbook of plant autecology*. New York, John Wiley. 424 p.
- DOUGLASS, A. E. 1936. *Climatic cycles and tree growth*. Washington, D.C., Carnegie Institution.
- EBLE, L. 1926. Contribution à l'étude des rapports entre la température et la floraison dans la région parisienne. *C. R. 59^e Congr. Soc. savoiennne Sci.*, p. 196-205. Grenoble.
- ELLENBERG, H. 1955. *Wuchsklima-Karte von Südwestdeutschland* (1:2000,00). Stuttgart, Reise- und Verkehrsverlag.
- *EVANS, L. T. (ed.) 1963. *Environmental control of plant growth*. New York, Academic Press. 449 p.
- *FLOWER, S. S. 1932. Notes on the recent mammals of Egypt, with a list of the species recorded from that kingdom. *Proc. Zool. Soc., Lond.*, p. 369-450.
- *GALOUX, A.; SCHNOCK, G.; GRU LOIS, J. 1967. La variabilité phénologique et les conditions climatiques. *Bull. Soc. Bot. Belg.* vol. 100, p. 309 ff.
- GEIGER, R. translated by M. N. Stewart et al. 1957. *The climate near the ground*. Cambridge, Mass., Harvard University Press.
- GENTILI, J. 1949. Phenology—a new field for Australian naturalists. *W. Aust. Nat.*, vol. 2, no. 1, p. 15-20.
- GODNJEFF, D.; SCHIGELJEFF, A. 1940. (*Guide for agrometeorological observers in the USSR in agrometeorological Service in a socialized economy.*) Moscow, Hydrometeorological Publishers. (In Russian.)
- * Asterisk denotes work cited in this paper.
- GRINELL, J. 1935. A revised life-zone map of California. *Univ. Calif., Publ. Zool.*, vol. 40, p. 327-30.
- *HARPER, R. M. 1906. A phytogeographical sketch of the Altamaha Grit Region of the Coastal Plain of Georgia. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, vol. XVII, Part I.
- HAUENSCHILD, C. 1955. Photoperiodizität als Ursache des von der Mondphase abhängigen Metamorphose-Rhythmus bei dem Polychaeten *Platynereis dumerilii*, *Z. Naturf.*, vol. 106, p. 658-62.
- HESSE, W. 1953. Karte der Vegetationsperiode. *Angew. Met.*, vol. 1, p. 276-8.
- . 1953b. Schwankungen der Vegetationsperiode. *Dtsch. Landw., Berl.*, H. 4.
- HOPKINS, A. D. 1938. *Bioclimatics. A science of life and climate relations*. Washington, D.C., U.S. Department of Agriculture, no. 280.
- HOPP, R. J.; VITUM, M. T.; CANFIELD, N. L. 1969. Instructions for phenological observations: Persian lilac. *Pamphl. Vt agric. Exp. Sta.*, no. 36, 8 p.
- IEHE, E. 1923-. *Phänolog. Mitt., Darmstadt*. (Several volumes.)
- . 1925. Anbaufläche von Luzerne und Flachs in Hessen und phänologische Karte. *Phänolog. Mitt., Darmstadt*. vol. 42, p. 32.
- JOHANNSON, O. V. 1954. Die Phänologie in Finnland 1750-1950. Phänologie und Mikroklima. *Mitt. Inst. Met. Helsinki*, no. 69.
- KAEMPFERT, W. 1948. Zur Phänometrie. *Wett. u. Klima*, vol. 1, p. 40-52.
- *KAZMIERCZAKOWA, R. 1967. Runo lasu bukowego *Fagetum carpaticum*, jego fenologia i ekologia produkcji pierwotnej. Zakład Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk, *Studia Naturae*, serie A, no. 1, p. 95-114.
- KIRA, T.; OGAWA, H.; HOZUMI, K.; KOYAMA, H.; YODA, K. 1956. *J. Inst. Polyt., Osaka*, Serie D, *Biology*, no. 7, p. 1. Osaka City University.
- KREBB, K. 1954a. Die Schneeschmelze als phänologischer Faktor. *Met. Rdsch.*, vol. 7, p. 48-9.
- . 1954b. Phänologische Untersuchungen auf kleinem Raum. *Met. Rdsch.*, vol. 7, p. 95-100, 133-7.
- KREH, R. 1965. *Untersuchungen über den Aufbau und die Stoffproduktion eines Sonnenblumenbestandes, Zulassungsarbeit zur wissenschaftlichen Prüfung für das höhere Lehramt*. Stuttgart, Technische Hochschule. 71 p.
- KÜHNELT, W. 1964. *Grundriss der Ökologie unter besonderer Berücksichtigung der Tierwelt*. Jena, Gustav Fischer.
- LARDINOIS, E. 1948, 1950. Observations phénologiques à Uccle (JRM) pour l'année 1947, 1948. *Ciel et terre* (Uccle).
- LETTAU, K. 1968. *Regional and secular variations of phenological events in Milwaukee County*, Wisconsin Phenological Society. 8 p. (Mimeo.)
- LIETH, H. 1962. *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*. Stuttgart, Gustav Fischer. 156 p.
- * ——. 1965. Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde. *Geographisches Taschenbuch*, p. 72-80. Wiesbaden, Franz Steiner.
- . 1970. Phenology in productivity studies. In: D. E. Reichle (ed.), *Ecological studies. Analysis of temperate forest ecosystems*. p. 29-46. Berlin, Heidelberg, New York, Springer.
- *LIETH, H.; COURTNEY, D. 1970. *Phenological observations in North Carolina*. Report to the US IBP Eastern Deciduous Forest Biom. (In preparation.)
- MARCELLO, A. 1953. Na nuova fenologia. *Ann. Accad. ital. Sci. forest.* (Firenze), vol. II, p. 109-33.

- MARCH, B. 1966. Spring phenology of six tree species in Milwaukee: The influence of temperature as affected by proximity of Lake Michigan, unpublished M.A. thesis, Botany Dept., University of Wisconsin-Milwaukee.
- MARGARY, I. D. 1926. The Marsham phenological record in Norfolk, 1736-1925, and some others. *Quart. J. R. Met. Soc. Lond.*, vol. 52, p. 27-54.
- *MONSI, M. 1960. Dry matter production in plant. 1. Schemata of dry matter production. *Bot. Mag. Tokyo*, vol. 73, p. 81-90.
- *MONSI, M.; SAEKI, T. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, vol. 14, p. 22-52.
- MORGEN, A. 1949. Phänometrie des Flächenwachstums lebender Pflanzenblätter. *Wett. u. Klima*, vol. 2 p. 1-15.
- MORREN, C. *Belgique horticole, pour 1859-60.*
- NUTTONSON, M. Y. 1947. *International co-operation in crop improvement through the utilization of the concept of agroclimatic analogues*. vol. 1, no. 3-4. Prague, Inst. Int. Collaboration in Agriculture and Forestry, Interagra.
- . 1955. *Wheat-climate relationships and the use of phenology in ascertaining the thermal and photo-requirements of wheat*. Washington, D.C., American Institute of Crop Ecology. 388 p.
- . 1957. *Barley-climate relationships and the use of phenology in ascertaining the thermal and photo-thermal requirements of barley*. Washington, D.C., American Institute of Crop Ecology. 280 p.
- . 1958. *Rye-climate relationships and the use of phenology in ascertaining the thermal and photo-thermal requirements of rye*. Washington, D.C., American Institute of Crop Ecology. 219 p.
- . 1965. *Rice culture and rice-climate relationships with special reference to the United States rice areas and their latitudinal and thermal analogues in other countries*. Washington, D.C., American Institute of Crop Ecology. 555 p.
- . 1966. *Phenological temperature requirements of some winter wheat varieties grown in the Southeastern Atlantic Region of the United States and in several of its latitudinally analogous areas of the Eastern and Southern hemispheres of seasonally similar thermal conditions*. Washington, D.C., American Institute of Crop Ecology.
- OTTMAR, D. 1960. Beiträge zur Phänologie Spaniens auf Grund der phänologischen Beobachtungen des Spanischen Wetterdienstes 1943-1954. *Ber. dtsh. Wetterdienstes* Bd 9, H. 60, p. 1-27.
- PASCALE, A. J. 1952. Mapa fenológico del trigo en la República Argentina. *Meteoros*, Buenos Aires, no. 2. p. 50-65.
- PFEIFFER, 1959. Untersuchungen über den Wärmehaushalt von Pflanzen in Verbindung mit phänometrischen Messungen. *Veröff. Inst. Agrarmet. Karl Marx Univ., Leipzig*, Bd.I, H. 4.
- *POPOW, N. W. 1950. (*Phenological observations in school*.) Moscow. (In Russian.)
- *RADFORD, A. E.; AHLES, H. E.; BELL, C. R.; 1968. *Manual of the vascular flora of the Carolinas*. Chapel Hill, N.C., Univ. N. Carolina Press. 1183 p.
- ROSENKRANZ, F. 1951. *Grundzüge der Phänologie*. Wien, Fromme. 69 p.
- SANSON, J. 1953. Report by the president of the standing sub-commission on phenology. World Meteorological Organization Commission for Agricultural Meteorology. First session, Paris, Document 13. (Mimeo.)
- SCHENNIKOW, A. P. 1943. Phänologische Spektren der Pflanzengesellschaften. In: E. Abderhalden (ed.), *Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden*, Abt. XI, Teil 6, no. 2, p. 251-66. Berlin, Schwarzenberg.
- . 1953. *Pflanzenökologie*. Berlin, Deutscher Bauernverlag. 397 p.
- SCHNELLE, F. 1948. *Einführung in die Probleme der Agrarmeteorologie*. Stuttgart.
- . 1949. Phänologische Weltkarte: Beginn der Weizen-ernte. *Met. Rdsch.*, vol. 2, p. 65-6.
- . 1950. Kleinklimatische Geländeaufnahme am Beispiel der Frostschäden im Obstbau. *Ber. dtsh. Wetterdienstes*, vol. 12, p. 99-104.
- *—. 1955. *Pflanzen phänologie*, Leipzig. *Probleme der Bioklimatologie*, Bd. III, Leipzig, Akad. Verl.-ges. 299 p.
- SCHREIBER, K.-F. 1968. *Les conditions thermiques du canton de Vaud*. Berne, Hans Huber. (Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse.) 31 p.
- SCHREFFER, H. 1922. Blüte und Erntezeit des Winterrogens in Deutschland nebst Anhang über phänologischen Herbst., *Arb. dtsh. Landw.-Ges.*, no. 321.
- SHAW, R. H., LOOMIS, W. E. 1950. Bases for the prediction of corn yields. *Plant Physiol.*, vol. 25, p. 235-44.
- SHAW, R. H. (ed.) 1967. *Ground level climatology*. Washington, D.C., American Association for the Advancement of Science. 397 p.
- SHELFORD, V. E. 1929. *Laboratory and field ecology*. Baltimore, Williams & Wilkins. p. i-xii, 1-608.
- SINELSHIKOV, V. 1953. The organization of phenological observations in the U.S.S.R. World Meteorological Organization, Commission for Agricultural Meteorology, First Session, Paris 3, box 20, Document 51. (Mimeo.)
- *SLINWINSKY, U. 1938. Isopiptesen einiger Vogelarten in Europa *Zool. Polon.*, vol. 2, p. 249-87.
- SPAIN. Servicio meteorológico nacional. *Observaciones meteorológicas 1943-1948*. Sery D, no. 2-10. Madrid.
- SUZUKI, S. 1951. *Agricultural meteorology*. Tokyo, 267 p.
- SZPRINGER, H. 1950. *Maly atlas fenologiczny* [Small phenological atlas]. Warszawa PIMH.
- THORNTHWAITE, C. W. 1952. Climate in relation to planting and irrigation of vegetable crops. *Proceedings. VIIIth General Assembly, XVIIth Congress International Geographical Union*, Washington, p. 290-5.
- TURKEY. Meteorology Division, General Administration, Presidential Office, Govt. of the Turkish Republic, 1949. *Yillik Meteoroloji Bulteni*, 1944 (Annual Meteorological Bulletin), Ankara. 148 p.
- *VOLKERT, H.; SCHNELLE, F. 1966-. *Arborea phenologica*. Hannoversch Münden. (Mimeo.)
- WALTER, H. 1960. *Einführung in die Phytologie*. Band III, *Grundlagen der Pflanzenverbreitung*, p. 103-40. Stuttgart, Eugen Ulmer.
- WALTER, H.; LIETH, H. 1961-67. *Klimadiagramm-Weltatlas*. Jena, Fischer.
- *WANG, J.-Y. 1963. *Agricultural meteorology*. Milwaukee, Pace Maker Press. 693 p.
- *—. 1968. Phenology as a microclimatological surveillance tool. In: W. Lowry (ed.), *Biometeorology*, p. 23-44. Oregon State Univ. Press.
- WATT, K. E. F. 1968. *Ecology and resource management: A quantitative approach*. New York, McGraw-Hill. 450 p.
- WEGER, N.; HERBST, W.; RUDLOFF, C. F. 1940. Witterung und Phänologie der Blühphase des Birnbaumes. *Wiss. Abh. Reichsamt. Wetterd.*, Bd. 7, no. 1.
- *WENT, F. W. 1957. *The experimental control of plant growth*. Waltham, Mass., Chronica Botanica, 343 p.

II Forest edaphology

II Édaphologie
forestière

L'édaphologie forestière. Principes et techniques de recherche

G. Manil

Laboratoire de pédologie,
Faculté des sciences agronomiques,
5800 Gembloux (Belgique)

SOMMAIRE

- Introduction
- La définition pédolithologique primaire des écotopes forestiers
 - Les propriétés physiques
 - Les propriétés physico-chimiques
 - Les propriétés chimiques originelles
- Le facteur biodynamique — Les propriétés induites des écosystèmes forestiers
 - Généralités. Les niveaux d'écosystème
 - Étude du complexe organique des sols
 - Les approches morphologiques
 - Les approches chimiques et biochimiques
 - Les approches biofonctionnelles
 - Les indices de répartition
 - Les indices de répartition en poids par unité de surface
 - Les indices de répartition verticale
 - Les indices d'équilibre ionique
 - Les indices de décomposition organique et de circulation biocyclique
 - Coefficient de décomposition des litières
 - Les indices de vitesse ou d'intensité de circulation
 - Les indices d'acidité
 - Niveaux d'écosystème
- Summary
- Bibliographie/Bibliography

INTRODUCTION

L'édaphologie forestière est une science écologique à part entière. A ce titre, elle développe des conceptions et applique des méthodes et techniques de recherche qui s'inscrivent en trois endroits différents dans le cadre général des études sur la productivité des écosystèmes terrestres:

1. La définition des facteurs originels (facteurs écotopiques) ayant présidé à l'installation des écosystèmes forestiers, il s'agit, en l'occurrence, pour le pédologue, de définir le facteur lithopédologique primaire, considéré dans son environnement géographique;

2. La définition des propriétés induites, dans un sol donné, par les activités biocénotiques, avec le double but de contribuer à la définition et à la comparaison des écosystèmes et, ensuite, de faire choix des facteurs éda- phiques induits qui ont la plus grande signification sur la productivité de ces écosystèmes;

3. La définition typologique et cartographique des stations forestières, c'est-à-dire, des unités forestières qu'il convient, pratiquement, de distinguer les unes des autres, en fonction de l'échelle géographique des problèmes de productivité posés.

Dans le présent rapport nous traiterons essentiellement des points 1 et 2. Le point 3 relève surtout de la cartographie des stations, qui fait l'objet de rapports distincts.

Les rapporteurs ont jugé opportun de diffuser un questionnaire, après le colloque, précisant un certain nombre de problèmes à résoudre en collaboration internationale.

En attendant qu'une documentation suffisante soit réunie, nous nous proposons, dans le présent rapport, de faire part de quelques conceptions et observations faites en notre laboratoire, qui sont d'ailleurs souvent inspirées des travaux de nombreux chercheurs de tous pays.

Nous tenons cependant à remercier ceux qui ont répondu jusqu'à présent: S. W. Buol, P. L. Gerspser, H. Lieth, J. Remacle, J. E. Satchell.

Les suggestions faites sont spécialement intéressantes concernant les points suivants: méthodologie, standardisation de la description des profils édaphiques, fiches de présentation des résultats; centralisation internationale des résultats; description intégrée des écosystèmes; connaissance approfondie des édaphotopes forestiers et spécialement des propriétés qui varient rapidement dans le temps ou dans l'espace (microsites spécifiques).

LA DÉFINITION PÉDOLITHOLOGIQUE PRIMAIRE DES ÉCOTOPES FORESTIERS

En tant que facteur originel d'installation d'un écosystème forestier, le matériel parental d'un sol conditionne, pour une large part, les propriétés physiques des sols et certaines propriétés physico-chimiques et chimiques.

LES PROPRIÉTÉS PHYSIQUES

De ces propriétés dépend le volume utile des sols, selon la verticale et l'horizontale. Ce volume utile intéresse l'épanouissement racinaire et le développement d'une partie de l'édaphon.

Le facteur "texture" ou granulométrie des sols intervient en premier lieu.

Notre propos n'est pas de discuter des méthodes d'analyse granulométrique, sauf pour signaler, en passant, qu'on peut concevoir qu'une standardisation des techniques serait aisément possible, sur le plan international.

Il existe toute une série de méthodes de présentation des résultats texturaux: tableaux granulométriques, histogrammes, courbes cumulatives sur papier semi-logarithmique, diagrammes triangulaires, écogrammes, etc.

Depuis de nombreuses années, de nombreux auteurs, comme Bodman et Mahmoud (1932), Jenny et Raychaudhuri (1960), etc., ont proposé de donner au facteur textural une expression conventionnelle, de nature directement écologique. L'intérêt des chercheurs s'est porté, en premier lieu, sur l'économie hydrique des sols en tant que facteur d'expression.

Le principe consiste à doter chaque fraction granulométrique d'un coefficient d'importance déterminé expérimentalement.

Dès 1932, Bodman et Mahmoud (1932) ont appliqué une formule du type suivant:

$$H = K_0 + K_1 (\text{argile}) + K_2 (\text{limon}) + K_3 (\text{sable})$$

Dans le cadre de nos propres travaux sur les sols forestiers des Ardennes (sols bruns acides sur éodévonien), Weissen a établi expérimentalement, par calcul des régressions, différents types de formules intéressant la capacité en champ (pF 2,54), l'humidité au point de flétrissement (pF 4,2) et l'eau utile, différence entre les formes d'eau précédentes.

L'eau utile apparaît principalement conditionnée par la fraction limoneuse (2 à 20 μ), selon l'équation:

$$EU = 0,396 (2-20 \mu) + 0,101 (20-50 \mu) + 1,13$$

L'expérience nous a montré qu'une corrélation beaucoup plus significative s'établit entre facteur granulométrique et productivité forestière, quand on remplace une expression texturale courante par une expression conventionnelle du facteur humidité.

Il est évident, cependant, que les formules texturales ne sont pas extrapolables à des milieux lithologiques très différents, possédant, entre autres, un matériel argileux d'une autre nature minéralogique.

On ne peut donc utiliser que des formules régionales.

Le facteur "texture" intervient aussi pour sa part dans la stabilité de la "structure" des sols. L'Ardenne belge offre également un exemple caractéristique à cet égard.

Dans cette région et sur de grandes étendues, le sol présente la manifestation du "minigley" ou "microgley" superficiel, sous les hêtraies. L'humus appartient au groupe des *moder*. Il provoque une destruction de la structure dans les premiers centimètres du sol minéral. Il en résulte un engorgement superficiel provoquant l'apparition du microgley G_x/G_o qui freine fortement les possibilités de régénération naturelle et le développement de l'édaphon.

Nous avons pu mettre en évidence que le processus du microgley se développe sur des milieux pédologiques caractérisés par une fraction (0-20 μ) dépassant 50%. Il est pratiquement inexistant dans le cas contraire.

LES PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES

H. Jenny a déjà montré antérieurement qu'en utilisant comme expression granulométrique une fonction du facteur "teneur totale des sols en azote" on obtenait des corrélations beaucoup plus étroites entre facteur textural et productivité.

En fait, Jenny avait déjà rencontré le problème des complexes organo-minéraux.

Ces complexes se classent en plusieurs catégories, selon la nature et l'énergie de liaison aux colloïdes minéraux. Les processus chimiques et physico-chimiques impliqués dans la formation des complexes organo-minéraux sont très divers. Ils sont sous la dépendance de la nature minéralogique des argiles et des sesquioxydes, du degré de saturation du sol en bases.

Il est évident, d'autre part, que le type d'évolution imposé à la matière organique des sols par une biocénose déterminée a sa répercussion sur la complexation organo-minérale. Mais des tendances physico-chimiques demeurent stables, qui constituent, en quelque sorte, un facteur pédogénétique ou écotopique de base qu'il importe de caractériser.

Les phénomènes de complexation organo-minérale ont pour conséquence de diminuer la biodégradabilité de fractions organiques importantes. Ils règlent, en grande partie, le niveau des réserves azotées "passives" du sol, n'intervenant pas dans les processus de minéralisation à brève échéance.

Pour déterminer le comportement primaire du matériel colloïdal minéral des sols, il faut faire appel à des méthodes

de fractionnement de la matière organique, pour éliminer, tout d'abord, les constituants organiques non complexés et pour séparer la fraction complexée en différentes catégories, selon la nature de la liaison physico-chimique avec le milieu minéral (liaisons Al, Fe, Ca, S, etc.).

Dans ce document, il ne peut être question de discuter du problème du fractionnement organique des sols, avec ses différentes techniques physiques, chimiques ou physico-chimiques.

Nous tenons, cependant, à présenter deux tableaux d'analyses, concentrant quelques-uns de nos résultats sur l'influence du matériel parental originel sur la complexation organo-minérale, dans le cadre de nos observations sur l'économie en azote des sols de l'Ardenne belge.

Le substrat géologique est entièrement constitué de schistes et de grès acides du dévonien inférieur.

Certaines assises du gédinnien et du siégénien présentent un comportement écologique quelque peu différent à l'égard de la couverture végétale. Le gédinnien se manifeste fréquemment avec des nuances plus riches, plus mésotrophes, alors que le statut chimique et d'autres propriétés originelles des sols sont plutôt en faveur du siégénien.

Afin de ne pas multiplier les facteurs, notre étude comparative a porté sur des milieux édaphiques sous couvertures végétales homologues, c'est-à-dire, des hêtraies appartenant aux associations et sous-associations du *Luzulo-Fagion* LOHM et TX.

Nous avons procédé à un fractionnement organique simple avec le réactif fluorhydrique (NaF, à 1,5% - Simon, 1929), qui extrait surtout les composés humiques liés par les ions Ca^{++} et Al^{+++} (tableau 1).

On constate immédiatement que les proportions de matières accessibles au fluorure sont nettement diffé-

rentes, selon l'assise géologique. Notons que nous avons établi, auparavant, que les retombées annuelles de litière étaient du même ordre de grandeur dans tous les cas, soit 3,5 t/ha.

Par contre, la méthode Tiurin (1951), qui fait alterner les réactifs acides et les réactifs alcalins, extrait une proportion beaucoup plus forte de matières humiques que le fluorure de sodium. Cette méthode ne permet pas de différencier significativement les deux milieux géologiques comparés par les quantités extraites. Mais la composition des substances humiques varie. Ce fait est mis en évidence, entre autres, par le rapport C/N des diverses fractions (tableau 2). Pour expliquer les différences on ne peut donc pas faire intervenir uniquement le taux d'argile.

Ce tableau 2 montre que les diverses substances extraites manifestent un rapport C/N systématiquement plus faible dans le cas des sols à substrat gédinnien, indiquant, très probablement, un système de complexation organo-minérale quelque peu différent.

Rappelons enfin que la capacité d'échanges cationiques et anioniques du matériel parental constitue un paramètre édaphique global dont la signification écologique n'est plus à démontrer concernant la qualité trophique du sol.

Cette capacité d'échange originelle dépend également du facteur texture.

LES PROPRIÉTÉS CHIMIQUES ORIGINELLES

Sous une phytocénose forestière en état d'équilibre (*steady state*), les éléments chimiques, y compris les différents éléments biogènes, tendent à se répartir d'une manière caractéristique et spécifique selon la verticale.

Chaque élément possède son profil chimique particulier avec, généralement, ses horizons d'accumulation en surface, ses horizons d'épuisement sous les premiers et, parfois, à plus grande profondeur, ses horizons de réserve (Manil, 1963a).

Un profil chimique actuel dépend, d'une part, des conditions chimiques de départ et, d'autre part, du mode de répartition verticale induit par les activités biocénétiques, spécialement la circulation biocyclique des différents éléments. Tous les facteurs physiques et chimiques conditionnant la répartition racinaire ont une répercussion sur les profils chimiques.

Nous laissons à notre collègue le professeur Ulrich le soin de développer une conception générale sur l'édaphologie chimique. Nous nous bornerons à citer certains faits intéressants uniquement l'influence chimique et trophique du matériel parental ou roche mère géologique.

Formes "totales"

Les formes "totales" ne sont certainement pas sans intérêt dans le cas de végétations forestières.

Les tableaux 3 et 4 donnent quelques résultats d'analyse sur les deux substrats géologiques déjà signalés.

TABLEAU 1. Matières humiques totales (MHT) extraites par NaF (Simon, 1929) en t/ha et en pourcentage de la matière organique totale (HT)

Secteur géologique	Stations ^a	HT (en t/ha)	MHT	
			En t/ha	% de HT
Siégénien (argile de 17 à 22%)	FFf	200,5	19,6	9,8
	FFa	217,1	20,1	9,3
	FFt	245,2	27,9	11,4
	LFt	340,3	36,6	10,8
Gédinnien (argile de 13 à 20%)	FFf	157,9	23,0	14,6
	FFa	225,0	45,9	20,4
	FFt	256,8	45,2	17,6
	LFt	227,4	31,9	14,1

a. FFf = *Luzulo-Fagetum festucetosum*, var. à *Lamium* et *Dryopteris*;
FFa = *Luzulo-Fagetum festucetosum*, var. à *Milium* et *Anemone*;
FFt = *Luzulo-Fagetum festucetosum*, var. typique; LFt = *Luzulo-Fagetum*, var. typique (Noirfalise, 1956).

F. Delecour.

TABLEAU 2. Comparaison de deux milieux à substrats géologiques différents, par le rapport C/N des matières humiques (fractionnement Tiurin).

Horizon	Stations ^a	Fractions humiques	Rapport C/N	
			Siégénien	Gédinnien
A11	<i>Luzulo-Fagetum festucetosum</i>	Ac. humiques	19,1	16,2
		Ac. fulviques	17,9	15,5
		Résidu	20,2	17,5
	<i>Luzulo-Fagetum typique</i>	Ac. humiques	25,0	19,5
		Ac. fulviques	24,5	19,9
		Résidu	26,3	24,8
A12	<i>Luzulo-Fagetum festucetosum</i>	Ac. humiques	16,5	13,9
		Ac. fulviques	16,9	15,6
		Résidu	19,0	17,1
	<i>Luzulo-Fagetum typique</i>	Ac. humiques	21,6	19,5
		Ac. fulviques	21,8	17,9
		Résidu	24,8	23,6

a. Noiralise, 1956. (Déterminations A. El Attar.)

TABLEAU 3. Teneurs totales en éléments biogènes majeurs (cations, méq/100 g) dans deux profils de hêtraie ardennaise, jusqu'à 1 m de profondeur.

Horizon	Siégénien				Gédinnien			
	Ca	Mg	K	Na	Ca	Mg	K	Na
A 11	18,8	17,4	72,4	22,8	10,6	26,9	45,0	16,1
A 12	20,4	18,3	76,4	26,7	19,1	24,4	57,3	22,1
A 31	17,7	18,6	79,1	22,7	19,5	36,9	55,5	22,0
A 32	18,0	20,2	80,1	23,2	16,4	45,3	57,0	20,3
IIC ₁	20,7	22,3	88,3	26,2	15,4	39,2	59,4	20,7
IIIC ₂	22,1	23,9	92,0	26,4	18,4	41,7	61,3	22,9
Poids en t/ha (0-50 cm A32)	9,4	6,0	80,0	13,9	7,8	10,5	47,8	10,6

F. Delecour.

Ces tableaux montrent que la composition chimique globale des sols peut accuser des variations, parfois très importantes, malgré la relative uniformité du matériel parental.

Formes échangeables

Si l'on envisage, maintenant, les formes dites "échangeables", il est remarquable de constater que l'influence géologique se fait très peu sentir.

Il semble bien que le profil chimique correspondant à chacun des éléments considérés soit essentiellement lié au comportement biocénotique de la hêtraie ardennaise en général.

TABLEAU 4. Teneurs totales en Zn et Mo (ppm), dans deux profils de hêtraie ardennaise, jusqu'à 0,50 mètre de profondeur.

Horizon	Gédinnien		Revinien	
	Zn total	Mo total	Zn total	Mo total
A 11	94	0,32	140	1,16
A 12	83	0,16	22	0,61
A 31	77	0,32	24	0,55
A 32	95	0,25	43	0,68
Poids en kg/ha	219	0,7	131	2,3

F. Delecour.

Au-delà des différences de départ, la hêtraie d'Ardenne tend à niveler ses profils chimiques, tout au moins en ce qui regarde les horizons minéraux.

Le tableau 15, à la fin de ce rapport, donne, pour le niveau général de la hêtraie ardennaise, quelques valeurs qu'on peut considérer comme des paramètres chimiques régionaux à signification écosystémique, c'est-à-dire liés à une association forestière déterminée.

Autres formes chimiques

Le tableau 5 donne les teneurs du sol (0-20 cm) et du sous-sol (20-50 cm) sous trois types de végétation, dans deux secteurs géologiques différents. La forme du potassium déterminée est le potassium "fixé" obtenu par extraction à l'acide nitrique normal, méthode qui nous paraît une forme très intéressante pour les comparaisons écosystémiques. Cette forme manifeste les propriétés minéralogiques des argiles à l'égard de l'ion K.

Elle peut apparaître également comme un paramètre lithologique originel pour les comparaisons entre édaphotopes.

On voit que les deux substrats géologiques manifestent un comportement quantitativement très différent qui se maintient sous végétations cultivées.

Des observations identiques ont été faites concernant la répartition des formes du phosphore, selon le fractionnement Chang et Jackson (1957) pratiqué dans notre laboratoire.

TABLEAU 5. Teneurs en K fixé (mg K₂O/100 g) de sols ardennais et hesbayens, sous divers modes d'exploitation.

Valeurs	Ardenne (sols schisto-gréseux de l'éodévonien)			Hesbaye gembloutoise (loess quaternaire récent)		
	Forêt	Prairie	Culture	Forêt	Prairie	Culture
K ₂ O du sol	15	22	25	39	65	78
K ₂ O du sous-sol	21	29	27	41	68	77
Rapport sol/sous-sol	0,71	0,75	0,90	0,95	0,95	1,01

C. Felipe-Morales.

Remarque finale

Les observations précédentes montrent que la description de l'édaphotope doit se baser en premier lieu sur un certain nombre de paramètres qui sont des reflets des propriétés originelles du matériel parental.

Elle doit comporter ensuite d'autres paramètres qui manifestent le comportement biocénotique. Ceux-ci seront envisagés dans la section suivante.

LE FACTEUR BIODYNAMIQUE. LES PROPRIÉTÉS INDUITES DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

GÉNÉRALITÉS. LES NIVEAUX D'ÉCOSYSTÈME

Il est bien connu que l'installation d'une biogécocénose forestière, dans un écotope donné, induit toute une série de propriétés biodynamiques, que l'on peut répartir, en première approximation, en trois catégories, sachant cependant qu'il se manifeste de nombreuses interférences entre elles: (a) propriétés résultant de l'introduction sur et dans le sol, d'un complexe organique présentant différents niveaux de répartition et d'activités biologiques, biochimiques, chimiques, etc.; (b) propriétés définissant le mode de répartition verticale des éléments chimiques biogènes, imposé, principalement par les processus biocycliques; (c) propriétés manifestant les modifications des quantités physiques des sols résultant, soit de la migration ou l'accumulation des substances fines par les processus pédogénétiques, soit des changements de structure (biostructure et formes passives de structure).

L'édaphologie forestière cherche à apporter sa contribution à la découverte d'indices édaphiques, de nature biodynamique, qui soient en corrélation avec la productivité des écosystèmes. La documentation qui doit permettre de multiplier ces indices est encore incomplète mais elle se constitue progressivement.

Citons, par exemple, les travaux de Jenny (1965) et d'Ellenberg (1964) sur l'azote en tant que facteur de station.

Parmi les essais de documentation synthétique à l'échelle mondiale, on doit retenir l'ouvrage de Rodin et Bazilevich (1967), qui donne des indications, déjà très fournies, sur les cycles minéraux, en rapport avec la production des principales communautés végétales terrestres.

Une des difficultés majeures qu'on rencontre lors de la recherche d'indices édaphiques valables pour les comparaisons entre écosystèmes provient du fait que, dans une région donnée, il apparaît différents niveaux d'écosystèmes, correspondant chacun à des facteurs écologiques déterminés (Manil, 1963b).

Or ces niveaux différents requièrent souvent des indices différents comme paramètre de caractérisation.

On se trouve donc en présence d'une importante question de validité d'extrapolation.

A titre d'exemple, nous pouvons citer la situation qui se présente effectivement en Ardenne. Comme nous l'avons signalé précédemment, la hêtraie ardennaise appartient à l'alliance du *Luzulo-Fagion* LOHM et TX. Du point de vue pédogénétique, les sols relèvent uniformément du groupe des "sols bruns acides". Mais ce groupe présente toute une série de variantes écologiques dont les paramètres distinctifs dépendent du niveau d'écosystème considéré. Les niveaux d'écosystèmes retenus pour nos études sont: le climat régional; au sein d'une zone à même climat régional, les substrats géologiques ou

lithologiques; dans un même secteur lithologique, les nuances du climat local, induites par les facteurs topographiques.

Nous donnerons, pour terminer, un exemple de superposition d'indices ou de paramètres, selon le niveau d'écosystème (tableau 15).

Considéré dans son ensemble fonctionnel, un écosystème forestier se caractérise par tout un enchaînement de processus de production, de consommation et de bio-réduction. L'édaphologue forestier s'intéresse à deux grands groupes d'activités. Premièrement, il s'intéresse aux retours vers le milieu édaphique de réserves énergétiques ou de produits chimiques, sous la forme de résidus de métabolisme des producteurs et des consommateurs, de retombées accidentelles de matières organiques vivantes, de produits du pluviolessivage et des apports atmosphériques. Il s'attaque, ensuite, à l'étude des processus et des résultats de la bioréduction édaphique et des conséquences chimiques, biochimiques ou physico-chimiques qui peuvent en résulter.

ÉTUDE DU COMPLEXE ORGANIQUE DES SOLS

L'étude de ce complexe et des propriétés biodynamiques qui en résultent peut se faire par des approches morphologiques, des approches chimiques et biochimiques, des approches biofonctionnelles ou biocénologiques.

Les approches morphologiques

Les approches morphologiques ne seront jamais à négliger pour des études de terrain, malgré leur caractère quelque peu subjectif. Elles demeurent à la base des classifications générales sommaires des principaux types ou formes d'humus.

Il existe, en fait, un parallélisme assez net entre caractères morphologiques et conditions de l'humogénèse.

Dans un rapport précédent, nous avons montré qu'il était possible d'établir une certaine équivalence des termes descriptifs utilisés par différents auteurs, tels Hartmann (1952), Hoover et Lunt (1952), Kubiena (1953), Wilde (1954, 1966), Ehwald (1956), Duchaufour (1960).

Dans l'établissement des équivalences, des difficultés se maintiennent, cependant. Certains auteurs font, entre autres, la distinction entre formes d'humus et types d'humus.

Dans l'état actuel des choses, il nous paraît, cependant, très possible de prévoir un mode international de référence de classification générale des humus, en établissant, au préalable, une hiérarchie d'indices morphologiques ayant une réelle signification biodynamique et applicables à toutes les grandes régions climatiques du globe, principalement aux régions chaudes, qui sont encore mal fournies à ce sujet.

Il y aurait là, un travail intéressant pour une équipe internationale.

Les documents sérieux deviennent de plus en plus abondants, grâce, surtout, aux observations systémati-

ques de la micromorphologie des sols et à leur mise en relation avec des caractéristiques biofonctionnelles telles certaines actions spécifiques de la faune ou des réactions du système racinaire des végétaux supérieurs.

Les approches chimiques et biochimiques

Il s'agit d'un domaine extrêmement vaste que nous ne ferons qu'esquisser.

De très nombreuses techniques sont utilisées. Parmi les plus fréquentes, nous citerons: (a) l'analyse immédiate, qui permet de suivre l'évolution des constituants organiques fondamentaux; (b) le fractionnement, par des moyens physiques ou des méthodes chimiques très divers; (c) les analyses structurales; (d) la détermination de certaines propriétés en relation avec le degré d'évolution de la matière organique: densité optique, coefficient de couleur (Welte, 1955), capacité d'échange cationique, etc.

Dans les matières humiques, on distingue classiquement le double système des acides fulviques, à petites molécules, relativement mobiles, et des acides humiques, à plus grosses molécules, beaucoup mieux incorporés à la phase solide du sol. Les humines forment un groupe à part: ce sont des substances résistant aux réactifs de fractionnement, soit à cause de leur degré de condensation élevé, soit à cause de leurs fortes liaisons avec les colloïdes minéraux, ou, même, à cause de leur faible dégradabilité originelle (certaines lignines).

Concernant la formation des composés organiques des sols, on peut dire qu'en gros, il existe deux écoles d'interprétation. Pour certains, comme Kononova (1961), Flaig (1964) et d'autres, la formation des composés humiques résulterait, pour une large part, de la condensation de métabolites relativement simples provenant de la bioréduction microbienne. Pour d'autres, tel Alexandrova (1967), les composés humiques représenteraient plutôt des stades différents de la décomposition organique. Pour les tenants de la première hypothèse, il y aurait une certaine indépendance biochimique entre composés humiques et matières végétales de départ; pour les tenants de la seconde hypothèse, il se maintiendrait une influence spécifique de la nature des débris végétaux sur la composition et la propriété de l'humus.

De la discussion précédente, il résulte qu'il reste beaucoup à faire, concernant l'établissement des relations entre la composition de l'humus et la communauté forestière.

Selon nous, il faut multiplier le plus possible les analyses concernant des biotopes voisins différant entre eux par un minimum de facteurs. La littérature abonde en exemples de comparaison entre types ou formes d'humus appartenant à des milieux climatiques et lithologiques très différents. L'interprétation devient alors malaisée, vu le grand nombre des facteurs de variation, y compris les différences de végétation.

Nous sommes également persuadés qu'une équipe internationale qui aurait pris soin de mettre au point,

préalablement, une doctrine commune d'attaque des problèmes arriverait rapidement à proposer un système standardisé d'analyse de la matière organique des sols, au moins comme hypothèse de départ.

Notre laboratoire se propose d'appliquer comme technique de référence la méthode de Gasho et Stevenson (1968), qui tente de réduire les inconvénients des techniques de fractionnement humique précédentes.

Les approches biofonctionnelles

Par définition, une caractéristique édaphique biofonctionnelle fait appel à des propriétés reflétant, au moins partiellement, la dynamique interne des écosystèmes. L'édaphologie forestière utilise les propriétés du sol manifestant des transferts et transformations énergétiques et chimiques, spécialement, des manifestations d'activités globales des pédobiocénoses.

Citons, en premier lieu, des indices métaboliques globaux qui se basent sur différents processus: (a) dégagement du CO₂ par unité de surface; (b) fonctions métaboliques globales (pouvoir cellulolytique, hémicellulolytique, lignolytique, protéolytique, ammonisant, nitrifiant, etc.), activités enzymatiques diverses.

Parmi ces indices, ceux intéressant la minéralisation de l'azote sont très couramment utilisés.

Ils sont considérés parmi les plus importants, dans l'étude des relations entre matière organique édaphique et production végétale.

Le problème de la nutrition azotée des phytocénoses comporte deux volets. C'est, tout d'abord, celui du rythme de production d'azote disponible dans le sol, ou, pour une large part, celui des relations entre formes "passives" et "actives" de l'azote du sol, selon les conceptions de Jansson (1958).

C'est, ensuite, celui du rythme de prélèvement de l'azote disponible par les végétaux, en considérant pour les deux volets, l'importance des fluctuations annuelles.

Remacle¹ insiste également sur les idées suivantes: (a) nécessité de bien préciser le micro-environnement (rhizosphère, litière, etc.), lors des prélèvements d'échantillons pour des études microbiologiques ou métaboliques, à cause de l'hétérogénéité naturelle des sols forestiers; (b) comme paramètres écosystémiques intéressants on ne peut oublier, selon les milieux, les indices de dénitrification ou les indices de fixation de l'azote moléculaire.

LES INDICES DE RÉPARTITION

Les indices de répartition en poids par unité de surface

De tels indices ont été mis au point par différents auteurs, dont le but était de découvrir des lois de répartition, le plus souvent climatique, de la matière organique des sols exprimée en carbone, en matières humiques ou en azote. Les lois en cause peuvent évidemment servir également à préciser certains aspects généraux des relations végétation-humus.

Citons, par exemple, les travaux de Hockensmith et Tucker (1933), Hardon (1936), Dean (1938), Birch et Friend (1956), Bartholomew et Kirkham (1960), Jenny et Raychaudhuri (1960), Laudelout *et al.* (1960), Ellenberg (1964), Jenny (1965).

Dans le cadre de ce rapport, il n'est pas possible de présenter et de discuter les différentes lois proposées.

Nous nous bornerons à exposer, ci-après, les conclusions qui nous paraissent les plus importantes en nous limitant au cas des états stationnaires.

En considérant des *steady states*, la forme des relations entre la teneur en matière organique et la température moyenne annuelle, en supposant l'humidité constante, est considérée comme exponentielle; mais les paramètres des relations sont différents selon les climats. Selon Laudelout, qui a appliqué les équations de Jenny, les courbes relatives aux régions tempérées et aux régions tropicales se recoupent à la température de 27° mais, pour des températures plus basses, les valeurs sont nettement plus élevées pour les régions chaudes malgré la vitesse de décomposition organique beaucoup plus grande. Diverses explications ont été fournies pour cette apparente anomalie: abondance des complexes organo-minéraux peu décomposables dans le sol, pauvreté du sol en phosphore, ralentissant la décomposition microbienne, abondance des légumineuses, etc.

Aucune explication ne paraît entièrement satisfaisante. Mais, selon Smith *et al.* (dans Laudelout), il semble bien que c'est la *frost free line* qui limite l'extrapolation de l'équation de Jenny. En régions tempérées, les fortes gelées arrêtent la synthèse organique pour de longues périodes, ce qui n'est pas le cas pour les régions chaudes. En fait, nous avons déjà souligné, précédemment, le rôle homogène important de la faune du sol. Or, en climat tempéré, l'action de la faune se trouve interrompue pendant une partie importante de l'année, limitant ainsi sa capacité de synthèse humique.

Les observations de Maldague (1967) sur le rôle des termites dans l'immobilisation de quantités non négligeables de matière organique dans les sols équatoriaux sont en faveur de cette hypothèse.

Si les lois auxquelles nous avons fait allusion sont intéressantes pour établir des relations à grande échelle, elles sont cependant très discutables pour des études régionales détaillées.

Les facteurs lithologiques, entre autres, se présentent comme d'importants facteurs de variation, quand les sols comparés présentent de fortes différences dans les teneurs en cailloux.

À titre d'exemple, nous présentons, dans le tableau 6, les teneurs en azote du sol, considérées comme facteur stationnel, selon deux modes d'expression, le poids total par unité de surface et la teneur pondérée moyenne du profil en % de terre fine, sous différents groupements phytosociologiques de la hêtraie ardennaise. La profondeur du sol considérée est de 50 cm.

1. Note remise après le colloque en réponse au questionnaire des rapporteurs.

TABLEAU 6. Teneurs du sol en azote, selon deux expressions différentes, dans une même région de l'Ardenne belge.

Groupement végétal ^a	N (% de terre fine)	N (kg/ha)	Graviers et cailloux (% en poids)
<i>Luzulo-Fagetum</i>	0,21	6 600	58
<i>festucetosum</i>	0,20	4 600	67
	0,20	4 100	73
	0,12	6 600	22
<i>Luzulo-Fagetum</i>	0,24	9 300	32
	0,22	5 600	57
	0,24	11 100	20
	0,11	5 500	30
<i>Vaccinio-Fagetum</i>	0,19	5 300	55
	0,27	12 400	25
	0,21	6 500	56
	0,23	8 900	31

a. Noirfalise (1956).
F. Delecour.

De la lecture de ce tableau, il ressort nettement que les poids par unité de surface varient fortement à cause des différences de teneur des sols en fractions caillouteuses.

Par contre, les teneurs moyennes pondérées du profil sont beaucoup moins variables. Sauf pour l'un ou l'autre cas, elles paraissent évoluer autour d'une moyenne qui pourrait être considérée comme une caractéristique régionale du *Luzulo-Fagetum Boreo-Atlanticum* (Noirfalise, 1956).

Il serait important de comparer nos résultats avec ceux obtenus en d'autres écotopes.

Les indices de répartition verticale. Les profils chimiques et trophiques

La répartition verticale des éléments biogènes minéraux sous l'influence des activités biocénétiques constitue une des caractéristiques fondamentales du profil édaphique.

L'étude du profil chimique peut être conçue de deux manières différentes.

D'une manière absolue, on peut étudier le mode actuel de répartition des formes "totales" ou tout au moins des formes peu accessibles (formes de réserve) des éléments chimiques considérés. Il s'agit dans ce cas d'estimer les modifications globales imposées au profil chimique de départ, dans le cas d'une longue occupation du sol par la forêt. On détermine donc une caractéristique écosystémique générale.

Conçu d'une manière plus immédiatement écologique, le travail peut se limiter à la détermination des formes échangeables ou actives des éléments minéraux.

Mais, pour une conception écologique plus complète de l'état de fertilité chimique d'un sol, nous renvoyons au rapport d'Ulrich, qui propose des relations significatives entre le contenu chimique édaphique et la concentration des éléments biogènes dans la couverture végétale.

D'autre part, parmi les éléments chimiques à considérer, il faut retenir, non seulement les éléments biogènes majeurs et les oligo-éléments (facteurs de croissance directs), mais également ceux qui ont une influence trophique indirecte (facteurs de croissance indirects), tels l'hydrogène, l'aluminium et le manganèse échangeables.

Nous soumettons à la discussion quelques indices, graphiques ou numériques, qui peuvent servir à la comparaison des écosystèmes forestiers.

Sans entrer dans le détail méthodologique, signalons que notre laboratoire utilise, entre autres, une méthode graphique de répartition verticale et un certain nombre d'indices calculés.

Concernant la représentation graphique de répartition verticale, notre préférence va aux courbes cumulatives de répartition relative. Ces courbes ajoutent un élément qualitatif intéressant aux données quantitatives fournies par les courbes simples de répartition absolue.

En gros, on peut dire que ces courbes permettent de distinguer trois catégories de dynamique verticale: la dynamique biocyclique (Ca, Mg, K, P ...); la dynamique chimique (Na); la dynamique chimico-biocyclique (Mn en conditions partiellement réductrices).

La figure 1 donne un exemple de courbes observées en hêtraies ardennaises sur sols bruns acides.

Parmi les indices numériques de répartition verticale, nous utilisons spécialement trois paramètres, dont les valeurs s'obtiennent par calcul; il s'agit des trois indices suivants:

Le coefficient de concentration hologranique (Ch), qui exprime le rapport entre les quantités d'un élément

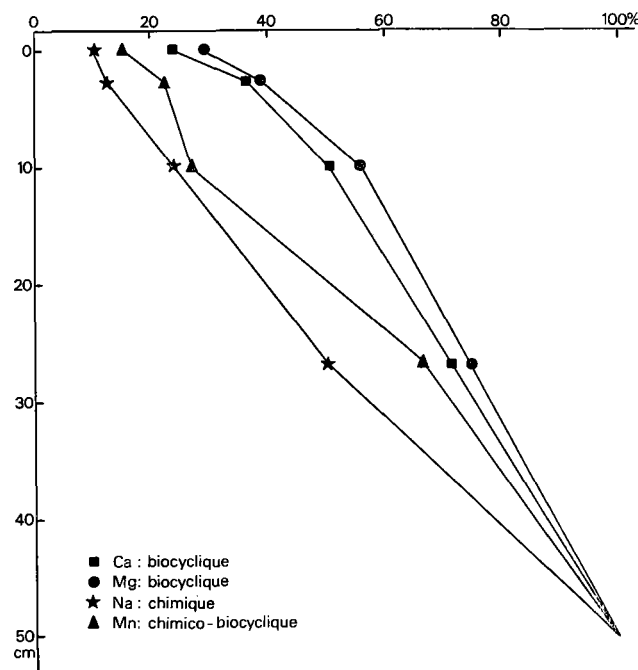


FIG. 1. Courbes cumulatives de répartition relative des éléments biogènes, Ardenne belge, hêtraie.

donné accumulé dans les horizons holorganiques de surface et les quantités de cet élément compris dans tout le profil, considéré, généralement, sur une épaisseur de 50 cm.

La profondeur de demi-réserve ($R^{1/2}$), qui s'exprime par la profondeur à laquelle on atteint la moitié de la quantité totale d'un élément donné présent dans le profil.

L'indice de répartition verticale (I_{rv}), qui exprime les variations d'un caractère quantitatif donné par unité de hauteur ou d'épaisseur du profil. Il se calcule par la formule : $I_{rv} = \frac{(x) - (x')}{Px' - Px}$, dans laquelle (x) et (x')

représentent les concentrations de l'élément dosé dans les horizons extrêmes considérés en commençant par le plus superficiel (x) et Px et Px' les profondeurs moyennes en décimètres.

A titre d'exemple, nous donnons, ci-après, trois cas d'application de ces indices à nos travaux en Ardenne (tableaux 7, 8 et 9).

Les indices d'équilibre ionique

Les équilibres ioniques du sol ont une importance physiologique sur laquelle il est inutile de revenir dans ce document. Ils revêtent également une signification écosystémique certaine, dans la mesure où le statut chimique qualitatif du sol résulte, pour une large part, du jeu des cycles annuels des éléments chimiques.

Il est, en effet, bien connu que celui-ci peut modifier progressivement les équilibres primitifs du sol et ce d'autant plus intensément que la garniture ionique du sol et son degré de saturation en bases sont plus faibles au départ (Laudelout, 1955).

On peut donc concevoir que, dans les sols acides, tels ceux que nous étudions principalement, la végétation en arrive, progressivement, à imposer au sol un équilibre ionique proche de celui de ses retombées annuelles.

Nous avons entamé une étude à ce sujet ; elle est en cours de développement.

TABLEAU 7. Valeurs moyennes du coefficient de concentration holorganique dans divers écosystèmes ardennais.

Écosystème	Coefficient de concentration holorganique (Ch) ^a , en					
	Ca	Mg	K	Na	Mn	P
Hêtraie	23,5	27,7	18,0	10,6	15,1	16,0
Taillis	18,0	8,0	7,7	2,2	3,8	8,8
Pessière	40,0	15,9	20,0	26,3	20,9	19,5

a. Dans les horizons holorganiques, les éléments sont déterminés après minéralisation à l'acide perchlorique; dans le solum, ils sont dosés dans la solution obtenue par échange avec NH_4Cl 1% (cations ou acide citrique 1% (phosphore).

F. Delecour.

TABLEAU 8. Valeurs moyennes de la profondeur de demi-réserve ($R^{1/2}$) et leurs coefficients de variation, en hêtraie ardennaise (épaisseur totale du profil: 50 cm).

Élément	$R^{1/2}$	V
	en cm	%
Ca	11,4	41
Mg	7,3	70
K	13,2	26
Na	23,8	4
P	13,0	49
Mn	11,7	54

F. Delecour.

TABLEAU 9. Indices de répartition verticale (I_{rv}) de l'hydrogène échangeable, entre les horizons A11 et A31, en fonction du type d'humus, en hêtraie ardennaise.

Type d'humus	I_{rv} (valeurs extrêmes observées)
Mull	1,84-6,95
Moder mulleux	5,55-14,21
Moder	7,12-13,52
Dysmoder	15,83-25,83
Moder avec microgley	23,70-30,39
Dysmoder à tendance mor	37,80

F. Delecour.

A titre d'exemple, nous donnons des valeurs du rapport Ca/Mg, en raison de l'économie particulière du magnésium dans les sols acides (Chernov et Maksimova, 1958; Barshad, 1960). Nous pourrions également fournir des renseignements sur d'autres rapports, tels Ca/K, Mg/K, alcalino-terreux/alcalins.

On est loin de connaître la signification physiologique réelle des rapports ioniques généralement considérés. Mais ils sont intéressants en eux-mêmes, ils constituent une forme particulière d'indices de répartition des éléments chimiques.

Dans les deux tableaux 10 et 11, nous livrons quelques valeurs obtenues pour des hêtraies de l'Ardenne belge.

En bref, ces tableaux suscitent les observations suivantes: l'importance du matériel géologique de départ sur la composition chimique des retombées (tableau 10); l'importance de la phytocénose, en l'occurrence les types de hêtraies, sur les rapports cationiques considérés, pour un même substrat géologique (tableau 11).

TABLEAU 10. Variations du rapport Ca/Mg, dans les couches holorganiques de divers types de hêtraies de l'Ardenne.

Substrat géologique	Type de hêtraie ^a	Rapport Ca/Mg	
		Retombée annuelle (A)	Horizons (Ao [L])
Siégénien	<i>Luzulo-Fagetum festucetosum</i>	1,92	1,37
	<i>Luzulo-Fagetum</i>	1,59	1,47
Gédinnien	<i>Luzulo-Fagetum festucetosum</i>	3,28	1,63
	<i>Luzulo-Fagetum</i>	2,68	1,65

^a. Noirfalise, 1956.
F. Delecour.

TABLEAU 11. Évolution du rapport Ca/Mg dans les profils de hêtraies à fêtuque et à luzule de l'Ardenne sur même substrat géologique.

Horizon	Profondeur moyenne en cm	Rapport Ca/Mg	
		<i>Luz.-Fagetum festucetosum</i>	<i>Luz.-Fagetum</i>
A 11	2	1,16	0,73
A 12	9,5	0,77	0,52
A 31	27,5	1,08	0,61
A 32	50	1,63	0,77
II C	75	1,46	0,83

F. Delecour.

LES INDICES DE DÉCOMPOSITION ORGANIQUE ET DE CIRCULATION BIOCYCLIQUE

Les échanges énergétiques et chimiques entre la végétation et le sol constituent un des aspects les plus importants du fonctionnement interne des écosystèmes.

Qualitativement et quantitativement, ces échanges sont, en grande partie, conditionnés par le climat. Ils sont influencés également, d'une manière spécifique, par la nature du couvert végétal, qu'il s'agisse de végétations naturelles ou artificielles.

Des lois, le plus souvent exponentielles, ont été définies pour caractériser le mode de décomposition des matériaux organiques abandonnés sur le sol ou dans le sol par la végétation. Citons les travaux de Hardon (1936), Jenny *et al.* (1949), Hénin et Turc (1949), Odum (1959), Bartholomew et Kirkham (1960), Laudelout *et al.* (1960), Olson (1963), Maldague (1967), etc.

A l'état stationnaire, il existe un rapport constant entre la quantité de cet élément ramenée au sol par la retombée annuelle et la quantité de cet élément considérée sur une épaisseur suffisamment caractéristique du profil.

Suivant cette épaisseur on peut définir des paramètres de plusieurs formes, dont nous retenons deux exemples: le coefficient de décomposition des litières et l'indice de vitesse ou d'intensité de circulation.

Coefficient de décomposition des litières

Les horizons holorganiques étant le siège de phénomènes biologiques très importants, Jenny *et al.* (1949) ont proposé un coefficient de décomposition qui peut se définir par la formule $K = \frac{A}{A + L}$, dans laquelle A représente les retours annuels (*annual fall*) et L, le poids des horizons holorganiques Ao (*litter*).

Les valeurs de ce coefficient s'expriment le plus souvent en matières organiques totales, en carbone ou en azote, ou en valeurs énergétiques. On peut en donner aussi des expressions en d'autres éléments nutritifs : S, P, Ca, K, etc. Dans ce cas, cependant, on pourra préférer une dénomination de "coefficient de libération".

Ce coefficient de décomposition-libération indique dans quelle mesure les éléments ont tendance à s'accumuler dans les horizons Ao au cours des processus de décomposition-humification. Il apparaît donc comme une expression partielle de la vitesse de circulation des éléments.

Des valeurs du coefficient de décomposition peuvent être trouvées dans les travaux de Jenny *et al.* (1949), Manil *et al.* (1963, 1964), Lemée (1966), Maldague (1967). D'autres données ardennaises figureront dans une publication de notre centre, en cours de préparation.

Le tableau 12 donne les valeurs moyennes pluriannuelles, en matières sèches, du poids des retombées annuelles, de la litière et du coefficient de décomposition, calculé sur cette base, en hêtraies et pessières ardennaises.

TABLEAU 12. Poids des retombées annuelles, des litières et coefficients de décomposition K, en hêtraie et pessière ardennaises.

Écosystème	Région, indice phyto-géographique ^a	Poids (en t/ha)		K
		Retombées (A)	Litières (L)	
Hêtraie	<i>mba</i>	3,25	14,8	18,0
	<i>mba</i>	3,4	14,4	19,1
	M	3,4	14,0	19,5
	MB	3,3	15,4	17,6
	MBA	3,5	27,9	11,1
	MBA	2,6	28,7	8,3
Pessière <i>Picea abies</i>	MBA	2,75	23,8	10,4
	MBA	2,25	79,2	2,8
	MBA	2,15	57,7	3,6

^a. Les sigles utilisés rendent compte de l'intensité plus ou moins grande des influences médio-européenne montagnarde (m, M), boréale (b, B) et atlantique (a, A), sur la flore spontanée (*Atlas de Belgique*, planche 19 B, Comité national de géographie).

F. Delecour.

Les données de ce tableau expriment très bien les variations entre les écosystèmes hêtraie et pessière et, au sein de la hêtraie, les importantes variations dues, vraisemblablement, à des nuances climatiques régionales, les trois régions à coefficient faible correspondant à des zones phytogéographiques bien définies, aux tendances atlantiques le plus marquées.

Nous disposons également d'un grand nombre de données concernant les coefficients de décomposition-libération exprimés par rapport à différents éléments biogènes. En résumé, on peut dire que les valeurs exprimées en matières sèches ou en carbone sont à peu près identiques. Les valeurs exprimées en N, S et P sont inférieures aux précédentes de 50%, en moyenne, mais très comparables entre elles. Par contre, les valeurs données en Ca ou K sont beaucoup plus élevées. Le tableau 13 donne quelques valeurs moyennes.

TABLEAU 13. Coefficients de décomposition-libération moyens et leurs coefficients de variation (V) en hêtraie ardennaise (moyennes de cinq années, en 14 stations).

Base d'expression	K moyen	V (%)
Matières sèches	14,5	33,1
Carbone	15,8	33,5
Azote	9,4	40,4
Phosphore	10,4	34,6
Soufre	9,0	38,9
Calcium	22,0	20,0
Potassium	27,6	25,0

F. Delecour.

Les indices de vitesse ou d'intensité de circulation

Les indices d'intensité ou de vitesse de circulation, utilisés par plusieurs auteurs (Olson, etc.), s'expriment par la relation $K = \frac{A}{\bar{X}}$, dans laquelle A donne le poids d'un élément donné ramené au sol par les retours annuels et X, la quantité totale d'un élément dosé dans le profil sous une forme conventionnellement admise.

Comme le précédent, K, le coefficient *k* est surtout utilisé comme indice de l'évolution organique. Il s'exprime en matières organiques totales, en carbone, en azote ou en valeur énergétique.

Mais il peut s'exprimer également en éléments chimiques tels K, Ca, Mg, etc.

La signification écosystémique de ce coefficient est souvent limitée par le fait qu'on détermine, en général, uniquement le poids des éléments compris dans les retombées aériennes, en négligeant les apports radiculaires. Toutefois, comme ceux-ci sont sensiblement du même ordre de grandeur relative dans les principales phytocénoses, considérées à l'échelle mondiale — 23 à 30%

du total, selon Rodin et Bazilevich (1967) — ce coefficient possède cependant une valeur écosystémique indéniable.

Le tableau 14 donne un exemple d'utilisation de ces indices pour comparer deux pessières (*Picea abies*) de substitution avec les hêtraies originelles voisines.

TABLEAU 14. Indice d'intensité de circulation, *k*, dans des hêtraies et pessières ardennaises, en même situation écologique.

Écosystèmes	Indice <i>k</i> , exprimé en			
	N	P	Ca	K
Hêtraie I	0,62	2,03	10,23	7,74
Pessière I	0,37	0,76	3,33	1,59
Hêtraie II	0,44	1,01	4,15	3,61
Pessière II	0,30	0,55	2,78	1,21

F. Delecour.

Nous n'entrerons pas ici dans la discussion concernant l'applicabilité de ces indices. Signalons uniquement que le facteur géologique conserve une réelle importance en Ardenne.

LES INDICES D'ACIDITÉ

Parmi les facteurs de croissance indirects, différentes expressions de l'acidité des sols sont intéressantes à considérer.

Le "profil acide" des sols forestiers ardennais comporte deux niveaux principaux successifs: un niveau de production protonique primaire — représenté essentiellement par les horizons holorganiques — et un niveau de production protonique induite (horizons hémorganiques et minéraux) lié à l'apparition dans le milieu d'aluminium échangeable.

D'après nos observations, on peut estimer que les ions Al portent quelque 50 à 60% de l'acidité d'échange dans les horizons A1 et 80% dans les horizons A3.

L'acidité totale est déterminée selon Mehlich (1948); l'acidité d'échange est déterminée par la technique de Yuan (1959), qui permet de faire la part de l'activité organique ou minérale (Al⁺⁺⁺).

Ces diverses fractions sont en corrélation plus ou moins étroite entre elles (Manil *et al.*, 1963; Attar, 1967). Il en résulte que, pour la caractérisation des sols, on aboutit à des conclusions parallèles, en utilisant l'un ou l'autre de ces indices d'acidité.

L'importance écologique de l'acidité repose, d'une part, sur le fait que ce facteur est un reflet de la biodynamique générale du sol et, d'autre part, sur les propriétés de toxicité que l'aluminium manifeste vis-à-vis des végétaux. L'aluminium échangeable apparaît ainsi comme un indice d'acidité très intéressant. Dans notre cas, son caractère de toxicité n'est à prendre en considération que pour de jeunes plantules qui doivent développer leur

système racinaire dans les horizons superficiels, les plus riches en Al.

L'exemple de la figure 2 (emprunté à Attar, 1967) montre que la productivité apparaît en corrélation négative avec les propriétés édaphiques liées à l'acidité, mais selon des lois qui varient avec le substrat géologique.

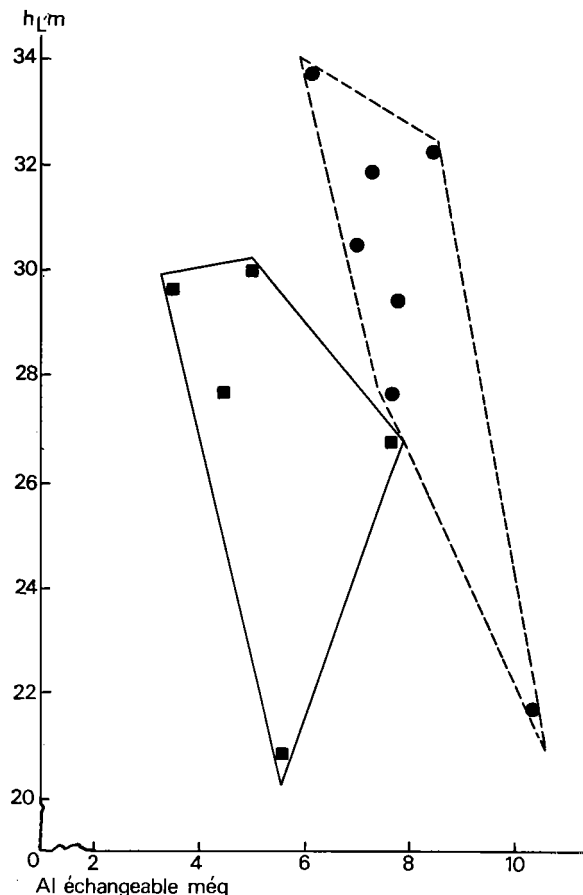


FIG. 2. Relation entre la productivité (hauteur moyenne de Lorey, rapportée à cent cinquante ans h_L) et l'acidité du sol (teneur en Al échangeable de l'horizon A 11), en hêtre ardennaise.

■ Secteur siégénien

● Secteur gédinnien

NIVEAUX D'ÉCOSYSTÈME

Pour terminer ce rapport nous présentons au tableau 15 un essai d'application d'indices biodynamiques spécifiques à quatre niveaux d'écosystème considérés.

Le niveau supérieur est celui de la hêtraie acidophile de l'Ardenne, dont l'édaphotope appartient uniformément au groupe des sols bruns acides du type AI/A3/(B)/C, caractérisé, entre autres, par une uniformité chimique relative, marquée par les formes échangeables des éléments au sein des horizons minéraux A3, (B) et C (voir par. 23.2).

Le niveau suivant est celui du climat régional, pour lequel les indices de décomposition organique de Jenny nous paraissent caractéristiques.

Le niveau lithologique, pour un même climat régional, se caractérise, entre autres, par des indices liés à la complexation organo-minérale ou à la libération d'aluminium échangeable.

Enfin le niveau inférieur est celui du climat local. Pour un même substrat géologique, il existe toute une série de nuances d'humification marquée par des différences générales du rapport C/N, de l'acidité (aluminium échangeable entre autres) et de la productivité.

Je tiens à remercier mes collaborateurs MM. F. Delecour, G. Hanotiaux, H. van Praag et F. Weissen pour leur participation à la rédaction de ce rapport.

TABLEAU 15. Caractérisation édaphique de niveaux d'écosystème (hêtraie ardennaise).

Niveau	Indices de caractérisation		Valeurs des indices					
			Ca méq	Mg méq	K méq	Na méq	Mn mg	P mg
Niveau général de la hêtraie ardennaise	Eléments échangeables dans les horizons minéraux	A 31	0,24	0,30	0,10	0,12	3,3	3,9
		A 32	0,21	0,22	0,07	0,10	2,6	1,8
		II C	0,20	0,21	0,07	0,09	1,1	1,0
			M ^a	MB	mba	MBA		
			19,5	17,6	18,5	9,9		
Région = climat régional	Coefficient de décomposition K (en matières sèches)	—	Siégénien		Gédiinnien			
Secteur = géologie	Rapport des matières humiques aux matières organiques totales, MHT/HT (moyenne du profil)	FFf ^b	9,8		14,6			
		FFa	9,3		20,4			
		FFt	11,4		17,6			
		LFt	10,8		14,1			
	Al échangeable de l'horizon A 11	FFf	3,47		5,98			
		FFa	4,77		8,27			
		FFt	4,33		7,19			
		LFt	7,74		7,55			
			FFf mull acide	FFa mull acide	FFt moder mulleux	LFt moder	LFm moder	
	Station = climat local (chaîne topographique)	Rapport C/N global	—	17,0	18,9	19,5	20,2	22,1
	Al échangeable, moyenne du profil (méq/100 g)	—	2,59	2,63	3,42	4,12	4,32	
	Productivité: Wiedemann, Matières sèches (t/ha/an)	—	II.9	II.8	III.3	III.5	IV.8	
		—	8,5	8,6	8,2	7,9	6,4	

a. Les sigles phytogéographiques utilisés rendent compte de l'importance plus ou moins grande des influences médio-européenne montagnarde (m, M), boréale (b, B) et atlantique (a, A).

b. FFf: *Luzulo-Fagetum festucetosum*, var. à *Lamium* et fougères; FFa: *Luzulo-Fagetum festucetosum*, var. à *Anemone* et *Milium*; FFt: *Luzulo-Fagetum festucetosum*, var. typique; LFt: *Luzulo-Fagetum typicum*; LFm: *Luzulo-Fagetum vaccinietosum* (Noirfalise, 1956).

Summary

Forest edaphology — principles and research techniques (G. Manil)

The author surveys the methods and techniques used in soil science research in the forest zone with reference to: the original factors that determined the development of forest ecosystems; the properties induced in a particular soil by biocenotic activities.

The following points in particular are dealt with.

Pedolithological definition of forest ecosystems

The physical, physico-chemical and chemical properties of soils are largely determined by the parent material.

Research is concerned primarily with the factor of texture, with formation of the organo-mineral complex

and with the chemical and trophic influence of the parent material.

Induced properties of forest ecosystems

Attention is focused mainly on the search for soil indices, of a biodynamic nature, related to the productivity of ecosystems.

Research is concerned with:

the organic complex of soils viewed from the morphological, chemical, biochemical and biofunctional angles; indices denoting the distribution of nutrients, horizontally or vertically (chemical and trophic profiles); indices of ionic equilibrium; indices relating to organic decay (litter decay coefficient) and turnover; acidity indices.

Bibliographie/Bibliography

- ALEXANDROVA, L. N. 1967. Possible ways of fulvic acid formation in soil. *Soil Chemistry and Fertility, I.S.S.S., Comm. II and IV, Aberdeen*, 1966, p. 73-77.
- ATTAR, A. R. el. 1967. Contribution à l'étude méthodologique des sols forestiers des hêtraies acidophiles de Belgique. Thèse (manuscrit, 4 vol.), Gembloux, Faculté des sciences agronomiques de l'État.
- BARSHAD, I. 1960. Significance of the presence of exchangeable magnesium ions in acidified clays. *Science*, vol. 131, p. 988-990.
- BARTHOLOMEW, W. V.; KIRKHAM, D. 1960. Mathematical description and interpretations of culture induced soil nitrogen changes. *Trans. 7th Int. Congr. Soil Sci., Madison*, vol. II, p. 471-477.
- BIRCH, H. F.; FRIEND, M. T. 1956. The organic matter and nitrogen status of East African soils. *J. Soil Sci.*, vol. 7, p. 156-167.
- BODMAN, G. B.; MAHMUD, A. J. 1932. The use of the moisture equivalent in the textural classification of soils. *Soil Sci.*, vol. 33, p. 363-374.
- CHANG, S. C.; JACKSON, M. L. 1957. Fractionation of soil phosphorus. *Soil Sci.*, vol. 84, p. 133-144.
- CHEKNOV, V. A.; MAKSIMOVA, V. S. 1958. Austauschreaktionen zwischen adsorbierten Wasserstoffionen und den Al- und Mg-Ionen in Tonen. *Trans. I.S.S.S., Comm. II and IV, Hamburg*, vol. 2, p. 179-182.
- DEAN, L. A. 1938. The effect of rainfall on carbon and nitrogen contents, and carbon-nitrogen ratio of Hawaiian soils. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.*, vol. 2, p. 455-459.
- DUCHAUFOUR, Ph. 1965. *Précis de pédologie*. Paris, Masson. 481 p.
- EHWALD, E. 1956. Über einige Probleme der forstlichen Humusforschung, besonders die Entstehung und die Einteilung der Waldhumusformen. *Dtsch. Akad. Landw. zu Berlin, Sitzungsber.*, vol. 5, fasc. 2. 44 p.
- ELLENBERG, H. 1964. Stickstoff als Standortsfaktor. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, vol. 77, n° 3, p. 82-92.
- FLAIG, W. 1964. Chemische Untersuchungen an Humusstoffen. *Z. Chem.*, n° 7, p. 253-265.
- GASHO, G. J.; STEVENSON, F. J. 1968. An improved method for extracting organic matter from soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.*, vol. 32, p. 117-119.
- HARDON, H. J. 1936. Factoren die het organische stof en stikstofgehalte van tropische gronden beheersen. *Landbouw, Buitenz.*, vol. 18. 24 p.
- HARTMANN, F. 1952. *Forstökologie*. Vienne, Fromme. 461 p.
- HÉNIN, S.; TURC, L. 1949. Essai de fractionnement des matières organiques du sol. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, vol. 35, p. 41-43.
- HOCKENSMITH, R. D.; TUCKER, E. 1933. The relation of elevation to the nitrogen content of grassland and forest soil in the Rocky Mountains of Colorado. *Soil Sci.*, vol. 36, p. 41-45.
- HOOVER, M. D.; LUNT, H. A. 1952. A key for the classification of forest humus types. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.*, n° 16, p. 368-370.
- JANSSON, S. L. 1958. Tracer studies in nitrogen transformation in soil with special attention to mineralization-immobilization relationships. *Kgl. Lantbruks-Högskol. Ann.*, vol. 24. 101 p.
- JENNY, H. 1965. Bodenstickstoff und seine Abhängigkeit von Zustandfaktoren. *Z. PflErnähr. Düng.*, vol. 109, p. 97-112.
- ; GESSEL, S. P.; BINGHAM, F. T. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.*, vol. 68, p. 419-432.
- ; RAYCHAUDHURI, S. P. 1960. *Effect of climate and cultivation on nitrogen and organic matter reserves in Indian soils*. New Delhi, Indian Council of Agricultural Research. 126 p.
- KONONOVA, M. M. 1961. *Soil organic matter*. Trad. Nowakovsky, T. Z. et Greenwood, C. A. Oxford, London, Pergamon Press. 450 p.
- KUBIENA, W. L. 1953. *The soils of Europe*. London, Thomas Murby. 318 p.
- LAUDELOUT, H. 1955. Certains aspects des relations sol-plante en région équatoriale congolaise. *Pédologie*, vol. 5, p. 17-24.
- ; MEYER, J.; PEETERS, A. 1960. Les relations quantitatives entre la teneur en matière organique du sol et le climat. *Agricultura*, n° 8, p. 103-140.
- LEMÉE, G. 1966. Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, n° 113, p. 305-323.
- MALDAGUE, M. E. 1967. Aspects faunistiques de la fertilité des sols forestiers et spécialement des sols forestiers équatoriaux. Thèse. Louvain, Centre de chimie biologique et colloïdale du sol. 265 p.
- MANIL, G. 1963a. Profil chimique, solum biodynamique et autres caractéristiques écologiques du profil pédologique. *Science du sol*, n° 1, p. 31-46.
- 1963b. Niveaux d'écosystèmes et hiérarchie de facteurs écologiques. *Bull. Acad. Belg., Cl. Sci.*, vol. 49, n° 6, p. 603-623.
- 1964. Observations sur l'écologie de l'humification en conditions naturelles. *Ann. Inst. Pasteur*, n° 107, suppl. n° 3, p. 197-210.
- ; DELECOUR, F.; FORGET, G.; ATTAR, A. el. 1963. L'humus, facteur de station dans les hêtraies acidophiles de Belgique. *Bull. Inst. agron. Gembloux*, n° 31, p. 28-102 et 183-222.
- MEHLICH, A. 1948. Determination of cation- and anion-exchange properties of soils. *Soil Sci.*, vol. 66, p. 429-445.
- NOIRFALISE, A. 1956. La hêtraie ardennaise. *Bull. Inst. agron. Gembloux.*, n° 24, p. 208-239.
- ODUM, E. P. 1959. *Fundamentals of ecology*. 2nd ed. Philadelphia, London, Saunder. 384 p.
- OLSON, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, vol. 24, n° 2, p. 322-331.
- RODIN, L. E.; BAZILEVICH, N. I. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Edinburgh, Oliver and Boyd. 288 p.
- SIMON, K. 1929. Über die Herstellung von Humusextrakten mit neutralen Mitteln. *Z. PflErnähr. Düng.*, vol. 14, p. 252-261.
- TIURIN, I. V. 1951. Vers une méthode d'analyse pour l'étude comparative des constituants de l'humus du sol. *Trav. Inst. des sols Dokutch.*, n° 38. 32 p. (En russe.)
- WILDE, S. A. 1954. Forest humus: its genetic classification. *Trans. Wis. Acad. Sci.*, vol. 43, p. 137-163.
- 1966. A new systematic terminology of forest humus layers. *Soil Sci.*, vol. 101, p. 403-407.
- YUAN, T. L. 1959. Determination of exchangeable hydrogen in soils by a titration method. *Soil Sci.*, vol. 88, p. 164-167.

The ecological information value of soil chemical data

B. Ulrich

Professor, Institut für Bodenkunde und Waldernährung der
Universität Göttingen, Mitscherlichstrasse 3,
D - 351, Hann-Münden (Federal Republic of Germany)

CONTENTS

Derivation of relevant parameters
Capacity terms
Bioelement inventory
Intensity terms
Dimensionless ratios
Further trends
The variability of soil chemical properties
Conclusions
Résumé

The soil is the supplier of growth factors to the plant, either alone as for nutrients, or together with the atmosphere as for water. It is the task of ecopedology to characterize the soil as a growth medium. For this purpose, relevant parameters must be defined and methods for their measurement must be developed.

DERIVATION OF RELEVANT PARAMETERS

For the derivation of relevant parameters, a simple model concerning the relationships between soil and plant may be introduced. There are reasons to assume that the driving forces for nutrient uptake from soil by the plant lie in the plant and in the atmosphere. As a rough approximation we may look at the plant as a continuously expanding space, built up from organic matter. By physiological processes, this nutrient-free space is partially filled with nutrients. Since both processes, the build-up of organic matter and the influx of nutrients, are physiologically combined, there exists a feedback mechanism controlling growth as well as nutrient uptake. In this model the ultimate driving force of nutrient uptake is light energy.

This model may be complemented by another which represents water transport from the soil, through the plant, and to the atmosphere by transpiration, as a result of a gradient in relative humidity between soil and air. If this water contains solutes, these solutes (bioelements) are accumulated in any part of the plant. The accumulation of solutes within the plant causes a gradient of solute concentration between plant and soil. As a result of this gradient, solutes may diffuse out of the plant and back to the soil. For the purpose of this model, we consider bioelement uptake as being composed of an influx proportional to water flux and bioelement concentration of the water, and an efflux proportional to the concentration gradient existing between plant and soil.

Both models are poor physical representations of living processes not yet understood, and both models show only part of the reality. From the point of view of the ecopedologist, the following conclusions may be drawn from these two models:

1. The ultimate driving forces for nutrient fluxes from soil to plant lie somewhere outside the soil.
2. A transport of bioelements from soil to plant root may occur by mass flow and by diffusion.
3. A diffusion transport from root to soil seems possible.
4. The plant may influence the soil environment of the root by root excretions and rhizosphere activity.

From these considerations it becomes clear that the action of the plant on the soil results first of all in changes of the soil solution in the root environment. One might expect, therefore, that the composition of the soil solution would represent an important ecological soil parameter by itself. On the other hand, the ions in soil solution have a tendency to equilibrate with ions bound in the solid soil phase. The composition of the soil solution is primarily dependent upon equilibration processes between the solid and liquid phases, hence the type of chemical binding of an element in soil and the amount present in a specific binding form become more important as the weight of that compound in the equilibration processes increases.

CAPACITY TERMS

The amounts of bioelements present in specific binding forms exhibit extensive properties of the soil and are expressed in the form of capacity terms. Extensive properties depend upon the mass: doubling the mass yields double the amount of extensive properties. Extensive properties of a system are therefore additively composed of the extensive properties of the various parts of the system.

Since a soil in nature has no clear-cut border, but represents a three-dimensional cut-out of the pedosphere, all extensive properties should be related to area (ha) and depth of the soil horizon investigated. This means that volume samples have to be taken or the volume weight of the soil must be determined separately.

The question remains: which of the binding forms of bioelements in soils are ecologically important? This question can only be answered in relation to the purpose of the investigation.

BIOELEMENT INVENTORY

In the bioelement inventory, not only the soil is considered but also the vegetation cover, both components of the site divided up in different strata. In this case it may be quite informative to define the capacity term in relation to the turnover possibility, that is, to define a mobilizable pool of bioelements at the site. In principle,

one can assume that all bioelements taken up by plants and stored in plant cover or in the top organic layer of forest soils have already been subjected to turnover and belong therefore in total to the mobilizable pool, irrespective of the binding form. For the bioelements in soil, on the other hand, a subdivision is possible, leaving out binding forms with commonly very low turnover rates from the mobilizable pool. It seems sufficient, for example, to consider for the bioelement inventory from the soil phosphate fractions the sum of calcium-, aluminium-, iron-phosphates and organic bound phosphorus and to leave out the occluded phosphates which have no chance of going into solution and being taken up by the plant. In the case of the main cations, only the exchangeable cations can be attributed to the mobilizable pool.

Table 1 gives an impression of the information value of bioelement inventories. It can be seen from the table that, in the very acid soils prevailing in the Solling district, a great part of the mobilizable pool of cations present at the site has been translocated to the stand. Since the stand is the first spruce generation at the site and the top humus layer has developed from spruce litter, it follows from the table that at least 40 per cent of the total nitrogen store in the original soil has been translocated to the stand without returning to the mineral soil.

Bioelement inventories allow conclusions on

1. The bioelement stores of soil and site in comparison to others.
2. The effect of vegetation cover on distribution of bioelement stores between different strata of a site.
3. The demand on nutrient stores of soil by vegetation cover.
4. The effects of bioelement export from the site, e.g. by utilization of parts of the vegetation; in this case the vegetation cover should be differentiated within the appropriate strata.
5. The effects of bioelement import to the site, e.g. by fertilization. Different fertilized plots can be compared and a bioelement balance can be made up to find out in which strata the element added by fertilization occurs, or which fraction was lost, etc. In this case the soil should be differentiated into more strata.

TABLE 1. Bioelement inventory (kg/ha). Spruce, 100 years old, on acid brown earth in the Solling district

	N	P	K	Ca	Mg
	total	mobilizable			
Stand ¹	800	100	400	700	80
Top humus layer	2 000	80	100	200	40
50 cm soil	4 000	600	200	200	20
Σ	6 800	780	700	1 100	140

Preliminary data.

INTENSITY TERMS

Intensive properties are independent of mass and non-additive: they have the same value irrespective of the soil mass considered. Typical intensity terms of a soil are as follows:

1. Dimensionless ratios, such as the C/N ratio; equivalent fractions of exchangeable cations (that is, the fraction of an exchangeable cation at the equivalent sum of all exchangeable cations, often called saturation degree); equivalent fractions of cations or anions in the soil solution (definition as above).
2. Concentrations or activities of ions in the soil solution, such as the pH-value.
3. From ion activities in soil solution, derived chemical or electrochemical potentials or similar parameters, such as Schofield's potentials.

In principle, all values related to a unit of volume or weight, such as content of bioelement per gramme of soil, are intensity terms; we may call them "solid soil phase concentrations". Their information value as intensity terms is low, however, because they do not reflect any real physicochemical property of the soil. A lot of information can be gained by multiplying "solid soil phase concentrations" by the volume weight of soil, thus converting these figures into capacity terms of ecological significance.

DIMENSIONLESS RATIOS

The information value of dimensionless ratios may be recalled by considering the C/N ratio. The C/N ratio in soil serves to characterize the nitrogen status in respect to potential mineral nitrogen mobilization. The C/N ratio in litter is used as an indicator for ease of decomposition of litter. The C/N ratio in leaves is the best characteristic we have to estimate the nitrogen supply of a stand (as a matter of fact, usually the N-content of leaves is used for this purpose, but since the carbon content of leaves varies little, the N-content reflects immediately the C/N ratio). It is well known that a tree species with a low C/N ratio in the leaf produces litter with a low C/N ratio, which therefore is easily decomposable, and litter with a narrow C/N ratio produces soil organic matter with a low C/N ratio. This example shows that dimensionless ratios are extremely well suited to compare completely different strata at one site, or the same strata at different sites. If the ratio is well adapted to the system under investigation, as the C/N ratio is, then whole complex process chains are more or less specifically characterized. Thus, in favourable cases, the use of ratios allows the comparison of complex processes.

There is a real need for such measures. We should therefore explore the possibility of constructing ecologically significant ratios for the more important bioelements. As stated above, the bioelement concentration in the solid soil phase as well as in soil solution can be expressed as a

dimensionless ratio by calculating the equivalent fraction. The same can be done for the bioelement concentration in leaves or in total stands or for the bioelement uptake as calculated from bioelement fluxes. By doing so, one obtains for each bioelement and each part of the system a dimensionless figure which can be used for comparison.

Table 2 contains an example. Here, for the main cations, the ion uptake for a spruce stand was calculated from the cation fluxes in litter, canopy drip and open land precipitation. The cation concentration in the flux taken up was expressed as equivalent fraction ($X^{A'}$). For the same site the equilibrium soil solution (ESS) of the root zone was collected, analysed and the cation concentration in ESS also expressed as equivalent fractions (X^{ESS}).

By dividing $X^{A'}$ by X^{ESS} one obtains a figure which may be interpreted as the ion uptake selectivity coefficient, because the figure expresses the relationship which exists between the relative concentrations in ion uptake flux and in soil solution respectively. From Table 2, therefore, it may be concluded that potassium and calcium are taken up selectively, sodium is highly discriminated, and magnesium, aluminium and iron are taken up in nearly the same proportions as they are present in soil solution.

FURTHER TRENDS

I shall not dwell on further trends in ecological soil investigations because the discussions between pure soil scientists are not yet finished. However, the trends may be outlined under the following headings:

1. Capacity-intensity relationships founded on physicochemical background.
2. Determination of diffusion coefficients and separation of diffusion and mass flow transport.
3. Construction of mathematical models for calculation of bioelement accumulation in a crop.

The problem of capacity-intensity relationships is important for characterizing bioelement stores in soil in terms of energy level. The objective is the mathematical description of equilibria between the solid soil phase and soil solution. As an example, the description of cation exchange equilibria with the aid of the GAPON equation

TABLE 2. Ion uptake selectivity coefficient for a spruce stand

	Na	K	Ca	Mg	Al	Fe
Equiv. fract. ion uptake ($X^{A'}$)	.073	.18	.56	.074	.081	.026
Equiv. fract. ESS (X^{ESS})	.50	.10	.20	.072	.10	.027
$k_{upt} = X^{A'}/X^{ESS}$.15	1.8	2.8	1.0	.81	.96

may be cited. The control of these equilibria should help a great deal in the construction of mathematical models for the calculation of bioelement uptake.

The necessity of determining diffusion coefficients and separating diffusion and mass flow transport of bioelements results from the models of bioelement uptake cited above.

THE VARIABILITY OF SOIL CHEMICAL PROPERTIES

In Table 3 some data are listed from the soils of the Solling project. The mean element content of the mineral soil is given, together with the variation coefficients due to analytical error (S_E), sampling in plots (S_P) and interaction between sampling in plots and depth. The plot size is around 0.5 ha. From each plot two mixed samples were taken for each depth; each mixed sample consisted of six samples distributed over the total plot. Before selecting the plots the soil was mapped, so that the soils of different plots and within a plot can be regarded as belonging to the same soil unit.

Due to the extremely low content of exchangeable cations in the very acid soil of the Solling district, the analytical errors are relatively high, the mean error being 14 per cent. The spatial variability within plots without considering depth varies between 6 and 60 per cent, the mean being 21 per cent. This variability can be regarded as the variability of mineral soil stores in a bioelement inventory, such as in Table 1, where the mineral soil is not differentiated according to depth. If the single depths of mineral soil are considered, the spatial variability increases considerably, owing to the strong interaction between sampling in plots and depths which can be seen from Table 3.

The data show that there is no need to develop a more precise analytical procedure, provided that not a soil *sample* but a soil *area* is to be characterized. The data show, further, that comparisons between different soils can be made only if large differences, of at least 50 per cent of the mean value, occur. As a matter of fact, the spatial variability of natural soils may prohibit the utilization of data in cases where no care is taken to measure the spatial variability inherent in the sampling procedure.

TABLE 3. Analytical and spatial variability of bioelement content in mineral soil (data from Solling project)
 S_E = standard deviation due to analytical errors
 S_P = standard deviation due to sampling in plots
 S_{P+C} = standard deviation due to interaction between sampling in plots and depth

	\bar{X}	S_E	S_P (in % of \bar{X})	S_{P+C}
Total nitrogen percentage	0.1149	0.73	8.18	12.84
Exchangeable H ⁺ ($\mu\text{val/g}$)	4.106	10.21	27.20	40.85
Exchangeable Na ⁺ ($\mu\text{val/g}$)	1.012	19.48	56.68	46.15
Exchangeable K ⁺ ($\mu\text{val/g}$)	1.676	8.48	19.27	18.13
Exchangeable Ca ⁺ ($\mu\text{val/g}$)	2.039	10.62	16.32	15.50
Exchangeable Mg ⁺⁺ ($\mu\text{val/g}$)	0.491	24.92	25.08	17.63
Exchangeable Al ⁺⁺⁺ ($\mu\text{val/g}$)	47.15	8.96	6.08	13.98
Exchangeable Fe ⁺⁺ ($\mu\text{val/g}$)	0.567	27.87	25.75	58.73
Exchangeable Mn ⁺⁺ ($\mu\text{val/g}$)	1.092	8.69	7.87	36.37
Effective exchange $\mu\text{val/g}$ capacity	58.13	7.83	7.41	12.31

CONCLUSIONS

The chemical characterization of soils for ecological purposes requires special methods. The use of common soil tests very often yields no information which would allow a deeper insight into the processes typical of an ecosystem or which would express basic features of an ecosystem. I hope that the work of the International Biological Programme will stimulate the search for soil properties related causally to processes characterizing ecosystems, and that methods of greater information value will be developed.

Résumé

Validité des données chimiques du sol en tant qu'information écologique (B. Ulrich)

La tâche de l'édaphologie est de caractériser le sol comme un milieu permettant la croissance des plantes.

Le fonctionnement d'une plante en croissance a pour action de changer la solution du sol au niveau des racines.

La composition de la solution du sol est donc un important paramètre écopédologique. Mais les ions en solution tendent vers un équilibre avec les ions liés à la

phase solide du sol, de sorte que le type de fixation chimique d'un élément dans le sol, et la quantité de l'élément présente dans une fixation spécifique sont les paramètres les plus importants.

Les bioéléments présents dans des combinaisons spécifiques doivent être exprimés en termes de capacité, c'est-à-dire par rapport au volume du sol occupant l'aire étudiée.

L'inventaire des bioéléments doit se faire à la fois dans le sol et dans la végétation, l'un et l'autre divisés en strates; il permettra ainsi des conclusions sur: le stockage des bioéléments dans l'écosystème, comparé à d'autres; les effets du couvert végétal sur la distribution des bioéléments entre les diverses strates du site; la demande faite par le couvert végétal aux réserves de bioéléments du sol; les effets de l'exportation, par exploitation partielle de la végétation; les effets de l'importation de bioéléments par fertilisation.

Les termes d'intensité, qui sont souvent des "concentrations dans la phase solide du sol" (par exemple le pH ou la teneur en bioéléments par gramme de sol), et qui sont les tests pédologiques les plus communs, ne fournissent souvent pas d'information qui permette une prospection plus profonde de l'écosystème ou des processus fondamentaux de son fonctionnement.

La recherche de rapports non dimensionnels, mais de haute signification écologique, comme par exemple le rapport C/N, est indispensable. Le tableau 2 contient l'exemple d'un coefficient de sélectivité dans l'absorption des ions, qui indique que le calcium et le potassium sont

absorbés sélectivement par un peuplement d'épicéa, alors que le magnésium et le fer ne sont pris qu'en proportions semblables à celles qui existent dans la solution du sol.

Un certain nombre de tendances se dégagent aujourd'hui dans la recherche écopédologique.

1. Relations capacité-intensité établies sur des bases physico-chimiques;
2. Détermination des coefficients de diffusion et séparation entre le transport par diffusion et le transport par flux de masse;
3. Construction de modèles mathématiques pour le calcul de l'accumulation de bioéléments dans une végétation.

Le tableau 3 donne la variabilité spatiale de propriétés chimiques du sol du projet Solling. Les données obtenues montrent que les erreurs analytiques sont importantes, à cause du sol très pauvre et très acide, mais que rien ne sert d'améliorer les techniques d'analyse si on ne caractérise pas d'abord une aire de sol, et non un échantillon de sol: la variabilité spatiale déjà grande s'accroît si on fait intervenir la profondeur de l'échantillonnage. Cette variabilité entre parcelles d'échantillonnage est en moyenne de 21%, bien qu'on ait affaire à une unité de sol que les cartes présentent comme homogène.

Ainsi, on n'est pas très avancé dans la caractérisation chimique du sol à des fins écologiques, et il est à espérer que le PBI stimulera, en même temps que l'élaboration de méthodes spéciales, la recherche des propriétés du sol qui sont reliées de manière causale aux processus caractérisant les écosystèmes.

Discussion on the edaphotope / Discussion sur l'édaphotope

A la suite des exposés de G. Manil et B. Ulrich, l'assemblée se demande à quels niveaux l'étude du sol doit être faite pour s'encadrer dans les recherches de productivité de l'écosystème. Quels sont les besoins réels des plantes en éléments minéraux? Quels sont les trajets parcourus par ces derniers?

H. ELLENBERG. Quel serait le programme minimal d'édaphologie? D'autre part, il est utile de comparer, comme cela est fait à Solling, avec une hêtraie, une pessière et une prairie, des écosystèmes proches l'un de l'autre, établis sur même roche mère.

H. LIETH. Much concern is usually expressed about the standardization and comparability of methods and very little attention is given to the adequacy of the measuring units presented in the tables. This appeared in the tables of the speakers who expressed their results in the form usually followed in soil sciences. These figures, however, seem inappropriate for utilization in ecosystem models. It is essential for the future use of mineral nutrient data in the soils of our IBP study site to give data in a form that permits the calculation of flow and cycling rates.

P. LOSSAINT et M. RAPP. Dans chaque publication sur la productivité forestière doit apparaître une description minimale sur les caractéristiques édaphiques statiques. Un deuxième stade correspond à des études plus approfondies sur les caractères biodynamiques influençant la productivité. Enfin, dans un troisième stade, on pourrait envisager des recherches plus spécialisées.

Tout dépend finalement des moyens dont le chercheur dispose et des objectifs qu'il poursuit. Cependant le point 1 (description minimale) devrait être réalisé dans chaque étude.

A. Description minimale

1. Matériel parental du sol
 - Lithologie
 - Situation géomorphologique
2. Morphologie du profil
 - Description et définition des horizons
 - Proportion en volume des cailloux
 - Types d'humus
 - Répartition des racines
 - Structure, etc.

3. Caractères physico-chimiques du profil

Granulométrie

Caractères hydrodynamiques (teneur en eau à pF 2,5; 3 et 4,2)

pH (H_2O) 1/2,5, pH (KCl)

Complexe absorbant: capacité d'échange, somme des bases, taux de saturation globale, taux de saturation en N, K, Ca, Mg, Al+H

CaCO₃ total, CaCO₃ actif

Phosphore assimilable

Azote, Carbone, C/N

B. Études plus approfondies

1. Vitesse de décomposition de la litière (Manil, Olsen, Jenny)
2. Minéralisation de l'azote et du carbone (*in situ* et potentielle)
3. Profil organique
 - Stock de matière organique par horizons et global
 - Fractions densimétriques
 - Étude des composés humiques (gris, bruns et fulviques)
4. Profil minéral quantitatif et qualitatif
 - Stock d'éléments minéraux par horizons et global
 - Éléments facilement disponibles; leur variation saisonnière
5. Profil hydrique; son évolution saisonnière; bilan hydrique annuel

C. Recherches spécialisées

Accentuation des recherches figurant en B, par exemple:
Observations sur plusieurs années de la minéralisation de l'azote et du carbone
Activité enzymatique des sols
Évolution des petites molécules
Groupes physiologiques des micro-organismes
Dynamique des éléments minéraux (lysimétrie?, plaques poreuses à succion)
Dynamique de l'eau sur plusieurs années (sondes de Bouyoucos ou sondes à neutrons)

Ph. TAMM. A soil characteristic which is much overlooked is the heterogeneity of the soils. For example, the ecological situation in a very homogeneous soil with a C/N ratio of 16 is quite different from that of a soil with particles or pockets with a C/N ratio of

B. Ulrich

30 embedded in material with a C/N ratio of 12. Situations of this type are certainly common, but difficult to investigate.

G. MANIL. Il est nécessaire d'établir un coefficient de variation.

J. E. SATCHELL insiste sur le peu de temps qui reste pour l'accomplissement du programme; est-il encore possible de faire des synthèses sur le *nutrient cycling*? Pour ce faire, un programme minimal devrait être fixé.

B. ULRICH. Il existe des méthodes valables qui peuvent être recommandées dès à présent. Mais comment les éléments circulent-ils dans les plantes, comment sont-ils transférés d'un compartiment à l'autre de l'écosystème? C'est le rôle de la section PP de nous renseigner à ce sujet.

P. DUVIGNEAUD. Dans le programme belge, la composition de la sève ascendante des arbres est étudiée à diverses saisons (S. DENAEYER-DE SMET).

H. ELLENBERG. The needs of plants are:

- nitrogen supply
- P, K supply

- minor nutrient supply
- water supply.

M. J. LAHDEOJA. The Scandinavian PT research groups were faced with requirements for a minimum programme for soil chemical and physical analysis. At Uppsala, in March 1968, the Scandinavian research groups agreed on a programme to be carried out in all PT research areas. In small countries, it is difficult to obtain sufficient funds for the IBP studies, and that is why common norms are needed. When applying for money, it would be better if it could be said that *this* is the programme which should be carried out if our programme is to work as an IBP-PT programme.

Ph. TAMM. Un moyen de définir la demande en éléments nutritifs de l'écosystème peut être exprimé par le rapport:

$$\frac{d \text{ productivité}}{d \text{ absorption des éléments}}$$

M. S. GHILAROV. Il est important de ne pas perdre de vue que le sol est le résultat de l'activité de l'écosystème. L'étude du sol doit comporter celle des nombreux organismes qui le peuplent.

III Primary productivity

III Productivité primaire

I Concepts and methods

I Méthodes et concepts

Concepts sur la productivité primaire des écosystèmes forestiers

P. DuVigneaud

Laboratoire de botanique systématique et d'écologie,
Université libre de Bruxelles,
28, avenue Paul Héger, Bruxelles 5 (Belgique)

SOMMAIRE

Production et productivité

Flux d'énergie

Flux d'énergie au sein d'un niveau trophique

Flux d'énergie au sein d'un écosystème forestier

Alimentation de l'écosystème en énergie

Productivité primaire nette

Consommation

Décomposition

Augmentation de la biomasse et productivité primaire nette

Mesure de la phytomasse (*standing crop*) par "analyse de dimensions"

Concepts de "forêt équatoriale" et de "forêt tropicale"

Tables de productivité et index de site. Importance des strates au sol.

Les problèmes de la litière

Productivité primaire nette et productivité nette de l'écosystème

Dynamique de l'écosystème

Étendue de l'écosystème

Processus de production

Productivité quantitative et qualitative

Summary

Discussion

Bibliographie/Bibliography

L'étude de la productivité primaire des écosystèmes forestiers nécessite l'adoption et la mise au point de certains concepts, qui se rattachent d'ailleurs souvent à des difficultés techniques d'ordres divers. Avant de passer en revue les diverses données qu'on possède sur la productivité primaire des forêts (surtout forêts caducifoliées d'Europe occidentale), il convient d'envisager quelques-uns de ces concepts et de les illustrer par des schémas.

Pour des données plus générales sur les écosystèmes et la biosphère, voir, entre autres, Odum (1953, 1959), DuVigneaud et Tanghe (1962), Eckardt (1968).

PRODUCTION ET PRODUCTIVITÉ

"La productivité primaire est la vitesse avec laquelle de l'énergie est emmagasinée par l'activité d'organismes producteurs, photosynthétiques ou chimiosynthétiques, sous la forme de substances organiques qui peuvent être utilisées comme matières alimentaires. La productivité primaire brute (ou photosynthèse totale, ou assimilation totale) est la vitesse (*rate*) totale de la photosynthèse, incluant la matière organique utilisée en respiration pendant la période de mesure. La productivité primaire nette (ou photosynthèse apparente, ou assimilation nette) est la vitesse d'accumulation de matière organique sous forme de tissus végétaux, en surplus de la matière utilisée pour la respiration pendant la période de mesure.

"Les vitesses d'accumulation d'énergie aux niveaux trophiques des consommateurs et décomposeurs sont les productivités secondaires.

"Dans ces définitions, les termes 'productivité' et 'vitesse de production' sont interchangeable".

Ces vues d'Odum (1953, 1959) expriment bien la différence entre productivité et production, la productivité (*productivity*, *Produktivität*) étant une vitesse de production. Il est regrettable que certains groupes du PBI, tout au moins anglophones, aient interverti le sens étymo-

logique des deux termes, et considèrent que la production est une vitesse, productivité étant un terme vague à éviter le plus possible. Cette divergence terminologique crée, dès le départ, des confusions qui dépassent le cadre de la sémantique.

Si les auteurs sont d'accord sur le fait que la productivité brute est le résultat de la photosynthèse totale, et que les deux termes sont dès lors synonymes (certains disent photosynthèse brute), il y a par contre une nomenclature embrouillée en ce qui concerne la distribution et l'utilisation des assimilats par les divers organes des plantes.

Pour Monsi (1960, 1968), par exemple, la croissance des plantes est réglée non seulement par la vitesse de photosynthèse, mais aussi par la vitesse de développement de chaque organe, et par le rapport de distribution des assimilats entre les systèmes non photosynthétiques et photosynthétiques. La production brute P_g est distribuée dans les plantes entières pour la construction ("reproduction") de nouveaux systèmes photosynthétiques et non photosynthétiques, incluant la respiration de construction et la respiration de maintenance.

Monsi peut ainsi distinguer entre autres et en plus de P_g ou production brute des feuilles, le surplus de production des feuilles, qui est $P_g - R_f$ (où R_f est la respiration du système photosynthétique) et la production nette du feuillage : $P_g - R_f - R_c$ (où R_c est la respiration du système non photosynthétique).

La multiplication des concepts et une homonymie embrouillée proviennent surtout du fait que certains basent leur point de vue sur la quantité de lumière absorbée par le système, d'autres sur la quantité de CO_2 .

Sans nous appesantir davantage sur ce problème, remarquons que ceux qui étudient la productivité primaire de la forêt par la mesure de la quantité de CO_2 fixée photosynthétiquement pendant un certain temps par la méthode dite "des cuvettes" ne peuvent cependant pas obtenir la photosynthèse brute en ajoutant à la photosynthèse mesurée (photosynthèse nette) la respiration de feuilles placées à l'obscurité dans les mêmes conditions; on sait en effet aujourd'hui que cette respiration à l'obscurité est différente de la photorespiration, dont on ne possède pas actuellement une méthode de mesure définie. C'est pourquoi la photosynthèse nette (ou assimilation nette) considérée comme la quantité de CO_2 absorbée à la lumière pendant une unité de temps¹ est à l'heure actuelle une des mesures écophysiologicals les plus sûres de la productivité primaire (Schulze et Koch, dans ce volume) considérée comme l'importation dans l'écosystème du CO_2 nécessaire à tous les processus biologiques.

FLUX D'ÉNERGIE

La productivité primaire de l'écosystème ne se conçoit bien que si l'on se place dans le contexte des chaînes trophiques, du flux d'énergie, du bilan de l'eau et des

cycles fermés et ouverts d'éléments nutritifs, qui caractérisent cette entité biologique très complexe.

La productivité primaire est à l'origine des chaînes trophiques, mais elle est elle-même dépendante de la productivité secondaire, et surtout de l'activité des décomposeurs. On sait que théoriquement, pour qu'un écosystème fonctionne, la présence de consommateurs animaux et humains est inutile, mais que celle des micro-organismes (bactéries et champignons) réducteurs et reminéralisateurs est indispensable.

Cependant les animaux existent dans l'écosystème, et ce en quantité parfois considérable, de sorte qu'il est nécessaire de tenir compte de leur activité. Celle-ci peut être importante, malgré une biomasse faible; les grands vertébrés, qui ont dans la forêt une biomasse de quelques kg/ha (voir Turcek, dans ce volume; voir aussi McCullough, 1970, p. 114), peuvent, en dévorant les plantules et les pousses des jeunes arbres, empêcher la régénération forestière et orienter la phytocénose dans une voie nouvelle. En principe, on ne peut faire abstraction de celle des consommateurs primaires qui, par l'efficacité de leur action ou la quantité de matière végétale ingérée, peuvent réduire d'une manière importante la production primaire.

FLUX D'ÉNERGIE AU SEIN D'UN NIVEAU TROPHIQUE

Considérons, à titre d'exemple théorique, un niveau trophique (fig. 1) composé d'une seule population; au temps t_0 , début de l'observation, il a une biomasse B_0 , la biomasse étant la quantité de matière sèche (séchée à 85-105°) par unité de surface à un moment déterminé.

Pendant le temps de l'observation, de t_0 à t_n (en écologie forestière, on considérera généralement une période

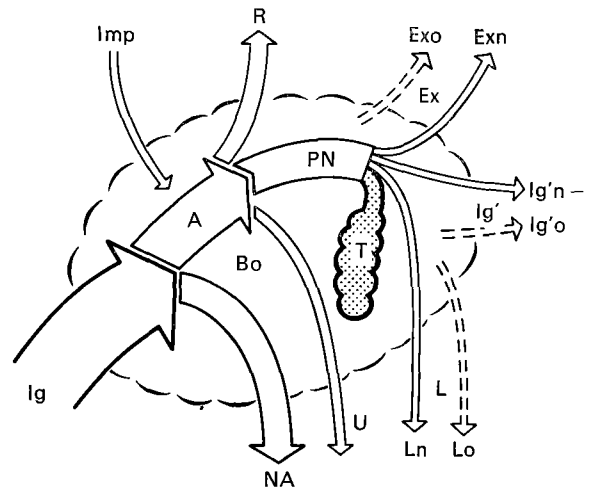


FIG. 1. Échanges d'énergie entre un niveau trophique et son environnement.

1. On ne tient pas compte des pertes nocturnes par respiration.

d'un an), la population ingère, pour se nourrir, un certain nombre de calories Ig , sous forme de lumière s'il s'agit de plantes vertes, sous forme de nourriture végétale ou animale s'il s'agit d'animaux, de bactéries ou de champignons hétérotrophes; de ces calories ingérées, une partie est assimilée (A), une partie ne l'est pas et est rejetée (NA). La partie assimilée sert à élaborer de la matière vivante et à augmenter ainsi la biomasse de la population; pour ce faire, une fraction doit en être brûlée au cours de phénomènes respiratoires afin de procurer l'énergie nécessaire aux synthèses organiques; cette fraction brûlée peut aussi servir à maintenir une certaine température, fournir de la lumière, etc. Cette fraction respirée se désigne par R. Ce qui reste de la partie assimilée A, transformé en matière vivante, est la productivité nette (PN) du niveau considéré; elle correspond à la formation de nouveaux tissus, qui servent à développer la croissance des individus existants, ou à multiplier leur nombre, ou à additionner ces deux phénomènes.

Mais cette productivité nette est, dans la nature, soumise à des vicissitudes fort diverses: une partie peut en être consommée, c'est-à-dire ingérée par les organismes du niveau trophique supérieur (Ig'_n); une partie peut mourir, les cadavres ou parties mortes étant livrés aux saprobies (éventuellement charognards) et aux réducteurs sous forme de litière (L_n); une partie peut être exportée, quittant l'écosystème sous forme d'individus émigrants ou sous forme d'organes ou produits disséminés au-dehors (Ex_n): pollens, résines volatiles, exploitation forestière.

Ce qui subsiste de PN sous forme de tissus nouveaux ajoutés à la biomasse initiale et estimés en fin de période d'observation et que nous désignons par T est donc la productivité nette apparente et ne doit pas être confondu avec le PN lui-même (productivité nette vraie qu'on peut mesurer ou peser).

Pour cette productivité nette apparente (incrément), on a donc (fig. 1):

$$T = PN - Ig'_n - L_n - Ex_n$$

C'est-à-dire que la productivité primaire vraie est:

$$PN = T + Ig'_n + L_n + Ex_n$$

Les choses sont en fait plus compliquées encore: les consommateurs ou la mort peuvent attaquer des parties de la population formées avant le temps t_0 ; par exemple, dans une forêt: animaux mangeant jusqu'au bois l'écorce des arbres, ou encore mort de grosses branches ou d'arbres entiers.

Ainsi, au gain apparent de biomasse T provenant de la productivité nette PN s'opposent des pertes de la biomasse préexistant au temps t_0 , biomasse consommée ou morte. Il convient donc de distinguer Ig'_0 de Ig'_n et L_0 de L_n . L'augmentation vraie de biomasse (*true increment* des Soviétiques), c'est-à-dire ce qui naît moins ce qui meurt ou disparaît, est de

$$\Delta B = T - Ig'_0 - L_0 - Ex_0$$

$$\Delta B = PN - Ig'_n - Ig'_0 - L_n - L_0 - Ex_n - Ex_0$$

Si, pour des raisons de facilités techniques dont nous parlerons plus loin, on pose

$$L_n + L_0 = L$$

$$Ig'_n + Ig'_0 = Ig'$$

$$Ex_n + Ex_0 = Ex$$

on a

$$\Delta B = PN - Ig' - L - Ex$$

c'est-à-dire que l'incrément annuel apparent T ne correspond pas à l'augmentation de biomasse ΔB , pour l'évaluation de laquelle il faut non seulement ajouter les tissus nouvellement formés, mais retrancher tout ce qui est mort ou a été consommé.

La productivité nette peut d'autre part être augmentée par l'importation d'individus immigrants (Imp).

La formule complète est donc:

$$\Delta B = PN - Ig' - L - Ex + Imp$$

mais, dans la plupart des cas étudiés, Imp est négligeable.

Remarquons que, s'il s'agit d'un animal, la partie non assimilée NA forme les fèces (F), et que la partie "respirée" se décompose en une fraction gazeuse (R) et une fraction liquide, transpirée par la peau ou urinée (U).

FLUX D'ÉNERGIE AU SEIN D'UN ÉCOSYSTÈME FORESTIER

Prenons maintenant le cas d'un écosystème simplifié et totalement symbolique (fig. 2), réduit à une communauté végétale productrice, un consommateur de première classe (herbivore), un consommateur de seconde classe (carnivore) et un décomposeur (bactérie). On suppose que chaque consommateur se nourrit entièrement des seuls aliments qui lui sont offerts par cette chaîne simpliste. L'extension des mécanismes à une chaîne trophique plus complexe ne change d'ailleurs en rien l'allure générale du flux d'énergie. Remarquons encore que notre désir de généralisation nous a fait considérer des animaux familiers, comme le lapin et le renard; dans nos forêts caducifoliées, les consommateurs de premier ordre les plus importants sont généralement les chenilles; les carnivores principaux sont les oiseaux, qui dévorent ces chenilles par l'extérieur, et les parasites, qui les consomment par l'intérieur.

Le flux d'énergie ira en décroissant rapidement, car dans la nature l'efficacité de production des niveaux trophiques successifs

$$EP = \frac{PN_n}{PN_{n-1}} \times 100$$

est mauvaise et souvent plus proche de 1% que des 10% que l'on considère souvent comme une valeur moyenne.

Considérons en détail le niveau de production qui nous intéresse principalement ici.

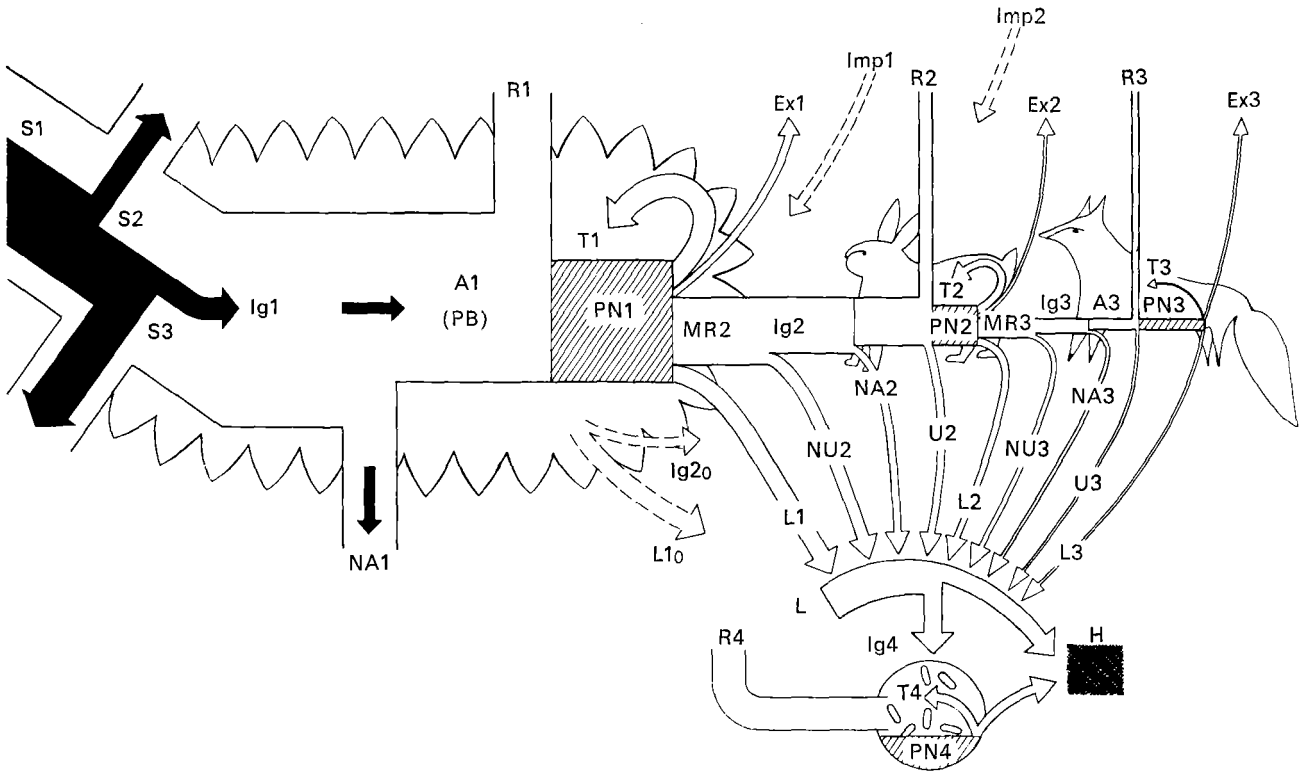


FIG. 2. Flux d'énergie dans un écosystème forestier.

L'expression des données en calories permettant une généralisation complète du flux d'énergie qui traverse l'écosystème, on peut considérer que les plantes ingèrent des calories de lumière dont une partie n'est pas assimilée. A1 est la quantité totale de matière organique élaborée par la photosynthèse, avant sa retransformation partielle en matière végétale différenciée par l'énergie due à R (cet R, qui s'observe le plus facilement la nuit, est également actif le jour; cette "photorespiration" commence à être connue de manière précise; voir Jackson et Volk, 1970). A1 est la productivité brute de la phytocénose, qui est en même temps celle de l'écosystème, puisque seules les plantes vertes "produisent"; comme U n'existe pas chez les plantes, on a:

$$PB = PN1 + R1$$

où PB = productivité brute, PN1 = productivité nette primaire, R1 = respiration du niveau de production. On a encore:

$$PN1 = PB - R1$$

et

$$\Delta B1 = PB - R1 - I_{g2} - L1 - Ex1$$

ALIMENTATION DE L'ÉCOSYSTÈME EN ÉNERGIE

L'alimentation de l'écosystème en énergie peut être considérée sous des angles très divers.

On peut envisager : la radiation solaire totale S_0 (0,3 à 3 μ) ; la radiation photosynthétiquement active RPA (0,39 à 0,76 μ), dont l'intensité se situe à environ 50% de la précédente; et même le bilan radiatif net Q, qui tient compte des échanges de radiations thermiques de grandes longueurs d'onde (3 à 100 μ) entre l'atmosphère et la terre (voir Galoux, dans ce volume).

Lieth (1968, p. 239) a insisté sur le fait qu'une mesure écologique est très différente d'une expérience physiologique et que le facteur température, si important pour la photosynthèse, dépend, dans la nature, essentiellement des radiations. Il préconise donc que l'efficacité écologique de la photosynthèse soit calculée à partir de la radiation totale. La plupart des auteurs parlent cependant des RPA (Wassinck, Ničiporovič, etc.).

Quelle que soit la radiation considérée, il faut aussi tenir compte du temps pendant lequel elle s'exerce: on prend soit la période de végétation (ce qui permet de comparer l'efficacité de phytocénoses différentes), soit l'année entière (ce qui permet de comparer l'efficacité à différentes latitudes).

On peut distinguer (Kozlovsky, 1968):

So = radiation solaire incidente, composée de la radiation solaire directe, de la radiation diffusée par l'atmosphère et de la radiation réfléchiée par les nuages;

S1 = radiation visible = rayonnement photosynthétiquement actif; (390-760 nm) = rayonnement global;

S2 = radiation visible pénétrant dans la phytocénose (S1 — albedo — absorption par les masses d'eau);

S3 = énergie lumineuse absorbée par les tissus chlorophylliens: c'est l'ingestion proprement dite (I_{g1});

S4 = énergie lumineuse disponible pour pigments photosynthétiques;

S5 = énergie lumineuse fixée par photosynthèse: A1 = PB.

Il est très difficile de mesurer l'énergie lumineuse réellement ingérée, de sorte que, pour calculer l'efficacité photosynthétique du niveau de production, on utilise So ou S1 ou la fraction de celle-ci correspondant à la période de végétation; la productivité utilisée est la productivité primaire nette.

Pour la forêt de Virelles (*Quercetum mixtum*) en Belgique, qui doit représenter une forêt caducifoliée de productivité moyenne et où des informations précises sur le rayonnement ont été recueillies de manière continue de 1965 à 1968 (Galoux, voir dans ce volume, l'efficacité photosynthétique réalisée

$$ER = \frac{PNI}{S_o} \times 100$$

ou

$$ER' = \frac{PNI}{S1} \times 100$$

a été calculée de quatre manières différentes, en se basant sur les valeurs moyennes des quatre années de mesure:

1. En se basant sur le rayonnement annuel, du 1^{er} janvier au 31 décembre:

(a) Pour le rayonnement global (0,3 à 3 μ), l'efficacité photosynthétique s'élève à

$$ER = \frac{6\ 771}{921\ 730} \times 100 \text{ kcal/m}^2/\text{an} = 0,73\%$$

(b) Pour le rayonnement photosynthétiquement actif (0,3 à 0,7 μ, c'est-à-dire le visible), l'efficacité photosynthétique vaut

$$ER' = \frac{6\ 771}{460\ 865} \times 100 \text{ kcal/m}^2/\text{an} = 1,47\%$$

2. En se basant sur le rayonnement pendant la période de végétation uniquement, c'est-à-dire pendant la période s'étalant du mi-développement du limbe à son mi-brunissement (du 15 mai au 17 octobre):

(a) Pour le rayonnement global, l'efficacité photosynthétique correspond à

$$ER = \frac{6\ 771}{568\ 650} \times 100 \text{ kcal/m}^2/\text{an} = 1,20\%$$

(b) Pour le rayonnement photosynthétiquement actif

$$ER' = \frac{6\ 771}{284\ 321} \times 100 \text{ kcal/m}^2/\text{an} = 2,40\%$$

Pour des raisons dues à l'action défavorable de nombreux facteurs, dont les principaux sont l'alimentation en eau et en substances minérales, l'efficacité réalisée est généralement faible par rapport à l'efficacité maximale, qui correspond à des conditions optimales. Pour Ničiporovič (1968), cette efficacité maximale E_{max} doit être évaluée à 4,5% de la RPA pendant la période de végétation active. La forêt caducifoliée européenne atteint ainsi à peu près la moitié de l'efficacité maximale. Rappelons que, selon Ničiporovič, on a en moyenne:

Pour les hautes latitudes (65-70° N) et pour des RPA annuelles de 1,5.10⁹ kcal.ha⁻¹, une période de végétation de deux à trois mois et une productivité nette optimale de 10 à 15 t/ha;

Pour les latitudes moyennes (35-50° N) et pour des RPA de 4 à 5.10⁹ kcal.ha⁻¹, une période de végétation de quatre à neuf mois et une productivité nette optimale de 30-50 t/ha;

Pour les zones tropicales, où les RPA s'élèvent à 10.10⁹ kcal.ha⁻¹, une période de végétation de trois cent quarante — trois cent soixante-cinq jours et une productivité optimale de 100-120 t/ha.

PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE NETTE (fig. 2)

Venons-en maintenant à la productivité primaire nette PNI; elle est partagée entre une contribution annuelle à l'augmentation de la biomasse (élaboration de nouveaux tissus T1) et un support aux hétérotrophes: une fraction I_{g2} ingérée par les herbivores; une fraction L1 livrée aux décomposeurs sous forme de cadavres ou de parties mortes; une fraction NU2 gaspillée par les herbivores et livrée aux décomposeurs sous forme de tissus encore vivants ou fraîchement morts.

Une partie, généralement faible et négligeable, sauf dans le cas d'une action humaine d'exploitation forestière, est exportée. L'importation de matière végétale est négligeable. On a donc:

$$PNI = T1 + L1 + I_{g2} + NU2 + Ex1.$$

Ex1 étant, sauf intervention humaine, souvent négligeable, nous n'en tiendrons plus compte dans ce qui suit, pour simplifier l'écriture; d'autre part, comme il est techniquement difficile de distinguer NU2 de L1, nous additionnerons ces deux postes sous le vocable L1.

Dans une forêt, T est très complexe et se compose: de l'accroissement des troncs (bois et écorce) — c'est l'*incrément* au sens de certains forestiers; de l'accroissement des branches et rameaux des arbres (bois et écorce); de l'accroissement des organes ligneux (bois et écorce) des arbustes et arbrisseaux; des rameaux de l'année; de

l'accroissement des organes vivaces souterrains des plantes herbacées¹; de la production des graines.

Abandonnant le lapin symbolique du niveau herbivore de la figure 2 pour une réalité plus concrète, nous savons que, dans une forêt caducifoliée, Ig2 comprend: (a) des feuilles d'arbres mangées par les chenilles défoliatrices; (b) la strate au sol dévorée debout par une faune de phytophages extrêmement variée ou par le gibier; (c) des racines servant d'alimentation à des rongeurs, nématodes, etc.

Ig2 peut varier de façon considérable d'une année à l'autre, mais il convient de remarquer que les arbres réagissent à une invasion défoliatrice en produisant, généralement un peu tard, de nouvelles feuilles.

L1 se compose des organes végétaux morts ("mortalité") et de certaines substances cédées aux saprobies; dans une forêt il correspond: à la litière des feuilles d'arbres et arbustes (LF); à la litière des organes aériens des strates au sol; à la litière de branches et écorces, produites et mortes à la fois dans le courant de l'année (LB_n); aux écailles de bourgeons; aux fleurs ou inflorescences mâles; aux fruits en décomposition; aux racines produites et mortes dans le courant de l'année — surtout fines racines se développant annuellement dans les horizons humifères de surface et mourant la même année (LR_n); à des substances organiques lessivées par la pluie à partir des organes aériens de la phytocénose, particulièrement des feuilles (MOL); Satchell (dans ce volume) donne, pour une chênaie de Grande-Bretagne, une valeur de 311 kg de MOL/ha/an.

Les postes 3, 4, 5 et 6 forment la *non leaf litter*, ou litière de non-feuilles (LNF); on y ajoute parfois les cadavres et excréments d'animaux tombant des frondaisons, parce qu'ils sont recueillis dans les mêmes trappes à litière.

À la litière végétale, il convient d'ajouter, comme dit plus haut, la fraction non utilisée NU de ce qui a subi l'attaque des herbivores (MR2, matière enlevée [*removed*] par les herbivores); il s'agit en somme de gaspillage: les chenilles découpent les feuilles, de sorte que des fragments en tombent au sol sans être consommés; des oiseaux gaspillent les fruits et graines récoltés, etc. Il s'agit d'une litière encore vivante, tombant souvent à une saison différente de celle où tombe la litière normale, et qui peut alimenter des chaînes de décomposeurs distinctes (cf. charognards aux niveaux PN des consommateurs); le problème est complexe car à ce poste il conviendrait d'ajouter encore les feuilles ou les branches feuillées brisées par les oiseaux ou par les tempêtes.

Les figures 1 et 2 montrent que les problèmes de la litière végétale sont encore plus compliqués qu'il ne paraît; le flux annuel d'énergie peut être alimenté par de la matière morte correspondant à des organes formés avant la période concernée (L1₀): branches et rameaux des années précédentes, feuilles de deuxième à x-ième année dans les forêts sempervirentes (dans ce cas ce sont ces feuilles vieilles qui constituent essentiellement LF).

Tous ces éléments de litière, provenant de la mortalité d'organes de toutes origines, s'accumulent dans les trappes à litière, formant la litière totale (LT); celle-ci

peut donc être divisée en deux parties (on verra plus loin que cela n'est pas souvent chose aisée sur le plan pratique): la litière nouvelle correspondant à des organes formés pendant le temps d'observation (généralement un an) et qu'on peut appeler L1_n, et la litière vieille (*old*) correspondant à des organes formés avant le temps de la mesure: L1₀.

Il en va de même de Ig2_n et Ig2₀.

CONSOMMATION²

Si, de même, nous examinons le niveau de consommation de premier ordre (herbivores), nous voyons (fig. 2) que, de la matière enlevée MR2, une partie NU2 est gaspillée; de l'aliment végétal ingéré Ig2, une partie A2 est assimilée et une partie NA2 non assimilée est rejetée sous forme de fèces; A2 est en partie respiré et perdu sous forme de CO₂ (R2) ou d'urine (U2), le reste servant à élaborer PN2, productivité secondaire; PN2 se compose d'une augmentation de poids des individus ou une multiplication de leur nombre, mais sert aussi à alimenter le niveau carnivore suivant, ou à produire des cadavres ou organes morts (L2) livrés aux décomposeurs. Et ainsi de suite.

Les phénomènes exportation-importation sont plus importants aux niveaux de consommation qu'au niveau végétal, sauf lorsqu'il s'agit d'un écosystème exploité par l'homme, où Ex1 peut être énorme.

DÉCOMPOSITION

La matière organique livrée aux décomposeurs (L) est en principe totalement respirée (R4 = respiration du sol *pro magna parte*) dans le cas d'une biocénose en équilibre (voir plus loin); dans le cas d'une phytocénose en progression ou de certains écosystèmes à sols tourbeux, une partie de cette matière organique est stockée sous forme d'humus (H) dont la quantité augmente d'année en année.

AUGMENTATION DE LA BIOMASSE ET PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE NETTE

La productivité nette est la vitesse de production de la matière organique pendant l'unité de temps. Ce concept, qui paraît simple et dont la figure 2 montre la complexité, peut être une source de confusions constantes, si on le transpose dans la réalité des faits et des techniques.

Il convient de remonter aux conceptions classiques de Boysen Jensen (1910, 1932), inspirées d'études faites sur

1. Dans le cas d'une forêt stabilisée, peut être considéré comme égal aux pertes par mort de tissus, c'est-à-dire nul.
2. Les symboles que nous utilisons dans les figures 1 et 2 et dans le texte s'écartent en partie de ceux proposés par Petruszewicz et Mac Fadyen dans le récent manuel n° 13 du PBI: *Productivity of terrestrial animals, principles and method*. Voici les principales synonymies qu'il est possible de faire: C (consommation) = Ig (ingestion); F (ejesta) = NA (non assimilée).

une jeune forêt de *Fraxinus*, conceptions développées ensuite par ses élèves (Möller, Muller, Nielsen, etc.). Pour ces auteurs, la productivité est la quantité de matière organique sèche élaborée par le tapis végétal, considérée par unité de surface et pendant une unité de temps.

La production brute (*Bruttoproduktion*) est égale à la production primaire (photosynthèse apparente) additionnée des pertes par respiration directe.

La production nette (*Nettoproduktion*) est un bilan: le bilan entre la quantité de matière sèche produite (*Bruttoproduktion*) et la quantité de matière perdue: par perte de feuilles; par perte de branches; par perte de racines¹; par respiration, dans les feuilles, dans les tiges, dans les racines¹.

L'équation générale est: production nette (ou incrément annuel courant) = production brute — pertes de tissus morts (racines, branches, feuilles) — perte de matière sèche par respiration (des racines, branches, feuilles). C'est-à-dire que la production nette est composée de l'incrément des tiges (et racines) et de la production de graines.

En fait, ce qui est mesuré par les tenants de l'école danoise, c'est la production brute, qui est la somme de

tous les autres postes obtenus par des techniques expérimentales et échantillonnages variés; c'est ce que certains auteurs appellent la méthode de sommation. L'exemple classique en est l'étude de Möller, Muller et Nielsen (1954) sur l'évolution de la production brute en fonction de l'âge dans les hêtraies danoises (fig. 3 et tableau 1).

A son maximum de production (quarante-six ans), la hêtraie danoise a une production brute annuelle de 23,5 t/ha, qui se décompose comme suit:

Pertes de racines	0,2	
Pertes de branches	1,0	
Pertes de feuilles	2,7	
Pertes de matière sèche par respiration		
des racines	0,9	
des branches	4,5	
des feuilles	4,6	
Incrément au-dessous du sol	1,6	} production nette
Incrément au-dessus du sol	8,0	
TOTAL (production brute):	23,5	

1. Difficilement mesurable.

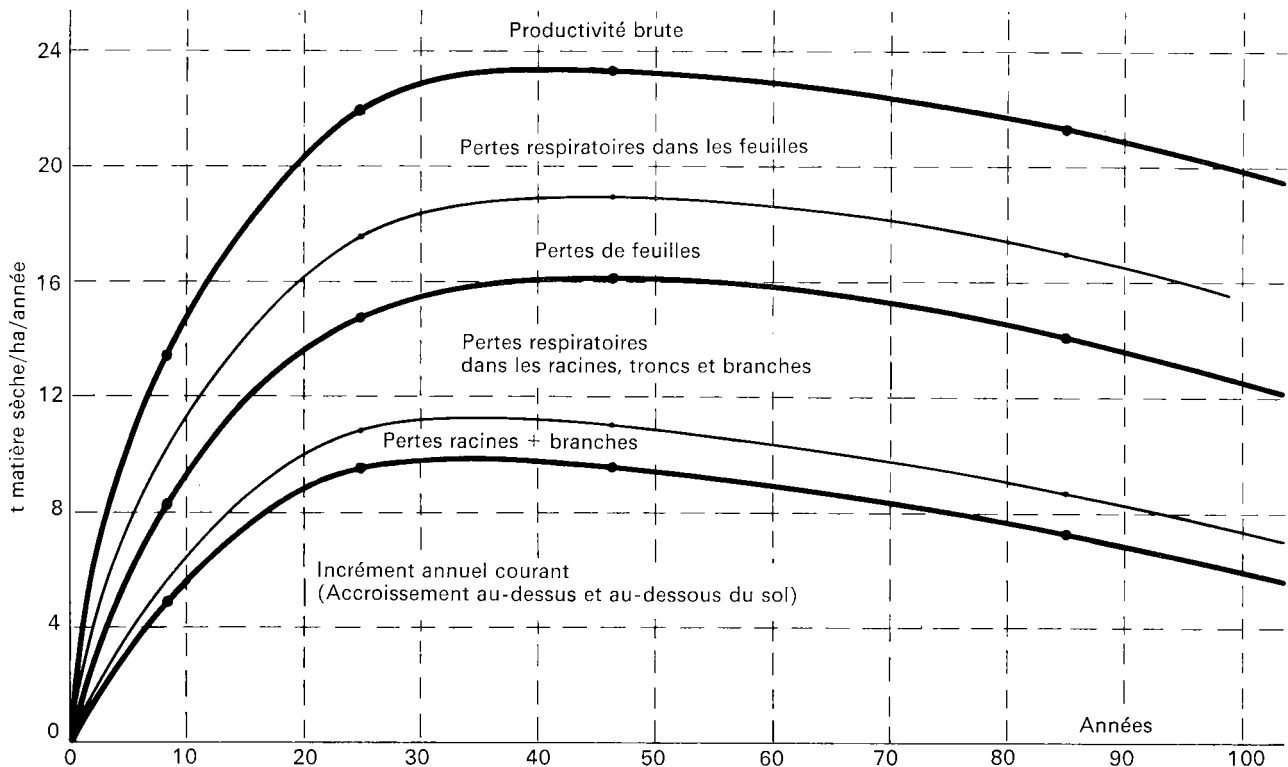


FIG. 3. Production en matière sèche d'une hêtraie danoise (*Fagus sylvatica*) de 2^e classe de productivité.

La courbe supérieure correspond à la production brute. La courbe épaisse intermédiaire est la production nette due à l'action photosynthétique des feuilles. L'aire entre ces deux courbes correspond aux pertes respiratoires et aux chutes de feuilles. La courbe épaisse inférieure est l'accroissement ligneux au-dessus et sous la surface du sol (d'après Möller, Muller et Nielsen, 1954).

L'incrément annuel courant est obtenu par la différence de biomasse entre l'année du début et celle de la fin des observations; cette différence est lue sur les tables danoises de productivité forestière et divisée par le nombre d'années d'observation; les tables ne donnent que l'incrément annuel au-dessus du sol (troncs et branches), en volume; l'incrément des racines est estimé à 20% de celui des troncs et branches; on considère d'autre part que 1 m³ de ces divers organes équivaut à 0,57 tonne de matière sèche.

Ces précisions sont nécessaires pour que l'on comprenne bien que la production nette au sens de l'école danoise est un changement de biomasse (ΔB) au cours d'une période (entre les temps t_0 et t_n , par exemple), qu'on ramène à l'unité de temps choisie, en l'occurrence une année.

Or ce n'est pas là la production nette au sens d'Odum (1953), adoptée par les diverses réunions et les divers comités du PBI, et que nous avons définie au début de cet article (voir aussi fig. 2); pour cette production nette telle que nous l'entendons, ou photosynthèse apparente, les Danois emploient le terme de "production primaire".

Bien que la terminologie danoise paraisse plus logique que celle du PBI, surtout si l'on se place au point de vue économique de l'agronome ou du forestier, il convient, pour des nécessités biologiques, de suivre Odum (1959).

Ainsi l'augmentation de biomasse est une notion complexe, puisqu'elle peut être estimée par:

- T1: tissus vivants nouveaux estimés en fin de mesure, ne tenant pas compte des pertes d'organes produits avant le temps de mesure;
- ΔB : différence de biomasse tenant compte de toutes les pertes d'organes pendant le temps de la mesure (= production nette des Danois);
- PN1: somme de tous les tissus effectivement formés par la phytocénose, et ayant servi à alimenter les divers niveaux trophiques de l'écosystème (= production primaire des Danois).

Ces divers concepts sont à la source de différences et de difficultés méthodologiques et de divergences de vues dans l'estimation de la productivité primaire nette.

Un schéma devenu classique et dû à des chercheurs japonais (Kira, Ogawa, Yoda et Ogino, 1967) présente cependant la productivité primaire nette et sa mesure d'une manière apparemment simple et non ambiguë (fig. 4 modifiée).

Considérons par exemple la productivité primaire d'une phytocénose forestière entre les temps t_0 et t_n .

En t_0 , la biomasse est B_0 ; entre t_0 et t_n , la production nette PN1 vient s'ajouter à cette biomasse initiale, mais, en même temps, B_0 est amputée de parties perdues par consommation ($Ig2_0$) ou par mortalité et chute sous forme de litière ($L1_0$); d'autre part, les nouveaux tissus formés en PN1 ne prennent pas tous part à l'incrément annuel T1: une partie $Ig2_n$ est consommée par les organismes hétérotrophes, et une autre partie $L1_n$ meurt et tombe sous forme de litière.

Ainsi, en fin de période (t_n), la biomasse devient B_n et est composée de ce qui reste de B_0 et des nouveaux tissus T1 formés pendant la période concernée:

$$B_n = B_0 + T1 - (Ig2_0 + L1_0)$$

$$T1 = PN1 - Ig2_n - L1_n$$

L'augmentation de biomasse ΔB est la différence entre B_n et B_0 , et n'est pas égale à T1:

$$\Delta B = B_n - B_0 = T1 - Ig2_0 - L1_0$$

ou

$$\Delta B = PN1 - (Ig2_0 + Ig2_n) - (L1_0 + L1_n)$$

Ainsi PN1 peut être établi de deux manières différentes.

Une première méthode (qui est la méthode de sommation de l'école danoise) se base sur la formule:

$$PN1 = \Delta B + Ig2 + L1 \tag{1}$$

où il est tenu compte de la litière totale; la difficulté réside dans la nécessité de mesurer avec précision la biomasse à deux moments déterminés, en t_0 et t_n , puisque $\Delta B = B_n - B_0$; à ΔB , souvent difficile à établir de manière précise parce qu'assez faible, on ajoute les pertes totales dues aux chutes de litière et à la consommation, qui se sont produites entre t_n et t_0 .

En région équatoriale, cette première méthode est généralement la seule utilisable, vu l'absence de cernes d'accroissement annuel, dont la mesure sert de base à la deuxième méthode.

Cette deuxième méthode s'appuie sur la formule:

$$PN1 = T1 + L1_n + Ig2_n \tag{2}$$

Elle ne nécessite qu'une seule mesure de biomasse en t_n : B_n ; l'incrément du bois et de l'écorce des troncs et

TABLEAU 1. Composants de la production brute dans des hêtraies d'âge croissant au Danemark (Möller, Muller et Nielsen, 1954).

Age	Perte						Incrément sous le sol	Incrément au-dessus du sol	Production brute
	Racines	Branches	Feuilles	Matières sèches par respiration dans					
				Racines	Tiges, branches	Feuilles			
8	0,1	0,5	2,1	0,5	2,3	3,6	0,8	4,0	13,9
25	0,2	1,0	2,7	0,7	3,5	4,6	1,6	8,0	22,3
46	0,2	1,0	2,7	0,9	4,5	4,6	1,6	8,0	23,5
85	0,2	1,0	2,7	0,9	4,6	4,6	1,2	6,2	21,4

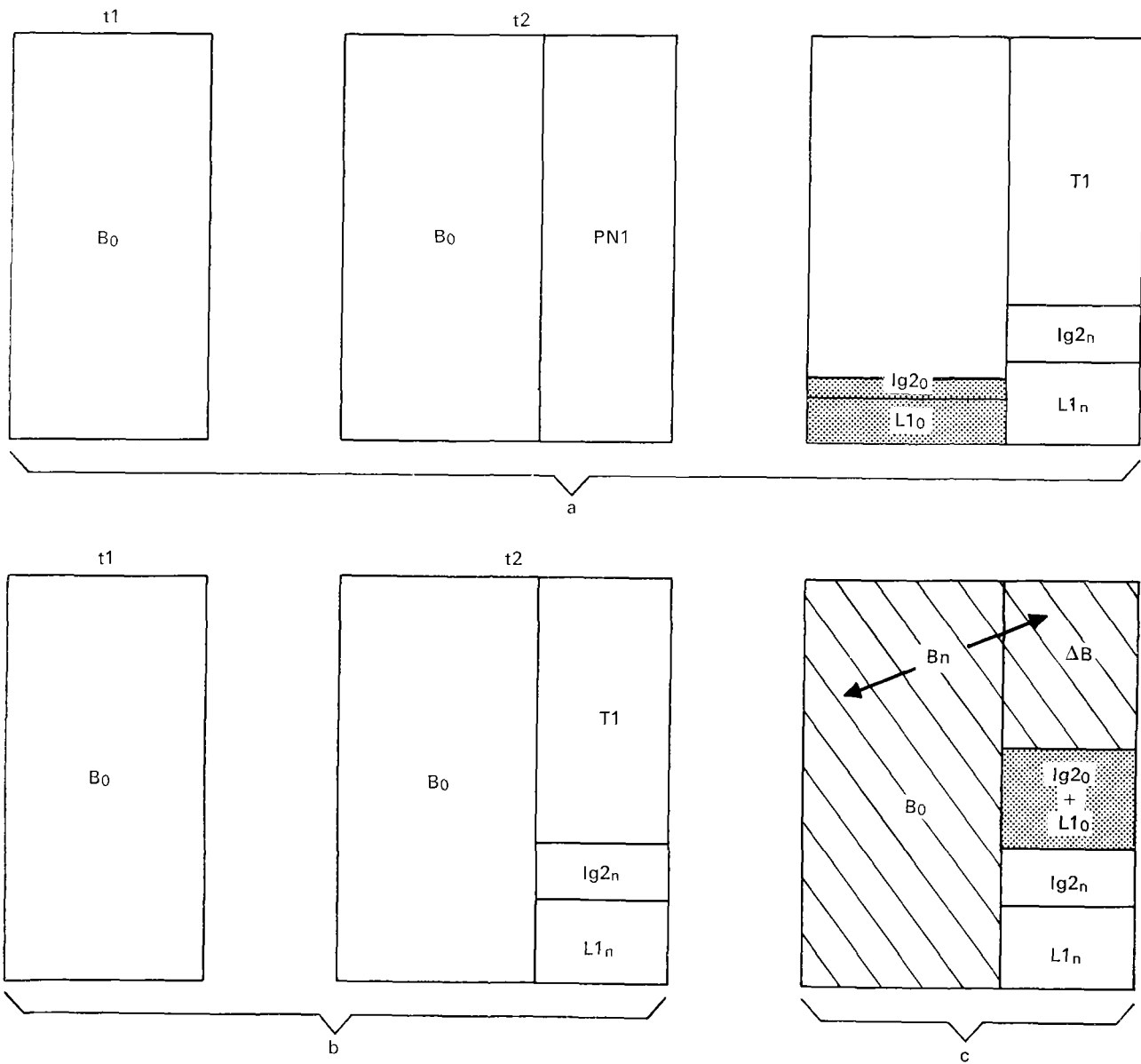


FIG. 4. La productivité primaire nette et les deux façons de la mesurer (d'après Kira, Ogawa, Yoda et Ogino, 1967, modifié).

branches par rapport à cette biomasse B_n et éventuellement la production de feuilles à leur maximum de développement sont estimés par analyse de dimensions (voir Whittaker et Woodwell, dans ce volume); on y ajoute la biomasse des rameaux de l'année et l'incrément estimé des racines pour obtenir $T1$.

L'estimation d' $Lg2_n$ ne présente pas de difficultés trop grandes lorsqu'il s'agit, ce qui est le cas le plus souvent,

de consommation de pousses, feuilles et inflorescences par les chenilles. Mais la principale difficulté provient de l'estimation de $L1_n$.

Ce qu'on recueille dans les trappes à litière, c'est la litière totale LT .

Nous avons vu que cette litière est très complexe. Elle comporte en premier lieu la litière de feuilles LF ; si la production des feuilles vertes, à son maximum, n'a pas

été évaluée par coupe de branches et régression, ce qui est le plus souvent le cas, il convient d'ajouter tout LF (considéré comme productivité des feuilles) à T, dans le calcul de la productivité primaire nette; en fait, il faut ajouter kLF si l'on dispose du coefficient k de transformation d'une certaine biomasse de feuilles mortes en biomasse de feuilles vertes à leur maximum de développement: par exemple, 351 g/m² de feuilles vertes correspondent à 251 g/m² de feuilles mortes, soit une différence de 28%, dans le *Querceto Pinetum* classique de Brookhaven (Whittaker et Woodwell, 1969); la différence est d'importance.

On ajoute de même à T la litière d'écaillés de bourgeons, d'inflorescences et de fruits.

La litière totale contient aussi une masse importante de branches et rameaux morts. Celle-ci est théoriquement un mélange de LL_0 et LL_n , formant ce qu'on peut appeler le bois mort; mais comme la mort des tissus ligneux est lente, il faut longtemps à une branche pour mourir tout à fait, et il est rare qu'elle tombe l'année de sa mort; si la période d'observation est courte, il est clair que les branches et rameaux morts tombés et recueillis entre t_0 et t_n ont été produits et sont morts pour la plupart avant t_0 , et qu'ils ne correspondent pas à la définition de LL_0 , et encore moins à celle de LL_n . Devant cette situation difficile, les attitudes sont diverses: certains simplifient le problème en considérant que faire intervenir les rameaux morts dans l'estimation de la productivité primaire

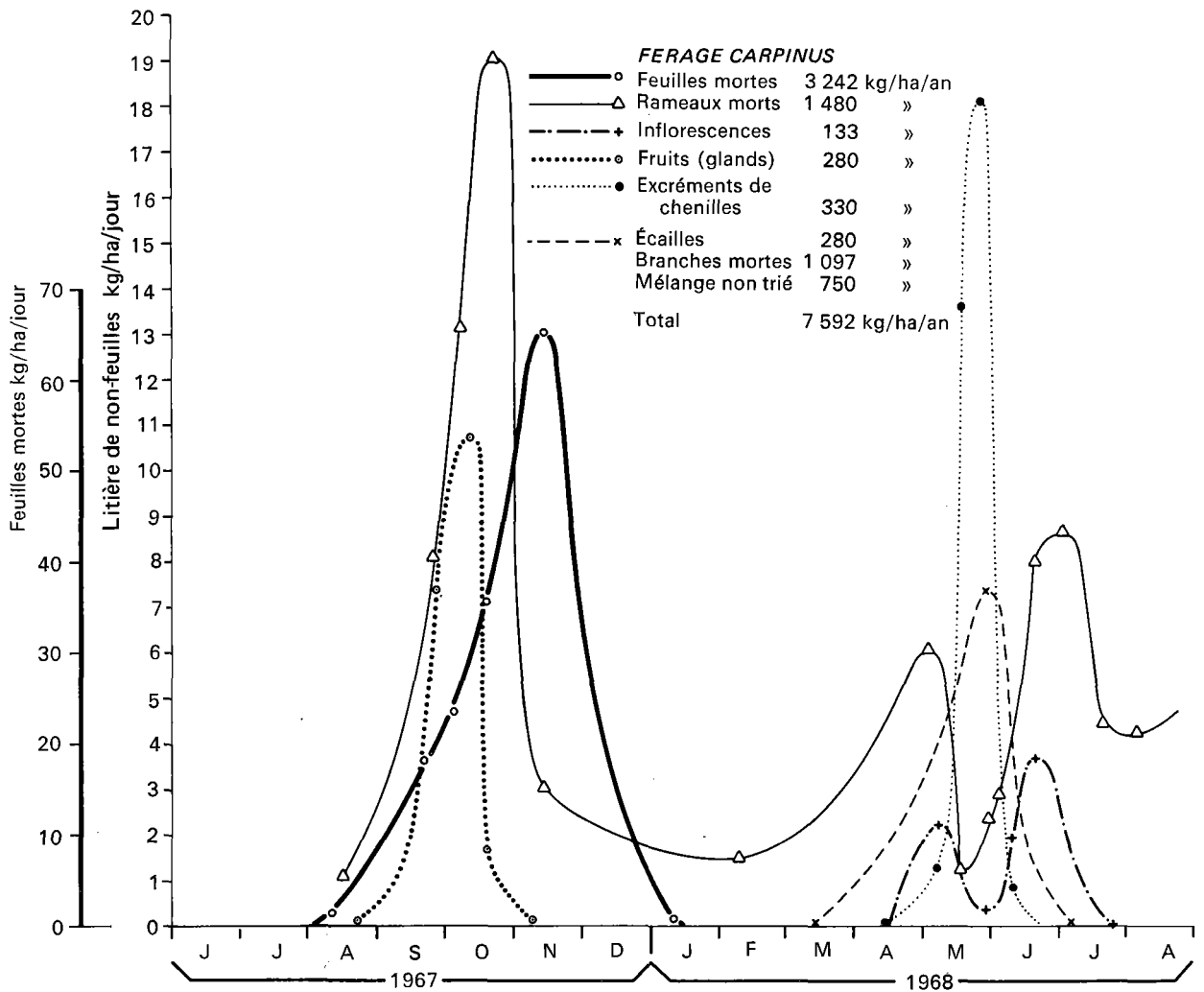


FIG. 5. Chênaie à charmes à Ferage (haute Belgique). Succession des chutes des divers constituants de la litière totale au cours d'une période annuelle (1967/68). Variations du montant journalier et montant annuel par hectare.

revient à les compter deux fois et, de ce fait, ne font intervenir que la litière de feuilles; d'autres, qui tiennent compte du bois mort sur pied dans l'estimation de la biomasse (voir au tableau 2 quelques valeurs de bois mort sur pied dans des forêts de Belgique), font abstraction du bois mort tombé à terre; d'autres, qui dérivent T de tables de production qui ne leur donnent que le bois fort, ajoutent à T les rameaux morts de la litière en les assimilant au menu bois (dans une forêt en équilibre, il tomberait par auto-élagage autant de branches et rameaux morts qu'il s'en produirait de nouveaux); d'autres ajoutent à T1 + LF l'ensemble des rameaux et branches mortes (par exemple Satchell, dans ce volume; Anderson, dans ce volume; Duvigneaud *et al.*, dans ce volume) en assimilant cette valeur à L_{1n} .

En pratique, on ajoute LNF à T1 + LF, car, en plus du bois mort, elle contient des écailles, fleurs, inflorescences, etc., qui sont naturellement de la productivité primaire.

Il est clair que, dans ce cas, on s'écarte des schémas de Kira *et al.*, puisque l'on considère que la fraction bois mort de L_{10} , qui, dans le cas d'une forêt caducifoliée, constitue à elle seule tout L_{10} , est assimilable à une partie de la fraction bois mort de L_{1n} .

On se heurte en fait au problème de "la biomasse par opposition à la nécromasse" (voir Kestemont, dans ce volume); ce problème du bois mort n'est pas simple: les rameaux et branches mourant pendant la période considérée ont pour beaucoup été produits avant celle-ci; de plus, une partie de ce bois mort restera "sur pied" pendant un nombre plus ou moins grand d'années, et la fraction tombée qu'on peut recueillir dans les trappes à litière ou sur de grandes surfaces disposées à cet effet varie selon l'intensité de certains facteurs comme la force du vent, le poids de la neige, l'action des oiseaux, ou simplement les éclaircies par action humaine. Cependant, il semble que la chute du bois mort, tout au moins des rameaux morts, soit périodique et se produise surtout en automne, en même temps que la chute des feuilles (fig. 5).

Il y a, dans les écosystèmes forestiers caducifoliés, trois principales catégories de bois mort: le bois mort sur pied (le tableau 2 donne quelques valeurs obtenues dans des forêts de Belgique); les rameaux tombés sur le sol; les branches et troncs tombés au sol (*timber litter* des écologistes soviétiques).

Dans toute cette mortalité, quelle est la part qui revient aux tissus ligneux produits et morts pendant la période concernée?

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

Cette mort diffuse, qui affecte des organes de tous âges et progresse lentement dans l'arbre, comme progressent d'ailleurs antithétiquement les produits de la photosynthèse, a pour résultat que chaque année une certaine quantité de tissus meurt ou périclite dans un organe apparemment vivant; sans pouvoir chiffrer le phénomène, on peut néanmoins émettre l'hypothèse que le bois mort total tombant annuellement sur le sol de la forêt est une mesure de la mort des tissus ligneux formés pendant cette même année, une mesure de la fraction ligneuse de L_{1n} .

Considérant ainsi que la forêt est productrice de bois mort (ce qui est une nécessité pour certaines chaînes trophiques de xylophages) comme elle l'est de feuilles mortes, on simplifie le problème de la productivité primaire nette sans, semble-t-il, trop l'altérer.

Dans les recherches entreprises en Belgique, nous avons adopté la solution provisoire suivante: lors des opérations d'abattage et de découpage des arbres sur le terrain, menant à la confection de courbes et au calcul de régressions, le bois mort sur pied est décompté; par conséquent, la biomasse obtenue et l'incrément annuel T1 qu'on peut obtenir à partir des cernes et des rameaux d'un an sont uniquement constitués de matière vivante; on doit consi-

TABLEAU 2. Bois mort sur pied, dans quelques forêts de Belgique.

Station	Type forestier	Age (en années)	Récolte		Pourcentage de la biomasse aérienne
			Espèce	Poids (en kg/ha)	
Virelles (bois de Blaimont)	Chênaie mélangée, jeune futaie	35-75	<i>Quercus</i>	1 950	1,8
Wavreille (bois de Wèves)	Chênaie à coudrière	{ 120 { 20	<i>Quercus</i> (futaie)	4 800	1,7
			Divers (taillis)	1 200	4,0
Villers-sur-Lesse	Chênaie pure, taillis sous futaie	{ 90 { 20	<i>Quercus</i> (futaie)	4 150	3,0
			Div. sp. (taillis)	4 250	1,7
Vonèche (Quatre Seigneurs)	Chênaie à bouleaux, futaie	135	<i>Quercus</i> (futaie)	8 200	4,3

dérer dans ce cas que la forêt étudiée, tout au moins si elle est équilibrée, produit annuellement, sous forme de litière, non seulement des feuilles mortes, mais aussi du bois mort; l'auto-élagage de la forêt devrait, pour cette litière annuelle de bois mort et pour une courte période où la forêt change peu, fournir des valeurs à peu près semblables d'une année à l'autre; mais il y a l'événement extérieur (voir plus haut), de sorte que la litière de bois mort ne peut être obtenue de façon précise que par des mesures effectuées sur plusieurs années et en faisant la moyenne.

Rappelons ici les chiffres de Möller *et al.* (1954), obtenus pour un *Fagetum* de quarante-cinq à cinquante et un ans d'âge, dans le centre de Zealand (Danemark); il s'agit de quantités annuelles successives de bois mort, en kg/ha (valeurs corrigées): 1947, 460; 1948, 1 300; 1949, 1 272; 1950, 548; 1951, 615; 1952, 371, soit, en moyenne, 980 kg/an, si l'on élimine 1952. On voit l'importance de la variation annuelle.

Nous avons donc utilisé la formule (voir Duvigneaud *et al.*, dans ce volume):

$$PN1 = T1 + Ig2_0 + Ig2_n + L1_0 + L1_n$$

c'est-à-dire

$$PN1 = T1 + Ig2 + L1 \quad [3]$$

en spécifiant que T1 est obtenu à partir de la biomasse des organes ligneux vivants.

La formule [3] est une alternative aux difficultés techniques d'application de la formule [2]; mais elle paraît s'opposer à la formule [1] et aux schémas apparemment très clairs de la figure 4.

Il s'agit en fait de différences d'interprétation concernant la mortalité et le mode de chute de la litière de branches et rameaux.

Des recherches précises sont donc nécessaires sur la matière organique totale et ses subdivisions: la biomasse et la nécromasse¹. On peut, comme le fait Ovington (1962), estimer la productivité en matière organique, ce qui simplifie le problème.

Cependant, utiliser la méthode 2 en ne tenant pas compte de la mortalité des organes produits avant le début de l'observation mais tombés au sol pendant le temps de l'observation, c'est faire abstraction d'une masse importante de bois mort (souvent de l'ordre de plus d'une tonne), matière organique qui est le point de départ de diverses chaînes trophiques (bactéries lignolytiques et cellulolytiques, champignons ou insectes xylophages, plantes supérieures dont les racines se nourrissent directement de bois en décomposition, etc.).

Si certains peuvent négliger cette nécromasse, parce que leur but économique est l'estimation de la productivité primaire utilisable par l'homme, les écologistes doivent au contraire l'étudier sérieusement, puisqu'elle entretient des groupes d'organismes consommateurs ou décomposeurs dont on ne connaît pas l'importance réelle dans le fonctionnement harmonieux de l'écosystème.

Pour satisfaire les uns et les autres, il n'est pas difficile, comme nous le faisons en Belgique, de calculer deux valeurs de productivité primaire nette: PN1 avec bois mort (formule 3), et PN1 sans bois mort, ce dernier correspondant à la formule

$$PN1 = T1 + Ig2 + L1 - LB \quad [4]$$

où LB est la litière totale de branches et de rameaux.

La première de ces deux valeurs est probablement un peu trop forte, et la seconde est certainement trop faible. Nous ne voyons pas actuellement d'autre solution.

Les conceptions de l'école russe, résumées par Rodin et Bazilevich (1964) doivent aussi être rappelées.

L'incrément annuel est l'augmentation apparente de la quantité de matière organique dans toutes les parties formant la biomasse de la phytocénose; c'est la production primaire nette (*npp*); elle comprend l'incrément des organes ligneux, plus les feuilles; c'est donc, dans notre système, $T1 + k(LF)$, k étant un coefficient de transformation de la litière de feuilles en feuilles vertes au maximum de leur développement.

La chute de litière (notre litière totale LT) est la quantité de matière organique qui meurt au cours de l'année; elle résulte de la mort d'organes annuels (feuilles caduques, écaillés et bourgeons) ou du vieillissement ou de l'élagage naturel d'organes vivaces. La "litière de feuilles" comprend feuilles, fleurs, glumes, fruits, graines, rameaux, etc., provenant des arbres et arbustes; mais cette notion ne couvre pas les troncs et grosses branches (*timber litter*) ou cadavres de la strate au sol.

De ces deux concepts s'en dégage un troisième: l'incrément vrai, qui est la quantité de matière organique restant dans la phytocénose, comme résultat de l'accroissement annuel, moins la chute de litière totale: $\text{incrément vrai} = \text{incrément annuel} - \text{litière totale}$.

Exemple d'une chênaie mélangée de deux cent vingt-deux ans à Voronesj (Mina, 1955):

Incrément annuel (<i>npp</i>)	Tonnes
Feuilles vertes	3,74
Troncs et branches	2,53
Racines	0,25
	<hr/>
	6,52
Litière totale	
"Feuilles"	3,85
Troncs et branches	1,80
Racines	0,43
	<hr/>
	6,08

$$\text{Incrément vrai} = 6,52 - 6,08 = 0,44 \text{ t/ha.}$$

1. Il ne faut pas perdre de vue que biomasse et nécromasse ne sont pas de la matière organique pure: elles contiennent, parfois en quantité importante, des substances minérales (minéralomasse) qu'il convient de soustraire de la matière organique si l'on veut estimer celle-ci de manière très précise (Duvigneaud, 1967).

Cet incrément vrai est notre ΔB , et l'on voit qu'il est fort petit dans une vieille forêt, dont PNI (8,75 tonnes avec bois mort, 6,53 tonnes sans bois mort) est cependant encore important.

En conclusion, il semble bien que PNI soit la seule valeur utilisable pour comparer des écosystèmes entre eux, TI et ΔB dépendant de trop d'influences diverses: chenilles, tempêtes, etc.

MESURE DE LA PHYTOMASSE (*STANDING CROP*) PAR "ANALYSE DE DIMENSIONS"

Pour la mesure du *standing crop* dans les écosystèmes forestiers, les écologistes utilisent généralement une méthode d'analyse de dimensions connue depuis fort longtemps par les forestiers (tables diverses, voir chapitre suivant, et voir Delvaux, dans ce volume), mais qui se révèle providentielle dans la progression rapide de l'écologie comme discipline quantitative de l'histoire naturelle. Les paramètres les plus divers sur la structure de la forêt peuvent être obtenus à partir de l'étude détaillée d'une quinzaine d'arbres choisis dans l'amplitude de variation du diamètre du tronc à 1,3 mètre (DBH); ce caractère de mesure facile permet la construction de courbes ou de droites de régression logarithmiques sur lesquelles peuvent se lire, pour chaque arbre de la forêt, certaines dimensions recherchées, comme la biomasse de l'arbre, ou du tronc, ou du houppier, ou des feuilles, la longueur totale des branches, etc.

Ces courbes sont rendues plus précises encore en alliant la hauteur de l'arbre à son diamètre et en évaluant les caractères précités par rapport, par exemple, à D^2H (voir détails dans Whittaker et Woodwell, dans ce volume).

Il a été montré par Whittaker et Woodwell (1968) que, dans une région déterminée (et en principe très étendue), la forme des diverses espèces de plantes ligneuses, appartenant à un type biologique déterminé (résineux, feuillus caducifoliés, feuillus sempervirents, etc.), a un gabarit standard, si bien qu'un grand nombre d'espèces dominantes différentes sont reliées allométriquement et peuvent être utilisées pour construire une seule et même courbe. C'est ainsi que, dans les Smoky Mountains, il existe une seule et même droite de régression reliant le logarithme du DBH à celui de la productivité du bois de tige pour les espèces ligneuses dominantes, allant des *Vaccinium* suffrutescents aux espèces les plus grandes de *Quercus*. On peut, de même, porter sur une même courbe toutes les espèces d'arbres d'une forêt tropicale (Kira et Shidei, 1967).

La figure 6 illustre le même phénomène dans les forêts de haute Belgique; nous avons porté sur le même graphique la biomasse des individus de différentes espèces d'arbres que nous avons étudiés dans divers écosystèmes, en fonction du diamètre à 1,30 mètre. On obtient une courbe relativement satisfaisante.

CONCEPTS DE "FORÊT ÉQUATORIALE" ET DE "FORÊT TROPICALE"

Une très importante source de confusion dans l'énoncé des concepts et méthodes concernant la productivité primaire des forêts provient d'une utilisation non contrôlée du terme "tropical".

On confond, sous le terme de "forêts tropicales", les forêts équatoriales, à croissance continue et souvent sempervirente, et les forêts tropicales au sens strict, généralement caducifoliées et à croissance discontinue, à cause de l'existence d'une saison sèche plus ou moins longue.

Ainsi, de nombreuses forêts tropicales peuvent s'étudier par des méthodes semblables à celles utilisées pour les forêts tempérées.

Par exemple, les "myombo" à *Brachystegia*, *Isoberlinia*, *Julbernardia* du domaine zambézien de l'Afrique tropicale, qui couvrent la plus grande partie du Congo méridional, de l'Angola, de la Zambie et du Mozambique, sont composées d'arbres médiocres présentant des cernes annuels qui peuvent être utilisés pour des mesures de productivité.

Fanshawe (1959) a estimé que la vitesse moyenne de croissance des espèces dominantes se situe entre 15 et 20 cernes/pouce, c'est-à-dire un incrément moyen annuel (MAI) de 0,22 pouce. Dans cette forêt, constamment soumise à l'action du feu de brousse et où les troncs sont nécessairement des rejets de souches, la croissance des arbres varie avec l'âge, et il est intéressant de décrire cette variation de croissance des troncs:

Brins jeunes, 5-15 cernes/pouce; la croissance se ralentit progressivement (jusqu'à 15 cernes) jusqu'à trente ans. Développement des houppiers, depuis trente ans jusqu'à cinquante ans (moment où les houppiers se dégagent du couvert); ralentissement de la croissance du tronc jusqu'à 30 cernes.

Épanouissement des houppiers; reprise de la croissance (15-20 cernes).

Cette productivité primaire est relativement faible, parce que la forêt est tropicale (et non équatoriale); vu sa grande étendue, la myombo entre dans l'inventaire général des forêts du globe; sa productivité a été fortement surestimée par la plupart de ceux qui ont tenté une synthèse des productivités mondiales, à cause de la confusion terminologique rapportée ci-dessus.

TABLES DE PRODUCTIVITÉ ET INDEX DE SITE. IMPORTANCE DES STRATES AU SOL

Comme on l'a dit au chapitre précédent, il convient de rendre à César ce qui revient à César, et d'insister sur l'œuvre immense accomplie depuis un siècle par les forestiers dans le domaine de l'estimation de la productivité forestière. Leurs buts sont différents des nôtres, mais ils se rejoignent au bout d'un chemin encore long à parcourir (voir Delvaux, dans ce volume).

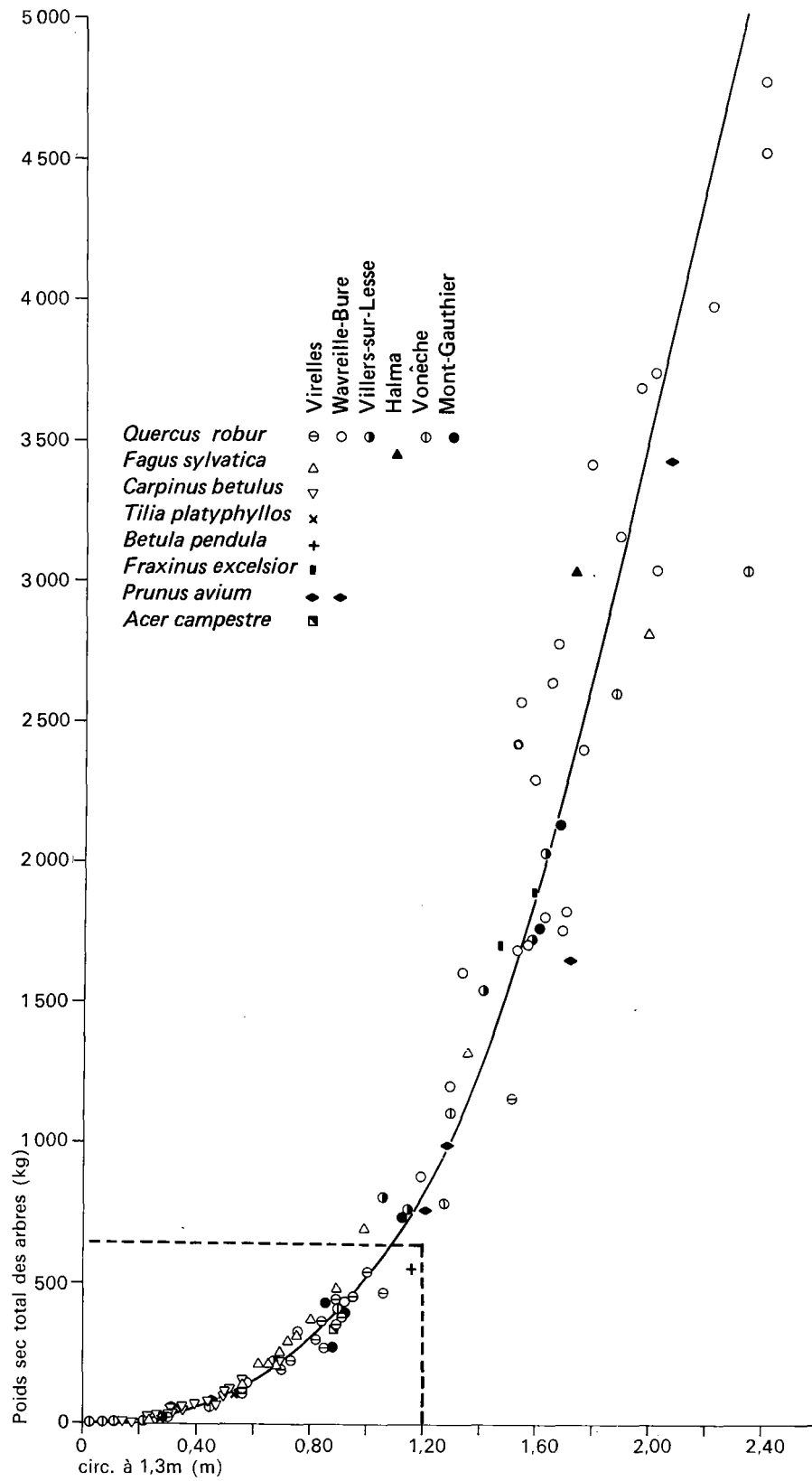


FIG. 6. Relation entre le poids sec des arbres (partie ligneuse aérienne) et leur diamètre à 1,30 mètre (DBH), pour huit essences caducifoliées dans six écosystèmes forestiers distincts de haute Belgique.

Un nombre considérable de courbes ou droites de régression employées dans chaque cantonnement forestier sont construites à partir du cubage des arbres calculé sur la base du DBH (volume à 1,30 mètre) et de la hauteur. Mais on y lit un volume de bois (généralement exprimé en mètres cubes), alors que les écologistes ont besoin d'une biomasse exprimée en kilogrammes de matière sèche ou en kilocalories. D'une façon quasi générale, les courbes ou tables des forestiers ne donnent que les valeurs du bois fort (*Derbholz*), alors que les écologistes ont besoin de la biomasse totale des arbres, étendue au menu bois (*Reizholz*) et aux racines.

De plus, les écologistes ont besoin des strates d'arbustes et des strates au sol, qui peuvent jouer un très grand rôle dans l'élaboration totale de la productivité de la phytocénose: dans certaines forêts de *Pinus*, la faible productivité des arbres est compensée par celle des strates au sol; dans les forêts de résineux de Norvège, Mork (1946) a montré qu'en même temps que la productivité des arbres diminue, suite à une diminution de la qualité du sol, la productivité des arbustes nains augmente:

Type forestier à fertilité décroissante (voir fig. 9)

	Biomasse des arbustes nains	Productivité annuelle des arbustes nains
<i>Myrtillus</i> MT	5 400	800
<i>Vaccinium</i> VT	6 200	1 400
<i>Empetrum</i> ET	9 200	2 100
<i>Calluna</i> CT	14 400	2 600

Certaines des chênaies ardennaises que nous avons étudiées (voir Duvigneaud *et al.*, dans ce volume), caractérisées par une mauvaise productivité du chêne, voient s'ajouter une strate herbacée importante de graminées hautement productrices.

Remarquons d'ailleurs que les productivités en volume ne sont pas nécessairement parallèles aux productivités en bois: le bois peut être plus ou moins serré et la densité joue un grand rôle. De plus, au cours de sa croissance, le même arbre peut passer par des périodes alternées de forte et de faible densité.

En ce qui concerne la productivité des arbres à l'hectare, on dispose aujourd'hui, pour de nombreuses régions, de tables de production pour les peuplements des principales essences forestières naturelles ou introduites.

Les données sont calculées par hectare, le plus souvent en bois fort sur écorce, et l'on entre dans la table par la hauteur (moyenne ou dominante) et par l'âge (intervalles de temps de cinq ou dix ans), lesquels, une fois connus, permettent de lire les autres caractéristiques présumées du peuplement en cause (pour détails, voir: Pardé, 1961; Delvaux, 1969); on peut ainsi déterminer le volume de bois fort à l'hectare, pour un âge déterminé; si l'on refait la mesure dans le même site, cinq ou dix ans plus tard, on obtient par différence un accroissement de volume qui, augmenté des éclaircies et divisé par 5 ou 10, donne la productivité annuelle en volume de bois fort.

C'est de cette manière que Möller et ses élèves de l'école

danoise mesurent le ΔB nécessaire à l'estimation finale de la productivité brute PB (voir p. 117).

On comprend le profit que les écologistes peuvent tirer de ces tables de production régionales, pour autant que les proportions bois-écorce soient connues, de même que les densités; il convient d'établir le pourcentage de menu bois et de racines, et de connaître les quantités de litière annuelle de feuilles à l'hectare, qui sont une estimation de la productivité des feuilles.

En additionnant tous les postes obtenus, on peut ainsi parvenir à une estimation rapide de la productivité primaire nette des arbres de l'écosystème étudié, qui est extrêmement valable dans le cas d'un programme minimal.

Ehwald (1957) a pu ainsi établir (fig. 7) la productivité primaire nette moyenne des peuplements de *Fagus*, *Picea*, et *Pinus silvestris* de l'Allemagne du Sud (ramenés à cent ans d'âge), pour les classes de productivité I et III, en utilisant pour le volume du bois fort les tables de Dieterich, Zimmerle et Wiedemann, et pour le menu bois les tables de Schwappach.

Les densités du bois vert sont respectivement de: 0,42 pour *Pinus*, 0,57 pour *Fagus* et 0,39 pour *Picea*, selon Trendelenburg.

Le volume de l'écorce a été estimé, en pourcentage de celui du bois fort, à 13% pour *Pinus*, 7% pour *Fagus*, 10% pour *Picea*, et les densités respectives s'élèvent à 0,35, 0,51 et 0,30, selon Hartig et Ramann.

La masse des racines a été estimée, selon Weber et Smirnova, en fonction de la masse ligneuse aérienne, à 20-25% pour *Pinus*, 25-30% pour *Fagus*, 25-27,5% pour *Picea*, les pourcentages les plus élevés correspondant à la classe de productivité III.

On voit ainsi (fig. 7) que les productivités primaires nettes approximatives des trois essences sont (en tonnes/hectares par an):

	Conditions très favorables	Conditions moins favorables
<i>Picea abies</i>	12,5-14	7-8
<i>Fagus sylvatica</i>	11-12	7-8
<i>Pinus silvestris</i>	7,5-8,5	2,5-5

Le fait que la productivité des peuplements dépend fortement des qualités du "site" où ils se développent a amené les forestiers à considérer des classes de productivité ou "index de site", généralement au nombre de 5, qui sont basées sur la hauteur à un âge déterminé. Le "site index" des Anglo-Saxons est la hauteur moyenne ou dominante, exprimée en pieds, à l'âge de cinquante ans; les classes de fertilité se suivent de 10 en 10 pieds: la première classe a 100 pieds, la deuxième 90 pieds, la troisième 80 pieds, et ainsi de suite. En Allemagne et en Europe centrale, les "classes de production" correspondent à l'accroissement moyen annuel de zéro à cent ans, ou de zéro à cinquante ans: la classe 10 est caractérisée par un accroissement de 10 m³/ha/an, de l'origine à cent ans; la classe 9 par un accroissement de 9 m³/ha/an, et ainsi de suite (Wiedemann, Schober, 1957).

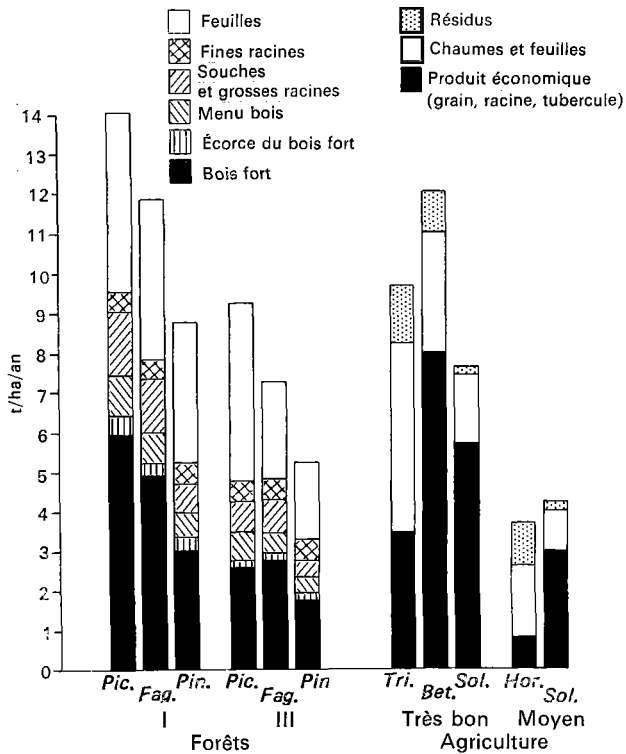


FIG. 7. Productivité primaire nette comparée des principaux types de peuplements forestiers de classe de bonité I et III et de quelques grandes cultures agricoles sur sol très bon ou moyen, en Allemagne (d'après Ehwald, 1957).

Pic = *Picea abies*; Triticum = *Triticum vulgare*; Fag = *Fagus sylvatica*; Bet = *Beta vulgaris*; Pin = *Pinus sylvestris*; Sol = *Solanum tuberosum*; Hor = *Hordeum vulgare*.

Au Danemark, on utilise un système plus biologique, mis au point par Möller. Pour chaque essence, la hauteur moyenne atteinte en cinquième (dernière) classe de fertilité est la moitié de la hauteur moyenne atteinte au même âge en première classe. Les trois autres classes se partagent l'intervalle.

La fig. 8 donne en exemple le cas du hêtre (*Fagus*) et de ses 5 classes de bonité: à cent ans, en première classe, le hêtre atteint une hauteur moyenne de 32 mètres; on choisit pour la classe 5 la moitié de cette hauteur, 16 mètres. On intercale les autres classes (20, 24 et 28 mètres) et le tout s'inscrit dans un diagramme hauteur/âge.

La strate au sol peut servir à caractériser la classe de productivité: dès 1909, Cajander a distingué, dans les forêts de Finlande, des "types forestiers" basés sur l'espèce ou les espèces dominantes du sous-bois: *Oxalis*-typ (OMT), *Myrtilus*-typ (MT), *Calluna*-typ (CT), etc. A ces types correspondent une hauteur moyenne ou un DBH déterminés pour un âge déterminé de *Pinus*, *Picea* ou *Betula* (fig. 9).

En Europe occidentale, une phytosociologie forestière basée sur les "groupes écosociologiques" dominants tend

vers le même but (Duchaufour, 1957; Duvigneaud, 1961; Ellenberg, 1963); elle est basée sur le fait que les conditions stationnelles (température, humidité, richesse en ions biogènes) s'intègrent le mieux dans le type d'humus formé; or chaque type d'humus est mis en évidence par une flore forestière qui lui est plus ou moins liée et forme des groupes d'espèces (groupe du mull, groupe du moder, groupe du mor) indicatrices, qui s'interpénètrent dans des conditions intermédiaires.

L'intérêt principal de ces groupes réside dans le fait qu'ils peuvent être la base d'une cartographie intégrée (Duvigneaud, 1961; Galoux et Duvigneaud, 1968; Long, 1969; voir Rey, dans ce volume).

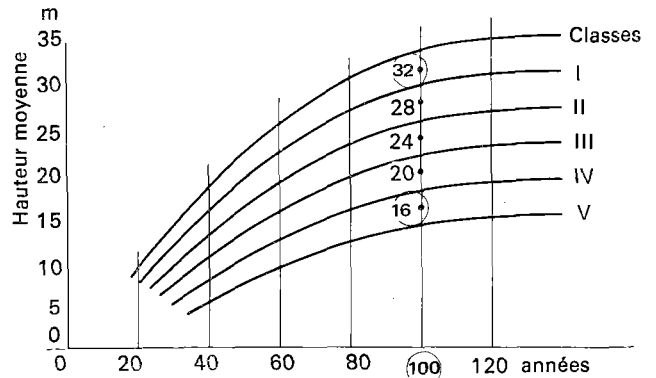


FIG. 8. Les classes d'âges (index de site) de la hêtraie danoise (*Fagetum*) selon Möller.

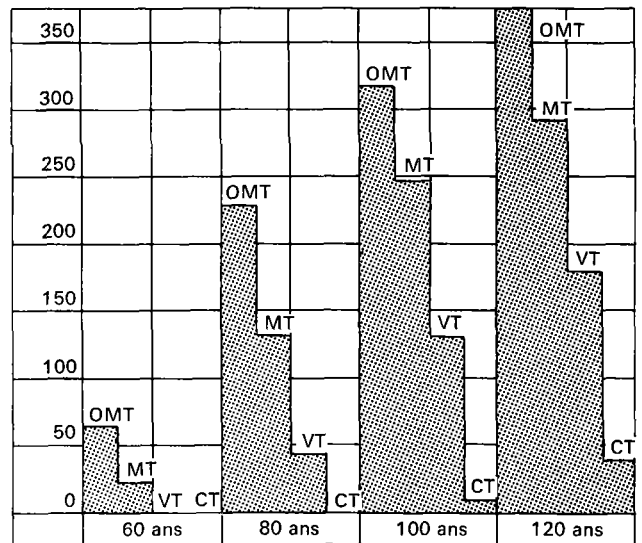


FIG. 9. Productivité de *Pinus sylvestris* en Finlande, dans des forêts d'âges divers, estimée d'après le type de strate au sol. La productivité est estimée par le nombre à l'hectare d'arbres dont le diamètre à 1,30 mètre dépasse 28 cm. (D'après Cajander et Ilvessalo, 1921.)

OMT = type à *Oxalis* et myrtille; MT = type à myrtille; VT = type à airelle (*Vaccinium vitis-idaea*); CT = type à *Calluna*.

LES PROBLÈMES DE LA LITIÈRE

Nous nous excusons d'y revenir encore une fois.

Rappelons que la litière végétale totale est la somme de nombreux postes:

$$LT = LF + LNF + LR + NU + MOL$$

où LNF se compose essentiellement de LB, litière de branches jeunes ou vieilles (aussi troncs dans les forêts non aménagées), mais comporte aussi de nombreux organes ou restes hétéroclites (écailles, fleurs ♂, inflorescences, etc.), dont certains n'ont pas leur place logique ici: fruits ou graines vivants (germes des populations futures), fragments de lichens et mousses détachés des troncs, excréments de chenilles, etc.

Cette complexité s'accroît du fait que les chutes n'ont pas lieu en même temps (fig. 5), ce qui doit encore augmenter considérablement les niches écologiques réservées aux décomposeurs et, de ce fait, la diversité de ces derniers.

On ne saurait donc trop insister sur la nécessité de séparer les divers éléments de la litière, chaque fois que la chose est possible.

LR, litière de racines, est extrêmement difficile à mesurer, si bien que souvent on n'en tient pas compte; elle est cependant très importante, ainsi qu'en témoignent les mesures de Woodwell et Whittaker dans le *Querceto-Pinetum* de Brookhaven: pour 3,42 t/ha/an de litière

aérienne, il se forme 3,11 t/ha/an de litière de fines racines mortes (fig. 10).

On dispose d'une mise au point assez récente sur la production de litière dans les forêts du globe, due à Bray et Gorham (1964); le dépouillement des données de la littérature ne permet pas d'aller au-delà d'une séparation en litière de feuilles et non *leaf litter*, mais il permet aux auteurs de mettre l'accent sur l'importance de la litière de feuilles (la plus facile à évaluer) et de la périodicité de sa chute, pour la caractérisation des types forestiers et surtout comme index de leur productivité nette.

PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE NETTE ET PRODUCTIVITÉ NETTE DE L'ÉCOSYSTÈME

Ces deux valeurs ont été distinguées et mises en évidence par Whittaker et Woodwell aux États-Unis (1968, 1969).

Nous avons vu que $PB = PNI + R1$ ou $PNI = PB - R1$. $R1$ est la respiration des plantes vertes, c'est-à-dire des autotrophes et peut être désigné par RA . On aura donc: $PNI = PB - RA$.

D'autre part, si l'on néglige U , qui, dans un écosystème forestier, est peu important, $R2 + R3 + R4$ est la respiration des hétérotrophes et peut être désigné par RH .

D'où une valeur nouvelle, la productivité nette de l'écosystème ($PNE = T1 + T2 + T3 + T4$; fig. 2), qui

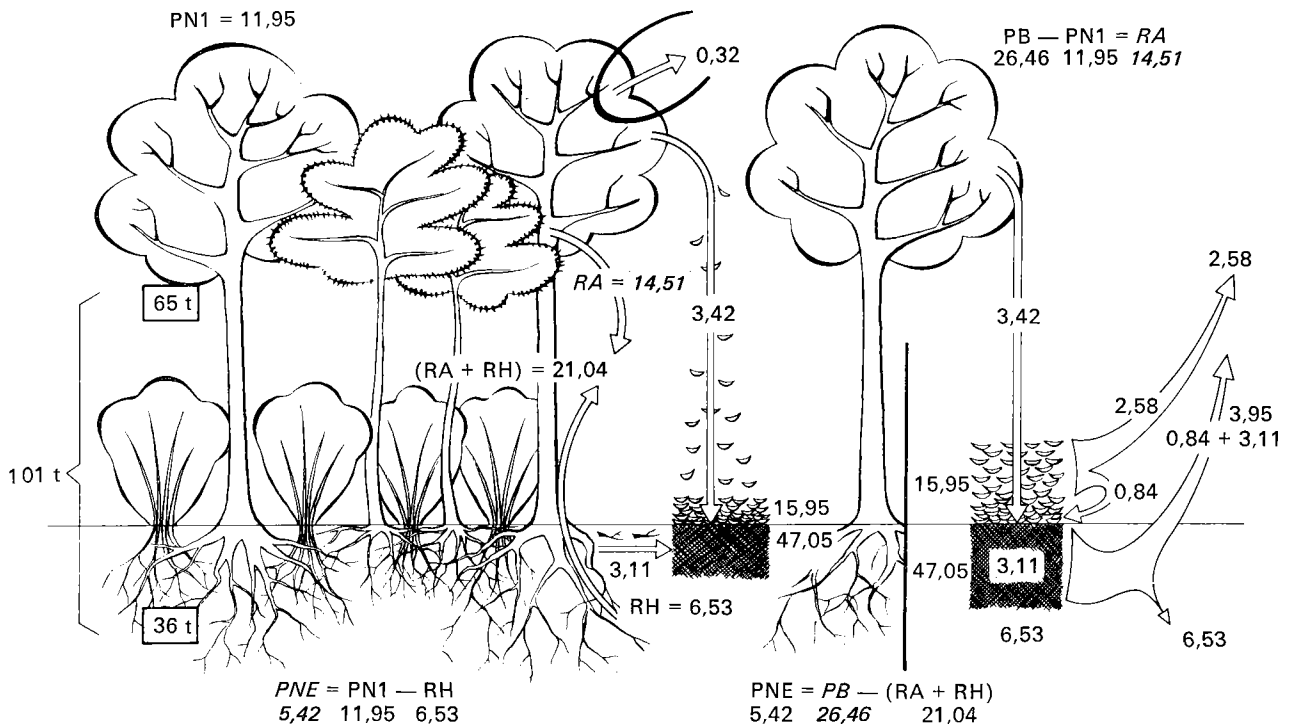


FIG. 10. La forêt de Brookhaven (*Querceto-Pinetum*) et ses principales caractéristiques de biomasse et de productivité (schéma établi d'après Woodwell et Marples, 1968, et Whittaker et Woodwell, 1969).

est égale à la productivité brute de l'écosystème (naturellement identique à celle de la phytocénose autotrophe), moins la respiration totale de l'écosystème:

$$PNE = PB - (R1 + R2 + R3 + R4)$$

$$PNE = PB - RA - RH$$

ou encore

$$PNE = PN1 - RH$$

Or, dans un écosystème forestier stabilisé, on peut considérer, en dehors des cas où il se forme de la tourbe, que la matière organique du sol et la pédoflore qui s'en nourrit sont en équilibre, ce qui a d'ailleurs été montré par Woodwell et Marples (1967); il y a donc simple maintenance de la pédoflore et de la pédofaune, ce qui est d'ailleurs marqué par le fait que la quantité de litière et d'humus demeure constante d'une année à l'autre. Les niveaux animaux aériens de consommation sont aussi en équilibre (lorsqu'il n'y a pas invasion par chenille ou champignon parasite) et, en moyenne, la même quantité de tissus végétaux est consommée; les différences de litière totale sont surtout dues à des différences annuelles de climat.

RH, valeur complexe correspondant à la respiration des animaux, champignons et bactéries, peut ainsi être simplifié et considéré comme égal à la masse de tous les organes qui ont été consommés, qui sont tombés et se sont incorporés à la litière totale, ou qui se sont décomposés dans le sol pendant la période considérée (cette dernière valeur étant très difficile à établir). En effet, on peut considérer (à l'équilibre) que toute la litière totale et toutes les racines mortes ont servi d'aliment respiratoire; leur masse exprimée en grammes de carbone ou en calories est donc identique à l'ensemble des matières brûlées dans la respiration de tous les hétérotrophes composant la biocénose.

Nous avons schématisé dans la figure 10 la forêt classique de Brookhaven (*Querceto-Pinetum*) à sous-bois de *Vaccinium*, étudiée par Whittaker et Woodwell (PB, PN1, PNE et d'autres valeurs importantes de l'écosystème y sont indiquées).

DYNAMIQUE DE L'ÉCOSYSTÈME

Nous avons raisonné jusqu'ici en fonction d'un écosystème en état stable ou parvenu à son climax.

Or un écosystème est presque toujours en évolution dynamique, et ce phénomène est souvent complexe. Dans un tapis végétal naturel ou semi-naturel, la phytocénose appartient à une série dynamique, qui va théoriquement des groupements pionniers du sol nu au climax, en passant par une succession de stades intermédiaires progressifs; par conséquent, la phytocénose de l'écosystème considéré voit se modifier, en fonction du temps, sa composition floristique quantitative et qualitative; les niveaux de consommation évoluent parallèlement, de même que l'édaphotope, et aussi la distribution du climatope au sein d'une structure de plus en plus complexe.

La succession peut être considérée comme une augmentation progressive de la biomasse, jusqu'au climax, où elle devient constante et maximale, à certaines fluctuations près; à une biomasse constante correspond une PNE nulle (fig. 12).

Donc, le climax peut être considéré théoriquement, dans une succession, comme la phytocénose où B est maximal et $PNE = 0$; en pratique, les fluctuations interviennent, par exemple, lorsque les morts d'organes ou d'individus sont momentanément plus importantes pour des raisons climatiques défavorables.

Si la phytocénose est une plantation monospécifique d'arbres, sa dynamique en fonction de l'âge n'a surtout que des aspects quantitatifs, ce qui simplifie le problème.

Les divers aspects de la productivité en fonction de l'âge peuvent se déduire de schémas devenus classiques représentés dans les figures 3 et 11.

La figure 3 reprend les observations de Möller, Muller et Nielsen sur la productivité de *Fagus sylvatica* au Danemark, et la figure 11 celles de chercheurs japonais sur

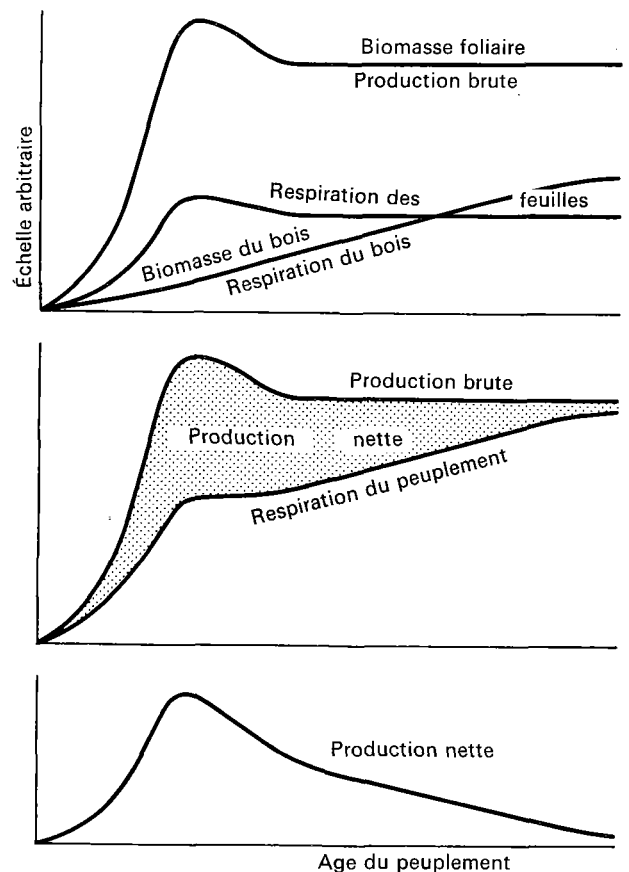


FIG. 11. Évolution hypothétique, en fonction de l'âge, de la productivité brute, de la respiration, de la productivité nette et de la biomasse dans des peuplements purs denses (Kira et Shidei, 1967).

les plantations monospécifiques d'essences diverses au Japon (Kira et Shidei, 1967).

De telles figures, qui se passent de commentaires, illustrent le fait que la productivité nette et l'accrétion annuelle des tissus vivaces sont maximales pour un peuplement relativement jeune, puis diminuent progressivement avec l'âge. Elles permettent de comprendre ce qui se passe lorsque l'écosystème, placé dans une série dynamique, tend vers le climax (fig. 12), c'est-à-dire vers un équilibre entre la fixation d'énergie PB et les pertes d'énergie RA + RH. Au climax, la biomasse B est optimale; PB paraît en légère diminution sur le maximum possible, probablement parce que les feuilles sont moins bien irriguées.

Dans l'évolution vers le climax, la biomasse foliaire reste constante, et ce sont les parties ligneuses qui augmentent sans cesse; par conséquent, la respiration des autotrophes RA ne fait qu'augmenter et est maximale au climax. Le résultat en est une certaine diminution de la productivité nette PNI; elle ne cesse cependant pas, car il y a toujours production de feuilles, de rameaux d'un an, d'une certaine quantité de tissus de branches, troncs et racines, mais les parties encore produites ne peuvent que compenser les pertes de matière cédée aux hétérotrophes (RH), et la productivité nette de l'écosystème (PNE) devient nulle.

On devrait s'attendre que, dans une région densément occupée depuis longtemps par l'homme comme l'est l'Europe occidentale, les phénomènes rapportés ci-dessus rendent difficiles des comparaisons de productivité entre écosystèmes ou peuplements distincts, puisque tous diffèrent par l'âge ou le mode d'exploitation. Il n'en est rien; les exemples cités par Duvigneaud *et al.* (dans ce volume) montrent qu'on obtient des valeurs de PNI très comparables pour un type d'écosystème donné quelle que soit la biomasse et le type d'exploitation humaine. Ce qui change naturellement, c'est la production relative par rapport à la biomasse.

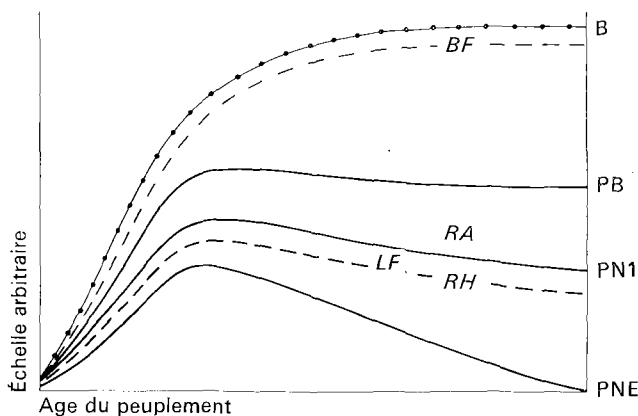


FIG. 12. Schéma de la dynamique de l'écosystème forestier naturel.

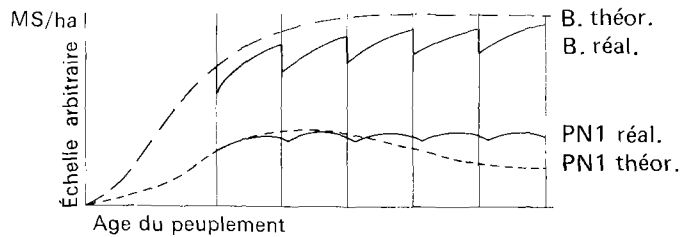


FIG. 13. Schéma de la dynamique de l'écosystème forestier exploité rationnellement par l'homme.

B. théor. = biomasse théorique; B. réal. = biomasse réalisée par une succession d'éclaircies; PNI théor. = productivité primaire nette théorique; PNI réal. = productivité primaire réalisée; MS/ha = matière sèche par hectare.

Le fait me paraît dû à ce que l'action humaine – notamment le jardinage des forêts et les prélèvements par éclaircies calculées – bien que résultant de l'empirisme, maintient la productivité nette à un niveau très élevé et plus ou moins constant, suivant le schéma de la figure 13.

ÉTENDUE DE L'ÉCOSYSTÈME. LA TESSERA EN TANT QU'UNITÉ ÉLÉMENTAIRE

Un des points pour lesquels on est encore peu avancé est celui de l'étendue à donner à l'écosystème.

On retrouve le problème de l'extension à donner, en phytosociologie, à l'individu d'association, mais il se complique ici des facteurs de l'édaphotope et du climatope.

Il paraît simple de considérer un écosystème comme limité, sur le terrain, à une surface homogène à laquelle correspondent une biocénose homogène, un climatope homogène et un édaphotope homogène. Hélas! les surfaces homogènes couvertes d'une végétation homogène correspondant à un sol homogène sont rares dans la nature et peut-être même inexistantes. La cause principale en est la microtopographie à laquelle les organismes vivants sont souvent d'une sensibilité extrême; il suffit parfois d'une dénivellation de 1-2 cm pour que le régime de l'eau soit fortement modifié; la réaction des espèces végétales à la microtopographie peut ainsi aboutir à une microdistribution en réseau mosaïqué très complexe.

Cette mosaïque microtopographique peut venir des plantes elles-mêmes: certaines espèces croissent en touffes ou touradons s'élevant au-dessus du sol parce qu'elles retiennent et accumulent à leur base la matière minérale et organique, spécialement sur sol peu perméable; il en résulte, en période de forte pluviosité, une organisation réticulée du ruissellement superficiel autour de ces touffes, et une modification microtopographique importante; on rejoint d'ailleurs ici le chapitre de la dynamique de l'écosystème.

Une autre cause importante d'hétérogénéité est la mégatopographie: sur un plan incliné, on observe généralement un continuum de variabilité des facteurs de l'édaphotopie; ce continuum s'accompagne en principe d'un continuum de variabilité du tapis végétal; dans un tel cas, on observe une suite progressive de groupes écologiques qui s'intriquent dans un ordre défini, sans qu'une limite nette puisse être tracée.

Le plus souvent, à cause de modifications brusques dans la composition pétrographique d'horizons redressés et faisant un angle net avec la surface du sol, ou à cause d'actions humaines différentes dans un paysage découpé en parcelles (Kunholtz-Lordat, 1949), ou pour bien d'autres raisons encore, le continuum n'est que théorique, et les écosystèmes s'individualisent nettement, n'étant séparés que par des écotones étroits; cela n'empêche pas une fluctuation plus ou moins importante de leur tapis végétal et plus particulièrement des strates au sol dans le cas d'écosystèmes forestiers.

Que ce soit pour des raisons topographiques, ou que ce soit simplement pour des raisons de compétition entre espèces à degré d'agrégation important, l'écosystème apparaît donc comme mosaïqué, constitué de petites unités élémentaires sol-plantes (végétation homogène sur un sol homogène) et que, par analogie avec les éléments formant les mosaïques antiques, Jenny a appelé des tessera. Ces tessera occupent cependant plutôt un volume qu'une surface, et elles s'emboîtent au lieu de se juxtaposer; dans l'écosystème, chaque tessera peut occuper une surface ou un volume fort variables (Duvigneaud, 1970).

Nous voudrions illustrer le concept de la tessera en tant qu'unité élémentaire de l'écosystème par un exemple (fig. 14) pris dans une chênaie-frênaie (*Querceto-Fraxinetum*) établie sur un sol argilo-limoneux calcifère dans une vallée plate à Wavreille (Belgique). Cette forêt est actuellement exploitée en futaie sur taillis. La futaie est composée de *Quercus robur* âgés de cent vingt à cent cinquante ans, distribués en une strate arborée homogène; homogène aussi est la régénération de *Fraxinus excelsior*, qui, partout, présente une population complète d'individus allant de la plantule à l'arbre de futaie. Homogène encore est la distribution du taillis en tant que tel, exploité tous les vingt-deux ans; mais sa composition floristique est plus ou moins variable en fonction de la microtopographie, qui consiste en molles ondulations continues, la dénivellation entre bosses et fosses ne dépassant guère 30 cm.

Enfin la strate au sol, abondante et variée, est très sensible à la microtopographie dans sa composition tant qualitative que quantitative.

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

En gros, on a les 4 tessera suivantes:

1. Sol très humide des dépressions fortes, très fortement pseudoglésé; strate arbustive d'*Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Salix div. sp.*, *Prunus spinosa*; strate herbacée à dominance intégrale de *Filipendula ulmaria* (surtout développée en été) accompagné de hautes héliophytes diverses.
2. Sol humide des dépressions faibles, assez fortement pseudoglésé; strate arbustive pure de *Corylus avellana*, strate herbacée à dominance intégrale de *Geum rivale* (assez développée pendant toute la période de végétation).
3. Sol frais des zones non déprimées; peu pseudoglésé; strate arbustive à dominance de *Corylus avellana* et *Carpinus betulus*; strate herbacée à dominance d'*Ornithogalum pyreanicum*, *Galeobdolon luteum*, *Allium ursinum* (surtout développée à la fin du printemps).
4. Sol assez frais des zones légèrement surélevées, non pseudoglésé; strate arbustive à dominance de *Carpinus betulus*, mais riche en *Corylus avellana*, *Acer campestre* et *Prunus avium*; strate au sol comportant les espèces du point 3, mais à dominance d'*Hedera helix*. Comme le sol est frais, lourd et riche, il est d'abord couvert, au début du printemps, d'une strate drue d'espèces vernaies, *Ranunculus ficaria*, *Anemone nemorosa*, *Narcissus pseudonarcissus*, etc., qu'on retrouve dans les quatre types de tessera.

Ces types de tessera s'organisent en mosaïque sous la futaie continue, occupant des surfaces allant de quelques mètres carrés à quelques dizaines d'ares, et séparées par des écotones très réduits.

Nous avons étudié une quinzaine de ces tessera en y délimitant chaque fois une surface d'un are; nous les avons étudiées sous leur aspect floristique et pédologique, et aussi du point de vue de la biomasse et de la productivité de la strate arbustive et de la strate au sol. C'est ce dernier aspect qui est représenté à la figure 14. La position réelle des tessera en mosaïque est schématisée à la figure 14.A, tandis qu'en 14.B, elles sont placées dans un gradient d'humidité décroissante en supposant une topographie continue depuis la zone la plus basse, où l'eau peut stagner relativement longtemps, jusqu'à la zone la plus élevée, où l'eau ne stagne jamais.

On voit, en 14.B, que les tessera composant un écosystème apparemment homogène présentent, outre de grandes différences d'ordre floristique, phytosociologique, phénologique, etc., sur lesquelles il n'est pas insisté ici, des différences considérables de biomasse; comme, pour le taillis, il s'agit de biomasses formées toutes après vingt-deux ans et, pour la strate au sol, de biomasse formée pendant une période de végétation (période vernale ou période estivale), leur valeur est en même temps un indice de productivité.

Dans un gradient d'humidité décroissante, on observe pour le taillis une courbe à deux sommets: forte productivité des milieux très humides et des milieux peu humides, faible productivité des milieux moyennement humides; cela est d'ailleurs à mettre en rapport avec la

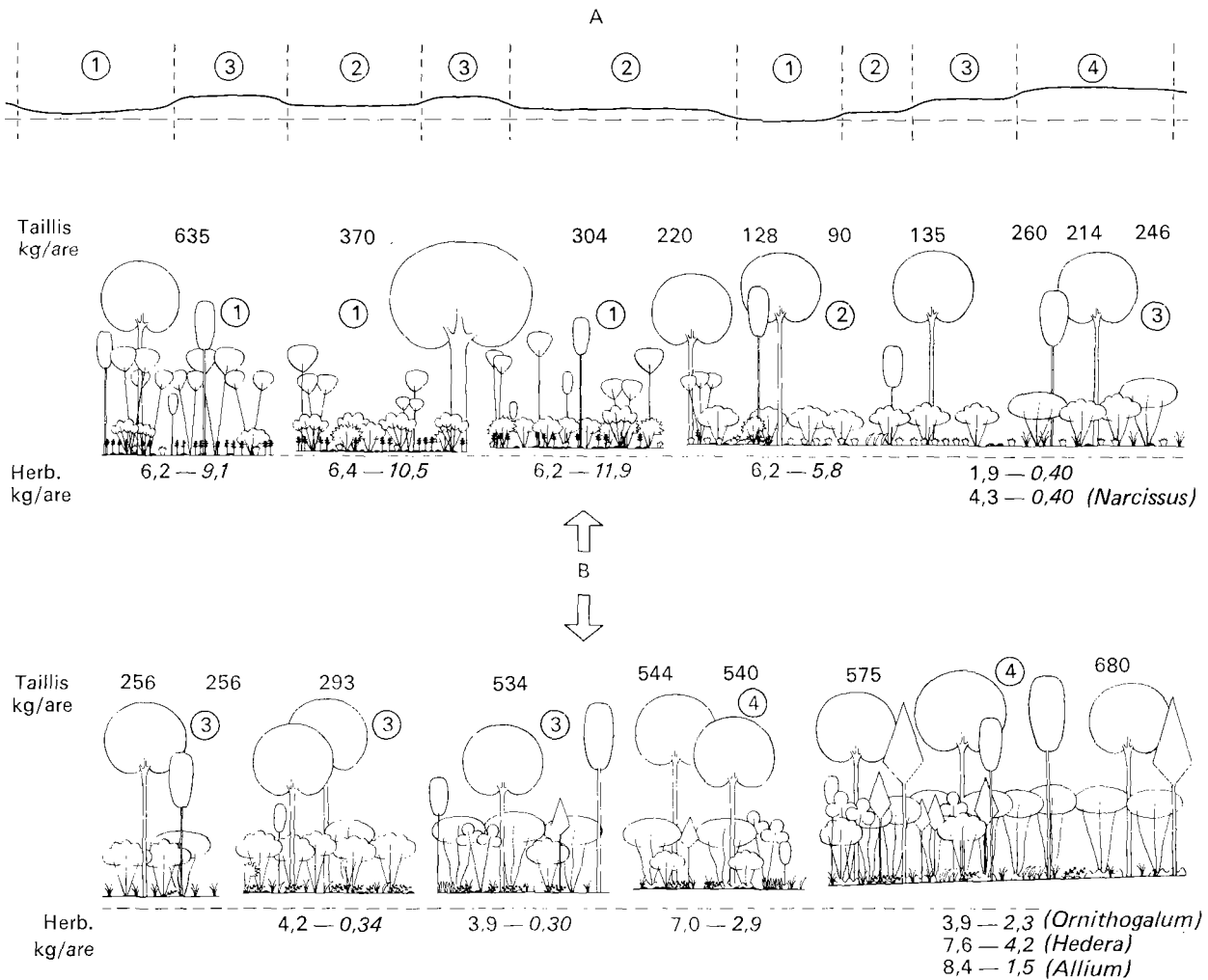


FIG. 14. Les tessera dans l'écosystème "forêt caducifoliée" (*Querceto-Fraxinetum*) à Wève-Wavreille, Belgique (taillis de vingt-deux ans, strate herbacée et sol).

- A. Schéma d'un transect E-O (± 200 mètres) de l'écosystème montrant la distribution naturelle irrégulière des 4 types de tessera. Dénivellement maximal, 1 mètre.
- B. Détail des 15 tessera étudiées, avec structure et biomasse (matières sèches) du taillis (organes ligneux) et de la strate herbacée (en caractères romains: phénophase vernal; en caractères italiques: phénophase estivale) classées artificiellement dans un gradient décroissant d'humidité du sol (niveau moyen de l'eau en tireté).

composition floristique: forte productivité des *Alnus* (biomasse 400-600 kg/a à l'âge de vingt-deux ans) et des *Carpinus* (biomasse 500-700 kg/a à l'âge de vingt-deux ans), faible productivité des *Corylus* (biomasse 100-250 kg/a à l'âge de vingt-deux ans).

Pour la strate au sol, le problème est plus complexe, on voit que, tant au printemps qu'en été, la strate au sol des tessera très humides a une biomasse importante de l'ordre de 5 à 10 kg/a. Il en va de même pour les tessera moins humides à dominance de *Geum rivale*, qui en fait produisent de la biomasse tout au long de l'année. Par contre, dans les tessera peu humides, la végétation mixte vernal est relativement bonne productrice de matière

sèche (encore que les monocotylédones à feuilles charnues, qui y occupent un volume important, aient un poids sec très faible) tandis qu'en été la production devient presque nulle parce que les vernal disparaissent et ne sont remplacées par rien. Enfin, les tessera correspondant aux surélévations les plus sèches occupent, pour ce qui est de la biomasse, une situation intermédiaire: riches au printemps en espèces vernal, elles conservent, lors des autres saisons, une biomasse importante, à cause de l'abondance de l'evergreen *Hedera helix*.

On voit par cet exemple combien l'écosystème peut être complexe, d'autant plus qu'entre les tessera constituantes existent des transferts constants d'énergie, d'eau,

d'éléments minéraux, d'organismes. Il y a là un champ énorme à explorer.

Que faire pratiquement? Ou bien faire la moyenne de nombreuses surfaces égales prises au hasard, ou bien, ce à quoi nous nous efforçons dans nos recherches, faire une carte à grande échelle de l'écosystème étudié, et y délimiter la surface respective de chaque tessera; c'est au niveau tessera que se fait alors l'étude de la biomasse et de la productivité des strates inférieures de la phytocénose.

La figure 15 illustre cette façon de faire pour la strate au sol d'une chênaie à bouleaux sur podzol à pseudoglei, à Vonèche, dans les Ardennes. La surface de chaque tessera a été planimétrée et les biomasses et productivités aériennes et souterraines ont été rapportées à l'hectare.

On comprendra aisément que c'est au niveau de la tessera que doivent être étudiées les populations animales, microbiologiques ou fongiques qui constituent la faune et la flore du sol, et que, de cette manière, le nombre d'échantillons puisse être considérablement réduit.

PROCESSUS DE PRODUCTION

Le fonctionnement de l'écosystème, qui aboutit à l'élaboration d'une biomasse souvent très complexe, se fait par des processus très compliqués, les uns intrinsèques, liés à la morpho-physiologie des individus et à la structure des populations et de la biocénose, les autres extrinsèques et dépendant du climatope et de l'édaphotope : cycle du carbone, flux de l'eau, cycle des bioéléments, tous conditionnés par le bilan d'énergie.

Les écologistes qui, réalisant un programme maximal, étudient un écosystème défini dans un site déterminé en étudient simultanément la productivité, la structure dans l'espace et dans le temps, et les processus extrinsèques de production.

Il est malheureusement fort rare que les processus intrinsèques de production (mécanismes photosynthétiques, métabolisme des glucides et de l'azote, etc.) soient étudiés par les écophysiolistes dans le même site, ou que leurs travaux aient une connexion quelconque avec les problèmes posés par l'écosystème étudié.

Ce manque de collaboration freine considérablement l'avancement de nos connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes; assurer cette collaboration, qui d'ailleurs n'existe pas toujours non plus entre botanistes, zoologistes et microbiologistes, est une tâche aussi importante que la recherche proprement dite — tâche aussi urgente que nécessaire.

PRODUCTIVITÉ QUANTITATIVE ET QUALITATIVE

Chiffrer en tonnes ou en kilocalories à l'hectare des paysages dont certains "sont si beaux qu'on voudrait les presser contre son cœur", c'est courir le risque de passer

pour de nouveaux barbares. Et certains n'ont pas hésité à faire ce reproche à la section PT du PBI; notre époque est celle où la qualité de l'environnement est en voie de devenir le problème numéro un de tout un chacun.

Remarquons d'abord que l'écosystème est, qu'on le veuille ou non, l'unité de mesure du paysage.

L'étude de l'environnement doit être basée sur celle des écosystèmes qui le forment, et la caractéristique de base de ces écosystèmes est leur biomasse et leur productivité; nous avons vu que ces deux valeurs globales sont en fait la somme de très nombreuses données partielles, qui exigent le découpage de l'écosystème en compartiments des plus variés, eux-mêmes complexes, comportant par exemple, pour chaque espèce d'arbre, ses racines, son tronc et ses branches, avec aubier, bois de cœur et écorces, ses rameaux de toutes catégories de diamètre, ses bourgeons en hiver, ses fleurs au printemps, ses feuilles en été, ses fruits en automne, les mousses et lichens qui le couvrent, les oiseaux qui y nichent, les chenilles qui peuvent l'envahir et en consommer toutes les parties tendres; comportant pour chaque espèce d'herbe l'analyse de ses feuilles, de ses bulbes ou rhizomes ou de son chevelu de racines et des périodes où elle fleurit et fructifie; comportant pour le sol les divers horizons, humifiés ou minéraux, avec, en plus des bactéries et des champignons, leur monde extraordinaire d'animaux hypogés.

Les rapports de tous ces organes et organismes entre eux, et avec le sol, et avec le climat, posent le problème du cru, c'est-à-dire de la qualité. Avec la recherche de la diversité des objets et de leurs qualités, la poésie s'installe; une poésie en vers bien mesurés et s'enchaînant en une logique qui est celle des relations des flux, des bilans, et qui, dans certains cas avec l'aide des mathématiciens et de leurs machines électroniques, dans d'autres cas sans cette aide, doit permettre l'établissement ou la conservation d'un environnement salubre, beau et bien équilibré.

En fait, si les paysages, quels qu'ils soient, sont faits de kilocalories ou de tonnes de matière sèche, c'est la façon dont ces kilocalories ou tonnes de matière sèche s'y organisent qui en fait la diversité, et par là l'intérêt ou le charme. Cette façon de s'organiser, c'est le fonctionnement des écosystèmes avec les flux d'énergie et d'eau, les cycles biogéochimiques, les réseaux trophiques, les blocages ou accumulations de certaines substances à certains niveaux.

L'écosystème forêt, avec l'extrême diversité des types qu'il présente de l'équateur aux pôles, types tant naturels que semi-naturels ou totalement aménagés par l'homme (jusqu'aux parcs à l'intérieur des villes ou aux forêts suburbaines), occupe une position centrale dans l'environnement.

La forêt est productrice de bois. Dans l'histoire de la progression de l'humanité, le bois s'est révélé l'une des matières premières les plus utiles à l'homme et a contribué fondamentalement à l'essor de sa destinée.

Il a été le premier combustible domestique et industriel et, aujourd'hui encore, près de la moitié de la production

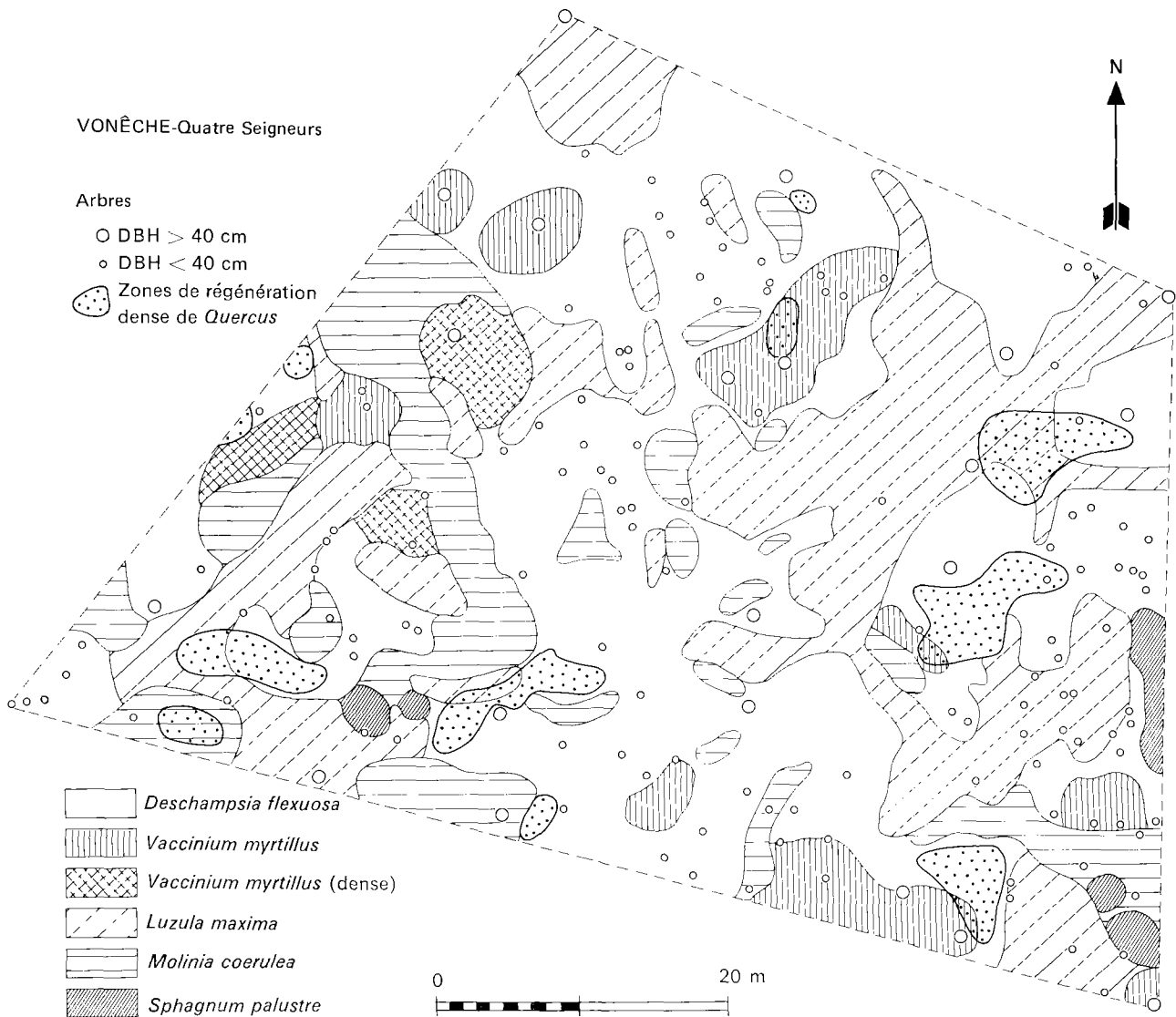


FIG. 15. Chênaie à bouleaux (*Querceto-Betuletum*) à Vonêche (haute Belgique), sur pseudogley argileux à horizon de mor.

La strate au sol abondante est une mosaïque irrégulière de populations quasi pures de *Sphagnum palustre*, *Molinia coerulea*, *Luzula maxima*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*; des blocs verticaux d'une surface de 1 m² peuvent être découpés dans chacune des populations, constituant des tessera élémentaires caractérisées par la structure et la biomasse aérienne et souterraine de la végétation, l'importance du mor, le degré d'humidité et de pseudogleyfication, etc.

1. Aire de la tessera à *Deschampsia flexuosa*. Sol frais; mor peu épais; 10 kg de feuilles de *Deschampsia* par mètre carré; 13 kg de racines de *Deschampsia* par mètre carré (poids sec).
 - 2-3. Aires de la tessera à *Vaccinium myrtillus*. Sol assez sec; mor peu épais; 37 kg de rameaux feuillés de *Vaccinium* par mètre carré; 34 kg de racines de *Vaccinium* par mètre carré (poids sec).
 4. Aire de la tessera à *Luzula maxima*. Sol humide; couvert d'un feutrage dense de fines racines de *Luzula* et de fines racines de *Quercus* densément mycorrhizées; mor assez épais; 19 kg de feuilles de *Luzula* par mètre carré; 19 kg de racines de *Luzula* par mètre carré (poids sec).
 5. Aire de la tessera à *Molinia coerulea*. Sol très humide; profondément pénétré de "brosses" de racines robustes de *Molinia*; peu de fines racines de *Quercus*; 15 kg de feuilles de *Molinia* par mètre carré; 44 kg de racines de *Molinia* par mètre carré (poids sec).
- Intégrés sur une carte à grande échelle, ces éléments de tessera permettent le calcul des biomasses et productivités à l'hectare. Les cercles représentent les arbres de la futaie (diamètre >40 cm ou inférieur à 40 cm), les surfaces ponctuées représentent les zones de régénération dense de *Quercus*, qui évite totalement la tessera à *Molinia*.

mondiale de bois, soit environ 550×10^6 tonnes est encore utilisée pour le chauffage, opération qui ne se réalise d'ailleurs qu'avec un bien mauvais rendement (25% au maximum).

Le bois se présente sous une étonnante variété d'aspects et de qualités; il peut être léger comme le balsa et lourd comme le teck, tendre comme le peuplier et dur comme l'ébène, flexible comme le frêne et cassant comme le séquoia géant.

A côté des utilisations classiques du bois en nature pour la construction, l'ameublement, les mines, les billes de chemin de fer, etc., on le retrouve caché sous une infinité de formes. Il s'utilise de plus en plus et on le voit de moins en moins, parce qu'il est transformé en produits les plus divers: papiers, cartons, pâtes, colles, matières plastiques, peintures, vêtements, alcool à brûler et produits chimiques variés.

Empruntons à la FAO (1967) la nomenclature et les chiffres d'utilisation mondiale du bois en 1963.

Pendant cette année, prise comme moyenne, le monde a utilisé environ 1 918 millions de mètres cubes de bois rond, répartis comme suit: 657 millions, bois de sciage; 257 millions, bois de pulpe et bois de mine; 118 millions, bois à autres usages industriels; 886 millions, bois de chauffage.

Le traitement des 1 032 millions de mètres cubes de bois industriel a fourni, après usinage éventuel: bois de sciage, 354,2 millions de mètres cubes; papier et carton, 84,0 millions de tonnes; contre-plaqué, 20,1 millions de mètres cubes; panneaux de fibres, 5,3 millions de tonnes; panneaux de particules, 3,6 millions de tonnes; bois rond, 118,3 millions de mètres cubes.

On voit qu'il y a un gaspillage énorme de matière organique.

La figure 16, qui illustre l'accroissement progressif de la consommation mondiale en bois industriel, montre que la demande ne fait qu'augmenter. De 1961 à 1975 l'augmentation prévue du volume de bois consommé - due surtout à une demande accrue en papier, cartons et panneaux à base de bois - sera de 25%, ce qui représente un accroissement de 60% de la valeur des produits consommés.

Ainsi, du point de vue de l'économie humaine, la production cellulosique des forêts reste à l'avant-plan.

Mais la production forestière est en réalité extrêmement diversifiée; pour ne prendre que les organes ligneux des arbres, ils sont formés de deux composants principaux: le bois et l'écorce (10-15% du bois).

Le bois peut être séparé en deux fractions distinctes: les fibres et les extraits; les fibres sont faites de polymères à poids moléculaire élevé: cellulose (D glucose), hémicellulose (riche en pentoses) et lignine; la lignine dissoute est le principal sous-produit de l'industrie du papier. Les extraits comportent des substances organiques à plus petite molécule, solubles dans les solvants organiques neutres ou dans l'eau; leur teneur peut varier de quelques centièmes à 35/100 de la masse du bois, et ils couvrent pratiquement le spectre entier des composés de la chimie

organique; les produits les plus utilisés sont les polyterpènes du type térébenthine et rosine, produits par les conifères les plus variés (Anderson, 1967).

L'écorce peut être désintégrée mécaniquement en trois fractions distinctes: fibres, liège et poudre amorphe; le liège, en dehors de ses propriétés particulières (imputrescible, imperméable, thermoplastique) est particulièrement riche en produits extractifs.

Ainsi, des milliers de produits sylvichimiques divers peuvent être retirés des organes ligneux de la forêt, dont certains sont utilisés depuis longtemps, comme la résine des conifères, le caoutchouc, l'alcool méthylique ou l'acétone obtenus par distillation du bois.

Les résines, gommés résinées, oléorésines sont innombrables; leur composition qualitative et quantitative est caractéristique pour chaque espèce (voir le travail de Mirov, 1961, sur 92 espèces de *Pinus*) et peut aussi varier avec les conditions de l'environnement.

Des recherches récentes sur l'utilisation de la lignine (déchet de l'industrie de la pâte à papier) font apparaître une grande quantité de produits nouveaux: des phénols de poids moléculaire peu élevé peuvent être obtenus par le cracking de la lignine; les groupes méthyle ($-CH_3$), très abondants dans la molécule de lignine, peuvent en être séparés et combinés avec du soufre pour produire du méthyl-mercaptopan ou du diméthyl-sulfure (DMS), qui sert à fabriquer du diméthyl-sulfoxyde (DMSO), solvant exceptionnel dans lequel des réactions peuvent s'effectuer des milliers de fois plus vite que dans l'eau et qui a été décrit comme une des substances chimiques appelées à susciter le plus de recherches au cours de ce siècle (Seidel, 1967).

La productivité primaire de la forêt comporte bien d'autres choses que le bois: les feuilles des arbres furent utilisées jadis pour l'alimentation des animaux domestiques; elles constituent, pour la biosphère, une énorme réserve de glucides et de protéines, dont l'étude est à peine ébauchée. Tombant au sol sous forme de litière, elles subissent, déjà avant leur chute, et surtout après, des transformations très importantes qui varient suivant le type d'humus: phénols et dérivés de la lignine et acides aminés résiduels ou néoformés font actuellement l'objet d'études; dans le projet Solling du PBI allemand, ce problème est abordé dans la comparaison entre l'évolution de la litière d'une forêt de *Fagus* et celle d'une forêt de *Picea* (Steubing, 1970).

L'utilisation possible de la litière forestière par les sociétés futures est envisagée par Bray et Gorham (1964) dans leur étude d'ensemble sur la production mondiale de cette litière. Ils rappellent les prises de position de Pirie (1962) à cet égard.

Maintenant qu'on sait que la racine est, outre un lieu important de stockage, un organe végétal où s'effectuent de nombreuses synthèses organiques, il convient d'étudier la production qualitative des racines d'arbres, dont la biomasse atteint environ un quart de la biomasse aérienne (ce qui signifie qu'elle est un réservoir énorme de produits de toutes sortes); il est bien connu que, dans toutes les

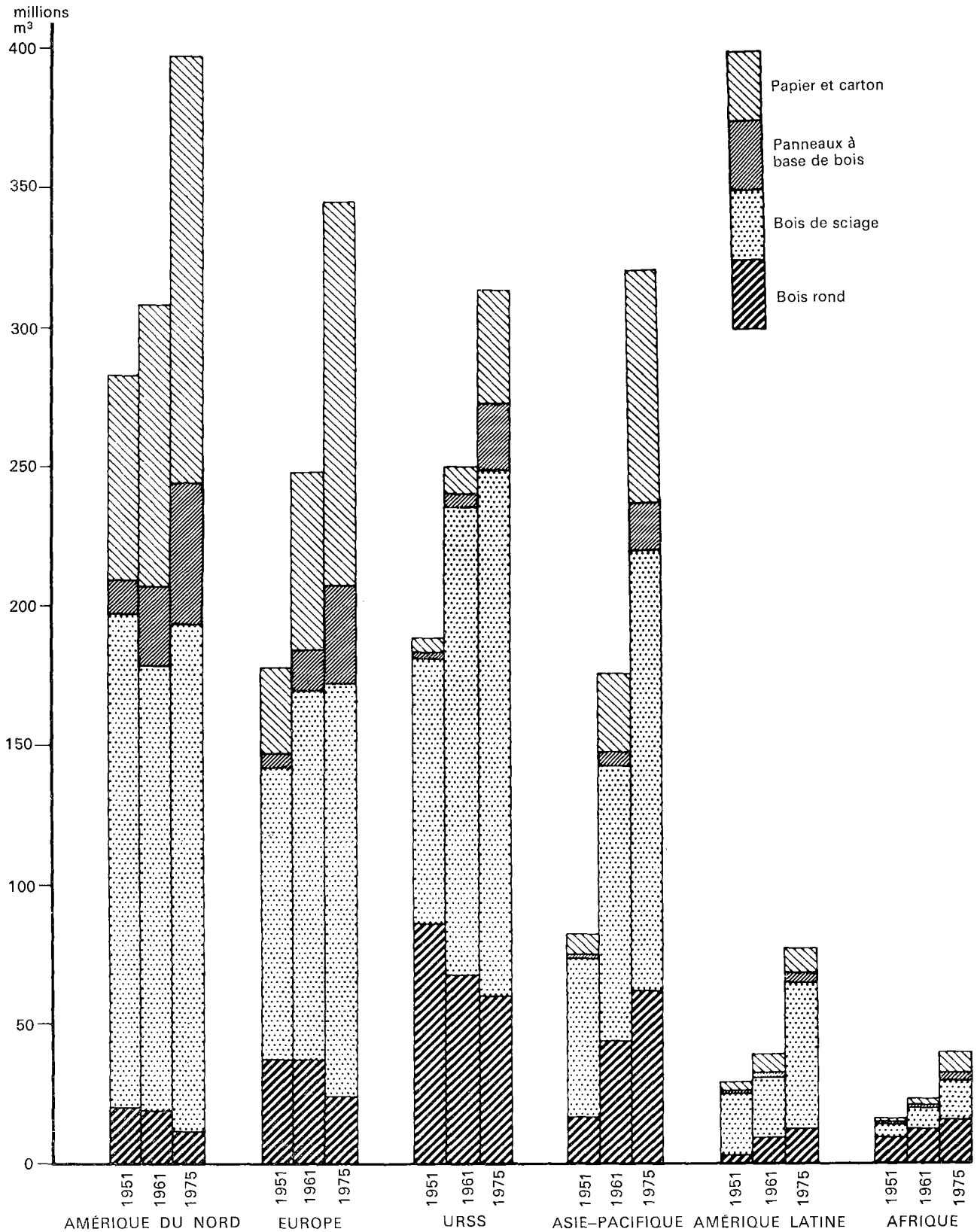


FIG. 16. Consommation mondiale de bois industriel en 1951 et 1961, et estimation pour 1975, en m³ de bois brut équivalant aux produits consommés. (FAO, 1967.)

TABLEAU 3. Biomasse de bourgeons d'arbres récoltés en hiver dans des chênaies caducifoliées de haute Belgique (kg/ha).

	<i>Quercus</i>	<i>Fagus</i>	<i>Corylus</i>	<i>Carpinus</i>	Total
Chênaie à <i>Corylus</i> , Wavreille, 1963	77	—	42	—	119
Chênaie mixte, Virelles, 1965	24,4	26,0	—	41	91,4
Chênaie à <i>Corylus</i> , Ferage, 1969	148	—	81	—	229

civilisations, ce sont les écorces de racine qui ont fourni le plus de médicaments et de poisons; mais que nous réserve une étude phytochimique généralisée des racines d'arbres, et de l'action du milieu sur ce phytochimisme?

Chaque année, la plupart des forêts produisent une quantité importante de bourgeons; ils sont formés de tissus jeunes méristématiques, en pleine activité de synthèse biochimique. Les premiers résultats d'analyse montrent une grande variété de composants organiques dont certains paraissent présenter un certain intérêt médicinal. Le tableau 3 donne quelques valeurs de quantités de bourgeons d'arbres à l'hectare, mesurées dans quelques forêts de haute Belgique.

Si nous avons insisté d'une façon non exhaustive sur les immenses possibilités offertes à l'humanité par une production forestière déjà exploitée, non encore exploitée ou encore à découvrir, c'est pour bien marquer le fait que cette production extraordinairement variée et complexe dépend quantitativement et qualitativement de l'environnement et du fonctionnement de l'écosystème mû par cet environnement: l'étude du climatope, de l'édaphotope, du flux d'énergie, du bilan d'eau, des cycles des bioéléments, c'est-à-dire l'étude de la production primaire et de ses processus, est indispensable.

On est très loin d'une simple estimation de matière sèche en tonnes ou kilocalories par ha/an, mais on ne peut se passer de cette estimation.

Dans d'autres domaines, dont l'importance croît sans cesse, malgré la difficulté qu'il y a de la chiffrer, la connaissance du fonctionnement des écosystèmes s'impose tout autant.

Nous nous en voudrions d'insister, mais citons entre autres: la forêt en tant que couverture protectrice des terres, en protégeant le sol contre l'érosion et en contrôlant le cycle de l'eau (ruissellement et drainage), les rapports agriculture-forêt (utilisation rationnelle du sol et retransformations conséquentes des forêts en culture, ou vice-versa; *shifting cultivation* ou alternances périodiques

de cultures et forêts au même endroit avec stade "jachère" intermédiaire), les rapports forêt-réseau hydrographique (lacs, fleuves, rivières).

Ces rapports latéraux entre écosystèmes formant bassin ou vallée et dont dépendent aujourd'hui la qualité et la quantité de l'eau, ressource précieuse entre toutes, font l'objet de recherches importantes dans le programme américain du PBI (voir, dans ce volume, Olson, Auerbach).

Une orientation nouvelle de la forêt aujourd'hui est son utilisation pour la récréation et le tourisme. Les forêts suburbaines et les réserves forestières interviendront de plus en plus comme "espaces verts", lieux d'oxygénation, de distraction et de détente, permettant de pallier les inconvénients du travail moderne et des contraintes sociales. En dehors de ses nombreuses utilisations, la forêt acquiert, vis-à-vis des hommes, un rôle physico-biologique et social (Betolaud, 1968).

On pourrait encore broder sur le thème "La forêt source de beauté" et montrer que la beauté de la forêt, son calme reposant, tiennent à la structure de la phytocénose; on pourrait montrer que la beauté des paysages correspond à l'agencement harmonieux des écosystèmes forestiers, suivant une dialectique de la nature qui a ses fondements dans le dynamisme et dans une compétition qui n'exclut pas l'interpénétration des contraires. Cela signifie que la beauté de l'environnement, ressource naturelle non chiffrable mais qu'on met de plus en plus en balance avec les revenus d'une exploitation économique, peut s'étudier, se disséquer scientifiquement.

Dans toutes ses utilisations, que nous venons de rapporter sans les citer toutes, la forêt agit globalement, en bon écosystème qu'elle est. Mais toutes ces actions ne peuvent être réellement valorisées qu'en fonction d'un aménagement constamment surveillé et remis en question: encore une fois, cela ne peut se faire qu'à partir d'une connaissance suffisante du fonctionnement de l'écosystème.

Dans l'étude de la productivité primaire des forêts, il n'y a donc pas de doubles emplois: le travail des forestiers, celui des écologistes et celui des écophysologistes se complètent. Les travaux du PBI et de la FAO sont complémentaires.

Mais cela n'est pas encore suffisant, et il est certain que, dans l'avenir, les recherches multidisciplinaires sur la forêt s'étendront aux mathématiciens, aux économistes, aux sociologues, aux hygiénistes, aux urbanistes, aux artistes et aux gens de lettres. Une philosophie de la forêt n'est pas à écarter. Ainsi, grâce à la forêt et au rôle si important que joue sa production primaire dans la constitution des paysages, on voit la possibilité d'une intégration des deux cultures — lettres et sciences — qui ne sont, en fait, que deux aspects de l'attitude intellectuelle prise par l'homme face à son environnement.

Summary

Some thoughts on the primary productivity of forest ecosystems (P. Duvigneaud)

The author stresses the need for ecologists studying the ecosystem to agree on certain basic concepts and on the manner of estimating them.

Thus, productivity is a speed of production and each of the two terms, "productivity" and "production", has a precise meaning.

Energy flow in the forest ecosystem and its many ramifications and effects is set out in Figure 2 and based on the energy exchanges of a trophic level with its environment in Figure 1. If this flow is expressed in calories it is possible to generalize to the effect that the producer level ingests calories from light, the level of first-order consumers ingests calories from plant growth substance and the other levels ingest calories from miscellaneous organic matter. Thus the photosynthetic efficiency of a deciduous forest of average type, in Virelles, Belgium, was evaluated for photosynthetically active radiation (RPA) at 1.47 per cent, taken over a whole year, and 2.4 per cent, taken over the vegetation period.

He then turns to the question of net primary productivity and of what exactly it consists. First a distinction must be made between the concept of increase of the biomass (generally obtained from the *performance tables* of the forestry authorities) and the concept of *current annual increment*.

These concepts issue in two distinct methods of measuring primary productivity (Fig. 4 *b* and *c*). The first, the *summation* method, was used by Boysen Jensen and his students of the Danish school (Fig. 3) and is the almost unavoidable choice in equatorial forests. The second method is the commoner in temperate regions, particularly in the International Biological Programme.

The problem of litter is then considered, with Figure 5 showing its complexity. The chief difficulty is occasioned by the dead wood element: what is the proportion of the dead wood which should be reckoned in estimating net primary productivity? Currently the problem is unresolved because the data are still inadequate (Tables 1 and 2). However it is the author's view that the forest should be looked on just as much as a producer of dead wood as of dead leaves: these two constituents of the ecosystem start off trophic consumer chains which can play an important part in the functioning of the ecosystem.

Phytomass measurement by dimensional analysis is then considered. The curve in Figure 6, which shows the relationships between the phytomass above ground and the DBH (diameter at 1 m. 30) of all the deciduous trees studied in eight forest ecosystems in the Belgian uplands

with very different edaphotopes but fairly similar climatopes, confirms a point of fairly general validity: in a given region all the ligneous plants belonging to a particular biological type are allometrically related and can be used to plot one and the same curve.

Giving honour where it is due, the author cites the enormous amount of work done by the forestry services over the last century in the domain of forest productivity and he examines the notions of "*performance table*" and "*site index*" (*indice de station écologique*). These two measures lead on to the determination of an economic productivity, which is not the biological productivity with which ecologists and the International Biological Programme are concerned. However, with the application of certain "differentials", the results obtained by the forestry services could serve as a basis for estimating biological productivity over a vast range of territories (cf. Ehwald's estimation of the biological productivity of various forest types in southern Germany (Fig. 7)).

The *performance tables* and site indices (Fig. 8) do not usually take the soil surface plant strata into account and the author underscores their importance in the net primary production and its estimation (the reader is reminded of the "forest types" of Cajander (1909) (Fig. 9) and the "ecosociological" groups method of Duvigneaud (1946) and Duchaufour (1957)).

The net productivity of ecosystems is a notion developed in the United States by Woodwell and Whittaker (1968). Figure 10 offers a schematic representation of the Brookhaven *Querceto-Pinetum*, the most thoroughly studied ecosystem in the world, with the ecosystem's net productivity exhibited in terms of its other principal characteristics.

The dynamic of the ecosystem (evolution towards a climax in which the net productivity of the ecosystem becomes nil and primary productivity is relatively low) (Fig. 11) is an important factor for consideration; though most deciduous forests in temperate regions are exploited by man on lines which maintain them by rule of thumb in a state of fluctuating equilibrium corresponding to an optimum net primary productivity (Fig. 12).

The proper definition of an ecosystem's extent is much discussed since significant heterogeneity may be occasioned by an undulating microtopography. The author revives an idea propounded by Jenny (1953), that small plant-soil units (*tesserae*) should be taken as the basic units of the ecosystem, fitting together in mosaics of varying extent (Figs. 13 and 14).

In conclusion, the author notes that real progress in the knowledge of the ecosystem, its functioning and productivity will not be made unless ecologists and ecophysicists join in a multidisciplinary approach.

Discussion

N. S. GHILAROV insiste sur l'importance qu'il y a à tenir compte de l'action humaine dans les études de productivité forestière.

J. SACHELL. Can you please give an opinion on how many years one must continue to sample falling dead wood before one reaches a steady estimate of the mean rate of production of dead wood?

P. DUVIGNEAUD. Il est difficile de répondre alors que nos mesures ne se poursuivent que depuis quatre ans et ne donnent qu'une moyenne très approximative. Möller a montré que les variations du poids des branches mortes tombées au sol et mesurées pendant une période de six ans varient du simple au triple d'une année à

l'autre. Il semble, en tout cas, que, si l'on étudie l'incrément des troncs sur les dix dernières années, il faut au moins dix années de mesures consécutives du bois mort pour arriver à une moyenne acceptable. Le problème de la "nécromasse" est étudié en Belgique par Kestemont¹.

Le concept de "productivité nette de l'écosystème" me paraît encore très théorique et difficile à exprimer d'une manière concrète. Qu'en pense Whittaker?

R. WHITTAKER. Characters of net ecosystem production are not a pool or a flow but a change in pool size.

1. Voir Kestemont, dans ce volume.

Bibliographie / Bibliography

- ANON, P. T. 1965. Productivity of terrestrial communities. *IBP News*, n° 2, p. 8-18.
- ANDERSON, A. B. 1967. Silvichemicals from the forest. *Econ. Bot.*, vol. 21, n° 1, p. 15-30.
- BAKUZIS, E. V. 1969. Forestry viewed in an ecosystem perspective. In: Van Dyne, *The ecosystem concept in natural resource management*. p. 189-258. New York, Academic Press.
- BETOLAUD, Y. 1968. Forêt et civilisation urbaine. *Rev. for. franç.*, n° 9, sept.-oct., p. 535-549.
- BOYSEN JENSEN, P. 1910. Studien über das Verhältnis der Waldbäume zum Licht. *Tidsskr. Skovvaes.*, vol. 22, p. 1-116.
- . 1932. *Die Stoffproduktion der Pflanzen*. Jena, Fischer. 108 p.
- BRAY, J. R. 1963. Root production and the estimation of net productivity. *Canad. J. Bot.*, vol. 41, p. 65-72.
- ; GORHAM, E. 1964. Litter production in forests of the world. *Advanc. Ecol. Res.*, vol. 2, p. 101-158. London, New York, Academic Press.
- CAJANDER, A. 1909. Über Waldtypen. *Acta for. fenn.*, vol. 1.
- ; ILVESSALO, Y. 1921. Über Waldtypen, II. *Acta for. fenn.*, vol. 20, p. 1.
- DELVAUX, J. 1969. Tables de production. *Bull. Soc. for. Belg.*, août-sept., p. 3-19.
- DIETERICH, V. 1925. Hilfszahlen zur Bonitierung, Vorrats- und Zuwachsschätzung in reinen Buchenbeständen. *Forstl. Wschr. Silva*, vol. 13, p. 57-73 et 65-71.
- DUCHAUFOR, P. 1957. *Pédologie. Tableaux descriptifs et analytiques des sols*. Nancy, École nationale des eaux et forêts. 87 p.
- DUVIGNEAUD, P. 1946. La variabilité des associations végétales. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 78, p. 107-134.
- . 1961. *Application de la méthode des groupes écologiques à la cartographie au 1/50 000 des forêts de la Lorraine belge*. 97^e Coll. interne CNRS, Toulouse. Paris, CNRS.
- . 1967. La productivité primaire des écosystèmes terrestres. Dans: LAMOTTE; BOURLIÈRE F. (ed.). *Problèmes de productivité biologique*. p. 37-92. Paris, Masson.
- . 1970. La tessera en tant qu'unité élémentaire de l'écosystème. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 46, n° 23. 7 p.
- ; TANGHE, M. 1962. *L'écologie, science moderne de synthèse*. Vol. 2: *Ecosystèmes et biosphère*. Bruxelles, Ministère de l'éducation nationale et de la culture. 130 p. (Documentation 23.)
- ECKARDT, F. E. 1968. Remarques préliminaires concernant la structure et le fonctionnement des écosystèmes, et l'organisation du colloque de Copenhague. *Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire. Actes du colloque de Copenhague*, p. 21-30. Paris, Unesco. (Recherches sur les ressources naturelles, V.)
- EHWALD, E. 1957. Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. *S. B. dtsh. Akad. Wiss. (Berlin)*, vol. 6, n° 1, p. 3-56.
- ELLENBERG, H. 1948. Unkrautgesellschaften als Mass für den Säuregrad, die Verdichtung und andere Eigenschaften des Ackerbodens. *Ber. Landtech.*, vol. 4, p. 130-148.
- . 1963. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Stuttgart, Ulmer. 943 p.
- FANSHAW, D. B. 1959. *Sylviculture and management of Miombo Woodland*, p. 101-104. Ndola, Conseil scientifique pour l'Afrique au sud du Sahara. (Publication n° 52, Forêts claires.)
- FAO. 1967. *Wood: world trends and prospects. Freedom from hunger Campaign*. Rome, FAO. 130 p. (Basic study series, n° 16.)
- GALOUX, A.; DUVIGNEAUD, P. 1968. Cartographie forestière appliquée à l'organisation du territoire, dans le bas Luxembourg belge. *Exploration aérienne et études intégrées. Actes de la Conférence de Toulouse*, p. 447-450. Paris, Unesco. (Recherches sur les ressources naturelles, VI.)
- JACKSON, W. A.; VOLK, R. J. 1970. Photorespiration. *Annu. Rev. Pl. Physiol.*, vol. 21, p. 385-432.
- JENNY, H. 1958. Role of the plant factor in the pedogenic functions. *Ecology*, vol. 39, p. 5-16.
- HARTIG, R. 1888. Die Produktionsfähigkeit verschiedener Holzarten auf gleichem Standort. *Allg. Forst- u. Jagdztg.*, p. 53-55.
- KIRA, T.; OGAWA, H.; YODA, K.; OGINO, K. 1967. *Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand*. Vol. IV: *Dry matter production, with special*

- reference to the *Khao Chong rain forest*. Vol. V: *Nature and Life in Southeast Asia*. p. 149-174.
- ; SHIDEI, I. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, vol. 17, p. 70-87.
- KOZLOVSKY, D. G. 1968. A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological efficiencies. *Ecology*, vol. 49, p. 48-60.
- KUHNHOLZ-LORDAT, G. 1949. *La cartographie parcellaire de la végétation (ses principes et ses applications agronomiques)*. Montpellier, Institut national de recherche agronomique. 9 p.
- LIETH, H. 1962. *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Vorträge und Diskussionsergebnisse des internationalen ökologischen Symposiums in Stuttgart-Hohenheim vom 4-7 Mai 1960*. Stuttgart, Fischer. 156 p.
- . 1968. The measurement of calorific values of biological material and the determination of ecological efficiency. *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 233-242. Paris, Unesco. (Natural Resources Research, V.)
- LONG, G. 1969. Conceptions générales sur la cartographie biogéographique intégrée de la végétation et de son écologie. *Ann. Géogr.*, LXXVIII^e année, n° 427, mai-juin, p. 257-285.
- MADGWICK, H. I. A. 1968. Seasonal changes in biomass and annual production of an old field *Pinus virginiana* stand. *Ecology*, vol. 49, n° 1, p. 149-152.
- MCCULLOUGH, D. R. 1970. Secondary production of birds and mammals. In: REICHLER, D. E. (ed.). *Analysis of temperate forest ecosystems*, p. 107. New York, Berlin, Heidelberg, Springer.
- MINA, V. N. 1955. Krugovorot azota i zol'nykh elementov v dubravakh lesostepi [Cycle of nitrogen and ash elements in oak forests of the forest-steppe], *Pochvovedenie*, n° 6, p. 32-44.
- MIROV, N. T. 1961. Composition of gum turpentines of pine. *Tech. Bull. U.S. For. Serv.* n° 1239.
- MÖLLER, C. M.; MULLER, D.; NIELSEN, J. 1954a. Graphic presentation of dry matter production of European beech. *Forstl. Forsøksv. Danm.*, vol. 11, p. 327-335.
- ; —; —. 1954b. Loss of branches in European beech. *Forstl. Forsøksv. Danm.*, vol. 11, p. 253-271.
- ; NIELSEN, J. 1953. Testing of Danish yield tables of 1933 for beech, oak, and Norway spruce. *Dansk Skovforen. Tidsskr.*, vol. 38, p. 1-176.
- MONSI, M. 1960. Dry matter reproduction in plants. I. Schemata of dry-matter reproduction. *Bot. Mag., Tokyo*, vol. 73, p. 81-90.
- . 1968. Mathematical models of plant communities. *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 131-150. Paris, Unesco. (Natural Resources Research, V.)
- MORK, E. 1946. On the dwarf shrub vegetation on forest ground. *Meded. Norske Skogforsøksv.*, vol. 33, p. 269-356.
- MÜLLER, D. 1960. Boysen Jensen und die Stoffproduktion der Pflanzen. Dans: Lieth D. (ed.). *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*, p. 6-13. Jena, Fischer.
- NEWBOULD, P. J. 1967. *Methods for estimating the primary production of forests*. Oxford and Edinburgh, Blackwell. 62 p. (International Biological Programme Handbook, no. 2.)
- NICIPOROVIC, A. A. 1968. Evaluation of productivity by study of photosynthesis as a function of illumination. *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 261-270. Paris, Unesco. (Natural Resources Research, V.)
- ODUM, E. P. 1953. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia, London, Saunders. 384 p.
- . 1959. *Fundamentals of ecology*. (2nd ed.) Philadelphia, London, Saunders. 546 p.
- OVINGTON, J. D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Advanc. Ecol. Res.*, vol. 1, p. 103-192. London, New York, Academic Press.
- . 1968. Considerations of forest productivity. *Austr. For.*, vol. 32, n° 4, p. 191-204.
- ; FORREST, W. G.; AMSTRONG, J. E. 1967. Tree biomass estimation. In: YOUNG, H. E. (ed.). *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 4-31. Orono, University of Maine Press.
- PARDÉ, J. 1961. *Dendrométrie*. Nancy, École nationale des eaux et forêts. 350 p.
- PETRUSEWICZ, K.; MACFADYEN, A. 1970. *Productivity of terrestrial animals*. Oxford and Edinburgh, Blackwell. 190 p. (International Biological Programme Handbook, no. 13.)
- RAMANN, E. Beiträge zur Statik des Waldbaus 1-6. *Z. Forst- u. Jagdw.* 1, 1881, Die Kiefer, n° 13, p. 417-433; 2, 1882, Die Schwarzerle, n° 14 (avec H. WILL), p. 54-64; 3, 1882, Die Weymouthskiefer, n° 14 (avec H. WILL), p. 350-358; 4, 1882, Die Hainbuche, n° 14 (avec H. WILL), p. 497-504; 5, 1883, Die wilde Acazie, n° 15, p. 90-99; 6, 1883, Die Esche, n° 15 (avec H. WILL), p. 244-251.
- RODIN, L. E.; BAZILEVICH, N. I. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation* (transl. G. E. Fogg). Edinburgh, Oliver and Boyd. 288 p.
- SATOO, T. 1968. Primary production relations in woodlands of *Pinus densiflora*. In: Young H. E. (ed.). *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 52-80. Orono, University of Maine Press. 245 p.
- SCHWAPPACH, A. 1902. *Untersuchungen über Wachstum und Ertrag normaler Fichtenbestände in Preussen*. Melsungen, Neudamm-Neumann.
- . 1911. *Die Rotbuche*. Melsungen, Neudamm-Neumann. 231 p.
- SEIDEL, E. M. 1967. New developments in silvichemicals. *Econ. Bot.*, vol. 21, n° 1, p. 31-41.
- SMIRNOVA, K. M. 1951. Krugovorot azota i zol'nykh elementov v el'nike-zelenomoshnike [Cycle of nitrogen and ash elements in spruce forests]. *Vyestn. Mosk. Univ.*, n° 3, p. 68-83.
- STUEBING, L. 1970. Soil flora: studies of the number and activity of microorganisms in woodland soils. In: Reichle D. E. (ed.). *Analysis of temperate forest ecosystems*, vol. 1, p. 131-146. New York, Berlin, Heidelberg, Springer.
- TRENDELENBURG, R. 1939. *Das Holz als Rohstoff*. Berlin-München, Carl Hanser. 541 p.
- WASSINK, E. C. 1968. Light energy conversion in photosynthesis and growth of plants. *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen symposium*, p. 53-63. Paris, Unesco. (Natural Resources Research, V.)
- WEBER, R. 1888. *Die Aufgaben der Forstwirtschaft. Allgemeine Erörterungen über die Ziele und Mittel der forstlichen Produktion*. Dans: LOREY T. (ed.). *Handbuch der Forstwissenschaft*, p. 1-92. Tübingen, Laupp.
- WHITTAKER, R. H. 1961. Estimation of net primary production of forest and shrub communities. *Ecology*, vol. 42, p. 177-180.
- ; WOODWELL, 1968. Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven forest, New York. *J. Ecol.*, vol. 56, n° 1, p. 1-25.
- ; —. 1969. Structure, production, and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. *J. Ecol.*, vol. 57, p. 155-174.
- WIEDEMANN, E. 1932. *Die Rotbuche*. Hannover, Schaper. 189 p.

- WIEDEMANN, E. 1937. *Die Fichte*. Hannover, Schaper. 248 p.
——. 1948. *Die Kiefer*. Hannover, Schaper. 337 p.
——; SCHOBBER, R. 1957. *Ertragstafeln*. Hannover, Schaper. 194 p.
WOODWELL, G. M.; MARPLES, T. G. 1968. The influence of chronic gamma irradiation on production and decay of litter and humus in an oak-pine forest. *Ecology*, vol. 49, p. 456-464.
- ; WHITTAKER, R. H. 1968. Primary production in terrestrial ecosystems. *Amer. Zool.*, p. 19-30.
ZIMMERLE, H. 1933. *Beiträge zur Biologie der Kiefer in Württemberg*. *Mitt. württemb. forstl. Vers. Anst.*, vol. 3, p. 3-114.
——. 1949. *Beiträge zur Biologie der Fichte in Württemberg*. Stuttgart, Ulmer.

Measurement of primary production with cuvettes¹

E. D. Schulze and W. Koch

Botanisches Institut II, Würzburg; Forstbotanisches Institut
Amalienstrasse 52, Munich 13 (Federal Republic of Germany)

CONTENTS

Introduction
Method of measurement
The CO ₂ measurement
The plant chamber
Results from measurements with temperature and humidity controlled cuvettes
The daily course of CO ₂ and H ₂ O gas exchange
The dependency of the CO ₂ exchange on light, temperature and humidity
The CO ₂ balance
The influence of climatic factors on the primary productivity
Conclusion
Résumé
Bibliography/Bibliographie

INTRODUCTION

The existence of a plant is basically dependent on a positive production. This is essentially determined by the quantity of CO₂, which can be photosynthetically fixed within a certain time. This CO₂ assimilation rate is set by the plant's physiological factors, which are closely tied to the environmental conditions. The objective of the CO₂ exchange measurements with cuvettes is to determine not only the primary production under natural conditions, but also the plant's response to climate. In such a way a causal expression of the assimilation rate is possible, and the plant's ecological amplitude, as well as the production-dependent competition of its natural site can be explained. The net-assimilation balance of a total stand can also be calculated from meteorological measurements of the CO₂ exchange between the plant and the atmosphere (Baumgartner, 1969). However, an insight into the physiological behaviour of the assimilation organs under natural conditions is possible only with cuvettes.

METHOD OF MEASUREMENT

The measurement of CO₂ gas exchange of plants under natural conditions requires on the one hand a technically exact determination of the data, and on the other a minimal change of the plant and its climate.

THE CO₂ MEASUREMENT

For CO₂ measurements, the infra-red analyser technique is generally used, with which absolute measurements,

1. Results of the Solling Project of the Deutsche Forschungsgemeinschaft (International Biological Programme): Report no. 36.

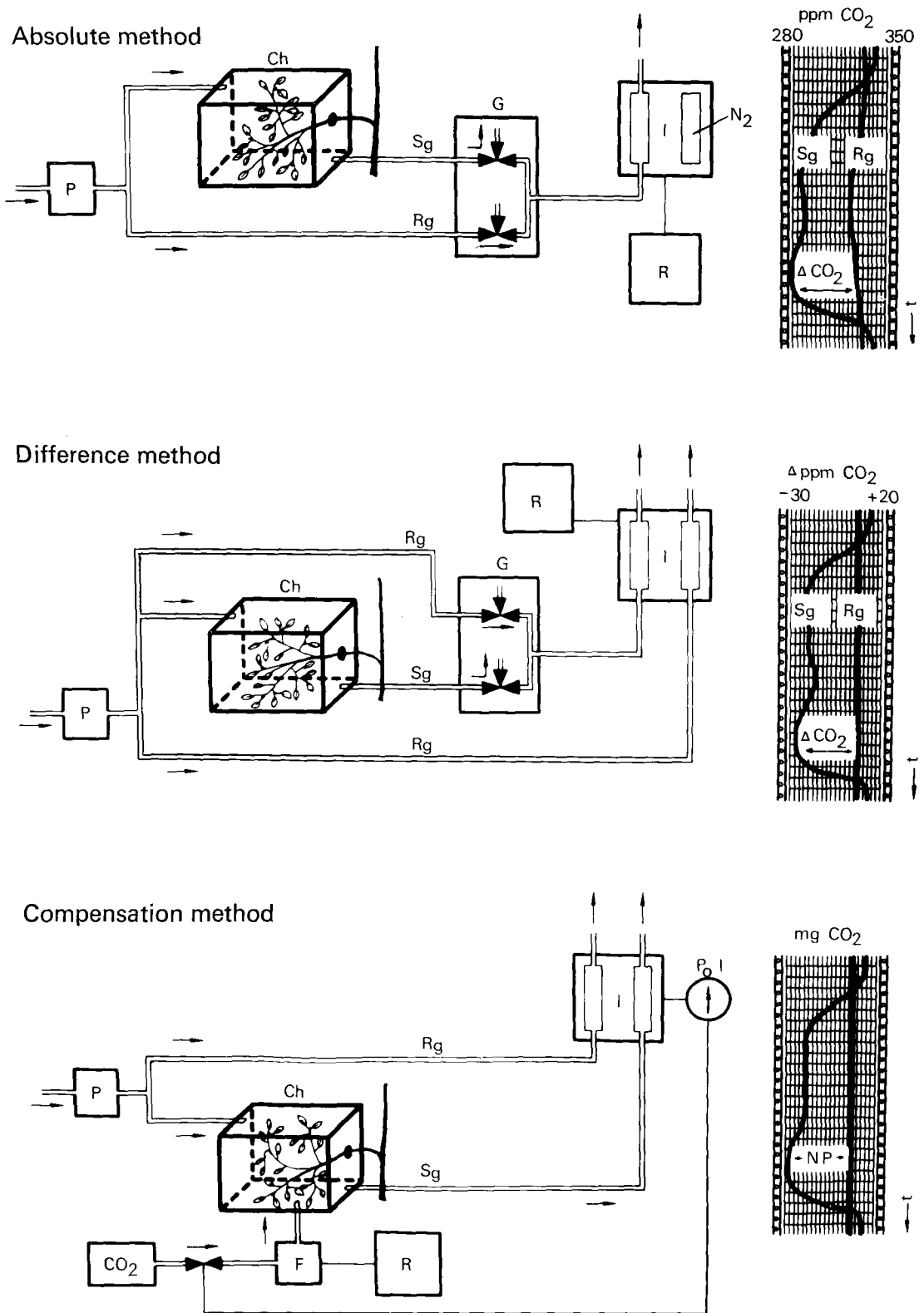


FIG. 1. The measurement of CO₂ using absolute, differential and compensation methods.

differential measurements and compensation measurements are possible (Bourdeau and Woodwell, 1965).

For absolute CO_2 measurements, the air in the analyser's measuring tube is determined by comparison against nitrogen. The block diagram (Fig. 1) shows the measuring air flowing at a constant rate from the ambient surroundings to the plant chamber. The chamber exit is connected to a three-way valve. Reference air with the same flow rate is connected to a similar valve set. These valves alternately connect the measuring air and the reference air to the CO_2 gas analyser. The air stream which is not being measured is released with equal resistance to prevent air build up. A constant flow rate through the cuvette is necessary for all CO_2 rate calculations. The absolute CO_2 contents of the sample and the reference air are recorded, the difference being the CO_2 exchange of the enclosed plant. The recording of the reference air represents the daily ambient CO_2 fluctuations.

For differential measurements, the reference air constantly flows through the reference tube of the gas analyser (Fig. 1). The advantage of this method, as opposed to absolute measurement, is that the maximum sensitivity of the analyser is used. The instrumental error appears only in the difference, since reference and sample are measured simultaneously. This difference is compared to a zero line at which the same ambient air flows through both tubes of the gas analyser.

The compensation method of CO_2 measurement (Fig. 1) is based on the principle that the changes of CO_2 in the plant chamber through photosynthesis or respiration, as registered on the gas analyser, are compensated for by the addition of CO_2 from a CO_2 air bottle (up to 1 per cent CO_2). Thus a constant CO_2 environment is maintained (Koller and Samish, 1964). The net photosynthesis rate is calculated from the amount of CO_2 added from the bottle.

THE PLANT CHAMBER

For experiments under natural conditions the handling of the plant during measurement is often more difficult than the CO_2 analysis itself. Owing to radiation, the temperature in unclimatized cuvettes can often rise more than 15°C above the ambient, as a result of the "greenhouse effect". Furthermore, the moisture content in the chamber is increased considerably due to transpiration, resulting in a significant change of the natural gas exchange of a plant (Bosian, 1955, 1959).

There are two different ways to avoid an unnatural cuvette climate. First, an attempt may be made to keep the interfering factors at a minimum by using special measuring techniques and materials without climatization: secondly, climatization of various degrees may be employed to obtain the ambient natural conditions in the cuvette. It is impossible to mention all the different measuring chambers in use today. These circumstances often make it very difficult to compare the data of various

authors. The following basic types have been developed up to now (Fig. 2).

Non-climatized cuvettes

A simple attempt to avoid overheating by placing an infra-red filter glass over the cuvette was made by Tranquillini (1954). Such filters reduce over-temperatures to a limited extent, but complete temperature compensation is not obtained. The humidity remains uncontrolled in the cuvette.

Tranquillini (1964) showed that a wind speed of 10 cm/sec through the cuvette is necessary to avoid errors due to overheating and water vapour build up in the chamber. The difficulty which arises in practice is that the sensitivity of present-day gas analysers is not sufficient to measure the small CO_2 differential accurately at such high flow rates. Further studies will show whether variations of this method, i.e. the use of alternating flow rates, will lead to better results (Lerch, 1965).

Polyethylene bags with a good heat conductivity and high radiation transmittance were used as cuvettes to obtain a temperature equilibrium between the inside and outside (Polster, Weise and Neuwirth, 1960, Woodwell and Botkin, 1970). For better heat exchange conditions, Bourdeau (1961) used a fan inside the plastic bag. Despite the good heat conductivity of the chamber material and fan, it is still not possible to obtain a complete temperature equilibrium, and humidity remains uncontrolled.

Koch (1957) used a perforated suction plate (*Ansaugplatte*). Enclosure of the plant was avoided; the leaf was simply placed on a perforated plate through which air from the leaf surroundings was drawn. This method avoids the cuvette climate, but a quantitative determination of the leaf's gas exchange is not possible, although relative comparisons between plants can be made. The relation of assimilation to transpiration can also be determined.

The advantages of the bag method and the suction plate were combined in the construction of a *Klappkuvette* (Lange, 1962). The twig or leaf is enclosed only for the time of the measurement, and between measurements it is exposed to natural conditions. Even during an enclosure of one minute at high radiation, the leaf temperature rises considerably.

Climatized cuvettes

In order to simulate ambient temperature conditions in the cuvette, Bosian (1955) devised an easy method for temperature control using a double-walled water jacket cuvette. Regulation of the cooling water is by on-off control. Because of the high heat capacity of water this control technique is very slow.

Mooney and Strain (1964), Mooney, Wright and Strain (1964) and others worked with conventional temperature controllers. The heat exchanger and the ventilator are

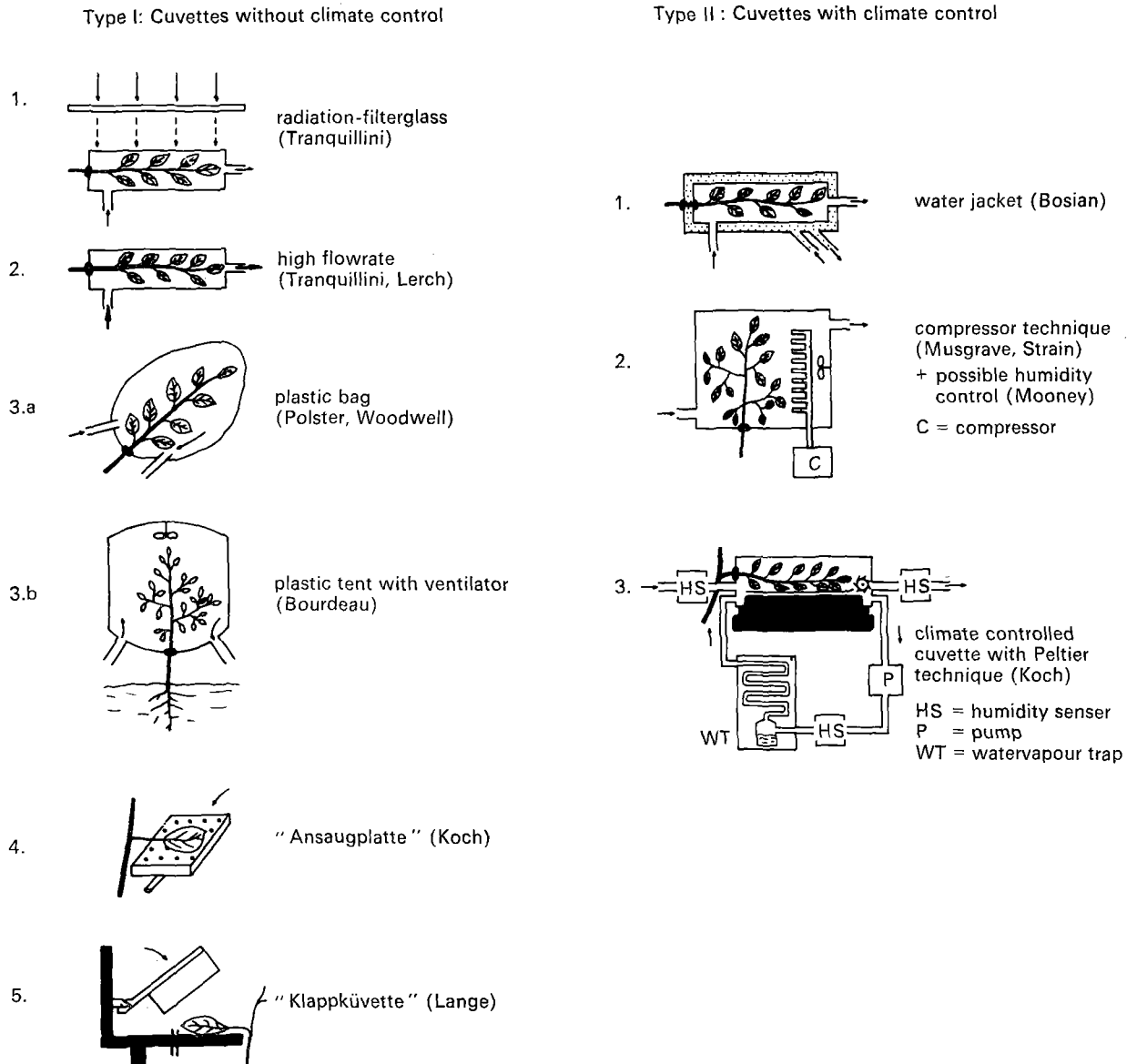


FIG. 2. Block diagram of climatized and unclimatized cuvette types.

located inside the cuvette and the cooling compressor outside. This instrumentation is very effective; however, it is better adapted for constant temperature regulation than for follow-up control of the ambient. Bosian (1959) as well as Dunn and Mooney (1969), in addition to temperature control, regulated moisture by drying the air going into the chamber in an open system. This method was employed in an attempt to maintain the same humidity inside the chamber, with the plant, as outside. Since the water vapour exchange of a plant is 10-100 times greater than the CO₂ exchange, the measuring air for CO₂ measurement has to be pre-dried to a high degree. With mesophytic plants this leads to difficulties

in maintaining continuous control. However, the method can be used on xerophytic plants with low transpiration.

The Peltier technique of climatization was used by Bosian (1964) for temperature control of the cuvette and by Eckardt (1966) for humidity control with a water vapour trap. A chamber with temperature and humidity regulation using the Peltier technique was built by Koch, Klein and Walz (1968). Peltier temperature controllers can be cooled or heated with direct current. They need no service, and wear is minimal, even under extreme environmental conditions, since there are no moving parts. They are especially adapted for climate control in cuvettes. The construction of a Peltier con-

trolled cuvette is shown in Figure 3 (Lange, Koch and Schulze, 1969, Lange and Schulze, 1970). The Plexiglass housing is mounted on a Peltier cooler, which electronically controls the internal cuvette temperature. A radial fan with variable speed provides necessary exchange and mixing of the air in the chamber. Within a certain range these conditions can be set according to the outside. The compensation of the water vapour released by the plant allows simultaneous measurement of transpiration. For this, a part of the air volume is circulated over a Peltier cooled water vapour trap, which automatically regulates the condensation of the transpired water; thus changes of the natural humidity are prevented. The transpiration rate can be calculated from the amount of water being condensed in the water trap and the flow rate. Air temperature and humidity can be programmed or set to automatically follow ambient conditions. Basically it is a small phytotron for use under any climatic conditions in the field (Fig. 4). The data can be collected on a data logger, facilitating computer analysis.

The question remains whether in a temperature and humidity controlled cuvette the natural climate can be reconstructed (Jarvis, 1970). The cuvette causes a change in the radiation balance, not so much in the visible spectrum but in the infra-red spectrum, resulting in a changed temperature difference between leaf and air which is usually less in the cuvette than outside. In humid climate this change is maximal 2-3°C (Schulze, 1970). This deviation causes only a small error in the temperature-dependent assimilation rate, since under natural conditions the leaf temperatures fluctuate over several degrees. The reduced temperature difference between leaf and air changes the vapour pressure gradient and thus the evaporation rate of the leaf. Koch, Lange and Schulze (1970) measured the effect of the varying radiation loads and the varied exchange conditions in the cuvette on the evaporation rate. It was found that during high solar radiation the mean evaporation rate was the same as outside the cuvette. These rates were equal over several days. Beech twigs after 14 days of

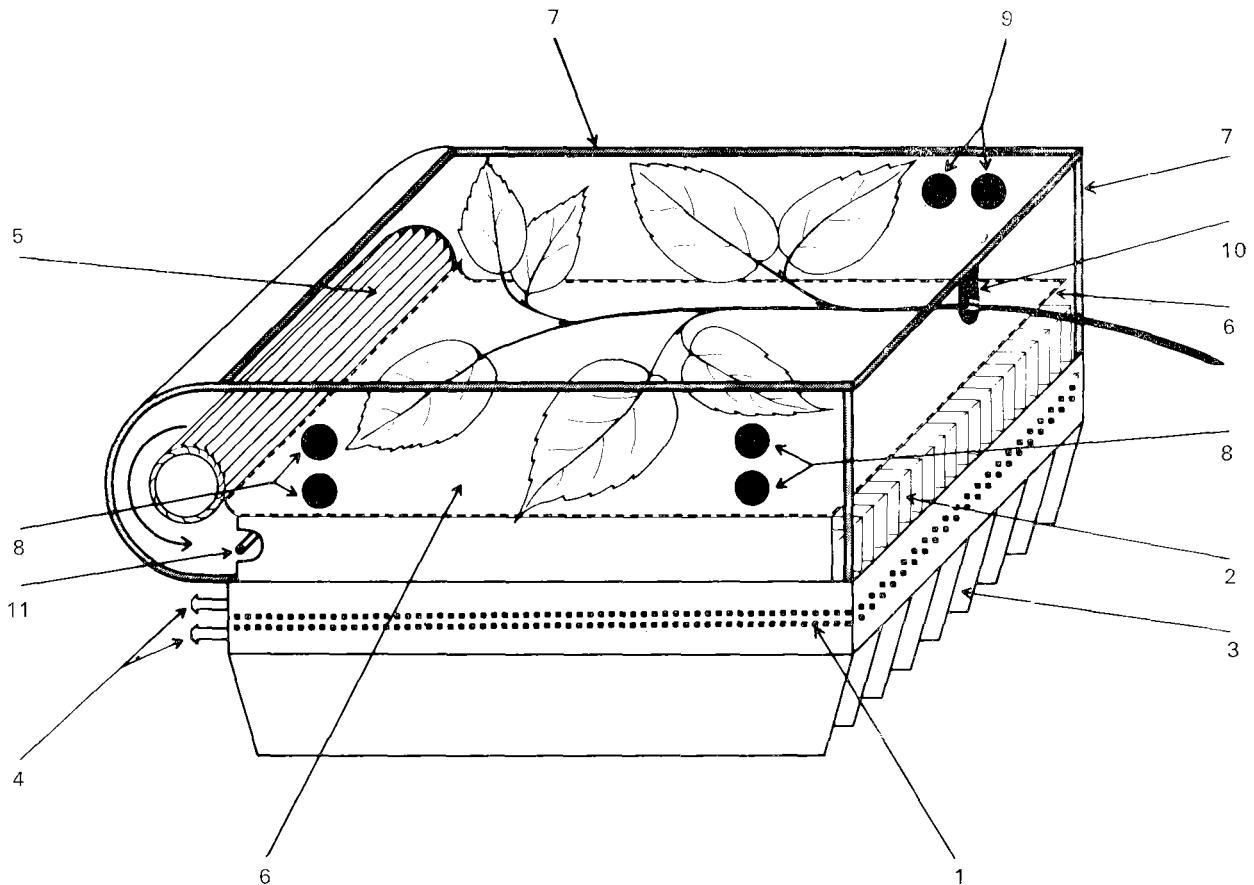


FIG. 3. Scheme of a Peltier controlled gas exchange chamber. 1: Peltier block; 2: internal radiator; 3: external radiator; 4: connexions for additional water cooling; 5: radial fan; 6: cover plate; 7: Plexiglass housing; 8: air inlet and outlet for CO₂ measuring air and humidity control; 9: cable inlet for thermocouples, light cells, etc.; 10: inlet for plant, twig, etc.; 11: inside Pt 100 resistance thermometer.



FIG. 4. The installation of a gas exchange chamber in the sun crown of a beech during winter 1968. The radial fan in the chamber can be seen. Tubings run from the air inlet on the right to the chamber and from there to the gas analyser. A photocell is in the back-ground.

enclosure in the chamber showed no change in their photosynthetic activity. Their development was the same as on twigs outside the cuvette. These considerations indicate that it is meaningful to apply the cuvette measurements to natural conditions. The principal advantage of cuvette measurements as opposed to meteorological exchange measurements is that the chamber can be used for measurements under natural conditions as well as for defined experiments in the field. The reference systems (dry weight, chlorophyll, etc.) can be exactly defined. This allows comparisons between laboratory experiments and field work.

RESULTS FROM MEASUREMENTS WITH TEMPERATURE AND HUMIDITY CONTROLLED CUVETTES

In connexion with the Federal Republic of Germany's portion of the International Biological Programme, the CO₂ exchange was measured for a year on a representative tree within a 26 m high beech stand in the Solling area (Süd-niedersachsen). The objective of these experiments was to analyse the balance of photosynthetic gain and respiratory losses, and to correlate these with environmental factors and physiological potential of the leaves. For these measurements a mobile laboratory-trailer containing an infra-red gas analyser and temperature and humidity controlled cuvettes was used (Schulze, 1970, Lange and Schulze, 1970).

THE DAILY COURSE OF CO₂ AND H₂O GAS EXCHANGE

All data are presented as daily courses where changes of the climatic factors run parallel to the gas exchange (Fig. 5). In the montane climate of the Solling, during a warm and dry summer day, the daily course of net assimilation shows a curve with two small peaks. In comparison with the sun crown, shade leaves receive only 1/10 of the light intensity. Any additional light is used for further increase in production. Based upon dry weight, the net assimilation rate in sun and shade leaves is approximately the same. Based upon leaf surface area and chlorophyll content, the shade leaves assimilate approximately half as much as sun leaves at 1/10 the light intensity. The transpiration of the shade leaves based upon dry weight and leaf surface area is lower than for the sun leaves. This is mainly due to the smaller vapour pressure gradient.

A comparison of the shape of the CO₂ and H₂O gas exchange curves with the daily course of the climatic factors brings out clearly the different conditions under which sun and shade leaves grow, and how dissimilar is their utilization of their growing habitat. Since temperature, light and vapour pressure deficit all show an increasing tendency during a day, it is generally not possible to determine the effects of single factors on the

assimilation rate. To determine the influence of light, temperature and vapour pressure deficit on CO₂ and H₂O gas exchange, it is necessary to compare many climate conditions over a period of time and to follow this over the total vegetation period.

THE DEPENDENCY OF THE CO₂ EXCHANGE ON LIGHT, TEMPERATURE AND HUMIDITY

In order to analyse the light, temperature and humidity dependence of the CO₂ and H₂O gas exchange it is necessary to separate the recorded values of the natural climate according to the temperature, light and humidity conditions at a particular time. Mainly owing to the rapid fluctuations in the microclimate, it is meaningful to divide the individual climatic factors into classes. The total range of leaf temperatures was divided into classes of 2°C and the relative humidity into classes of 20%. The light values were divided into 10 klux classes for sun leaves and 1 klux class for shade leaves. Within 6-10 day periods of the different stages of development, each 10 minute value of net photosynthesis and corresponding transpiration and leaf resistance was read off the recording chart and put into the appropriate class of light, temperature and humidity.

For example, with this method it is possible to follow the annual changes of the light dependency of net photosynthesis in the different crown levels of a tree (Fig. 6). During spring, before bud burst in the beech sun crown, only respiration is measurable, this being less in the light than in the dark. Immediately before sprouting, respiration increases considerably. As soon as the buds open assimilation is raised above the compensation point. Highest net photosynthesis rates are achieved at the end of June. At the beginning of August the assimilation rate begins to show a decline which continues until leaf drop. The development in the cool, more humid environment of the shade crown is different (Fig. 7). Initial growth is slower, however, assimilation rates continue to increase until September. As sun leaves begin to show coloration, assimilation rates in the shade leaves show a considerable increase. Leaf fall of shade leaves is 1-2 weeks later than that of sun leaves.

The effect of the climatic factors on the apparent photosynthesis under natural conditions is not obvious if only a single climatic factor is analysed, but may be understood if the interactions of all factors are known (Fig. 8). Because of the rapid microclimatic fluctuations, it seems reasonable to define the optimum of each variable factor as a range, in which 90-100 per cent of maximum CO₂ uptake occurs (Negisi, 1966). It can be seen in Fig. 8 that the absolute changes of net photosynthesis caused by water deficit or suboptimal temperatures are different under high and low light conditions. Thus, to analyse the influence of climate on net assimilation one must evaluate sub-optimal temperatures and humidities differently during dimmed light and optimum light. This detailed analysis of net photosynthesis is the

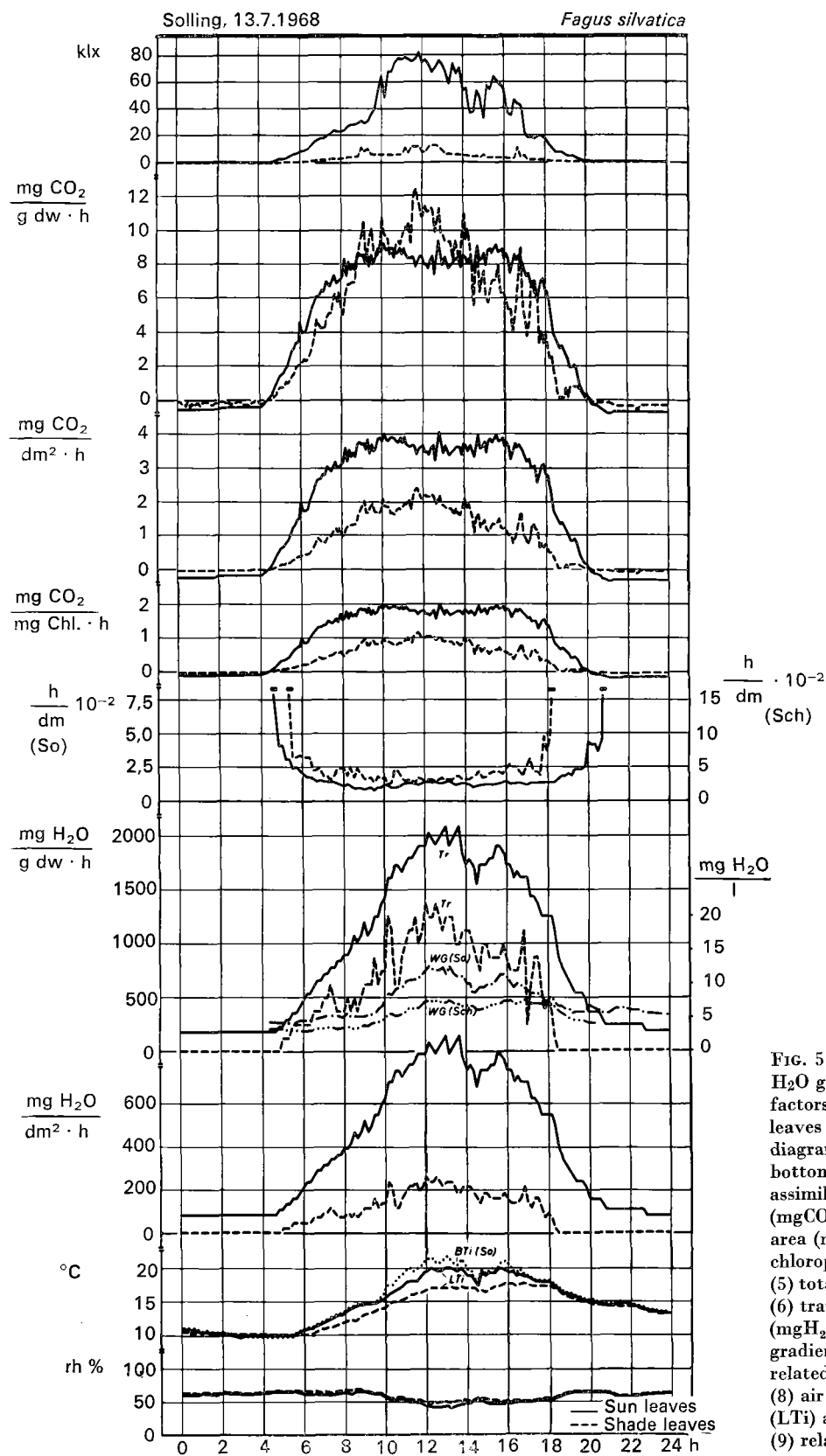


FIG. 5. The daily courses of the CO₂ and H₂O gas exchange and the climatic factors for sun (So) and shade (Sch) leaves of beech on 13 July 1968. The diagrams demonstrate from top to bottom: (1) light (klux); (2) net assimilation: based on dry weight (mgCO₂/gdw · h); (3) based on surface area (mgCO₂/dm² · h); (4) based on chlorophyll content (mgCO₂/mgChl · h); (5) total diffusion resistance (h/dm · 10⁻²); (6) transpiration based on dry weight (mgH₂O/gdw · h) and water vapour gradient (mgH₂O/l); (7) transpiration related to surface area (mgH₂O/dm² · h); (8) air temperature in the chamber (LTi) and leaf temperature (BTi) (°C); (9) relative humidity (%rh).

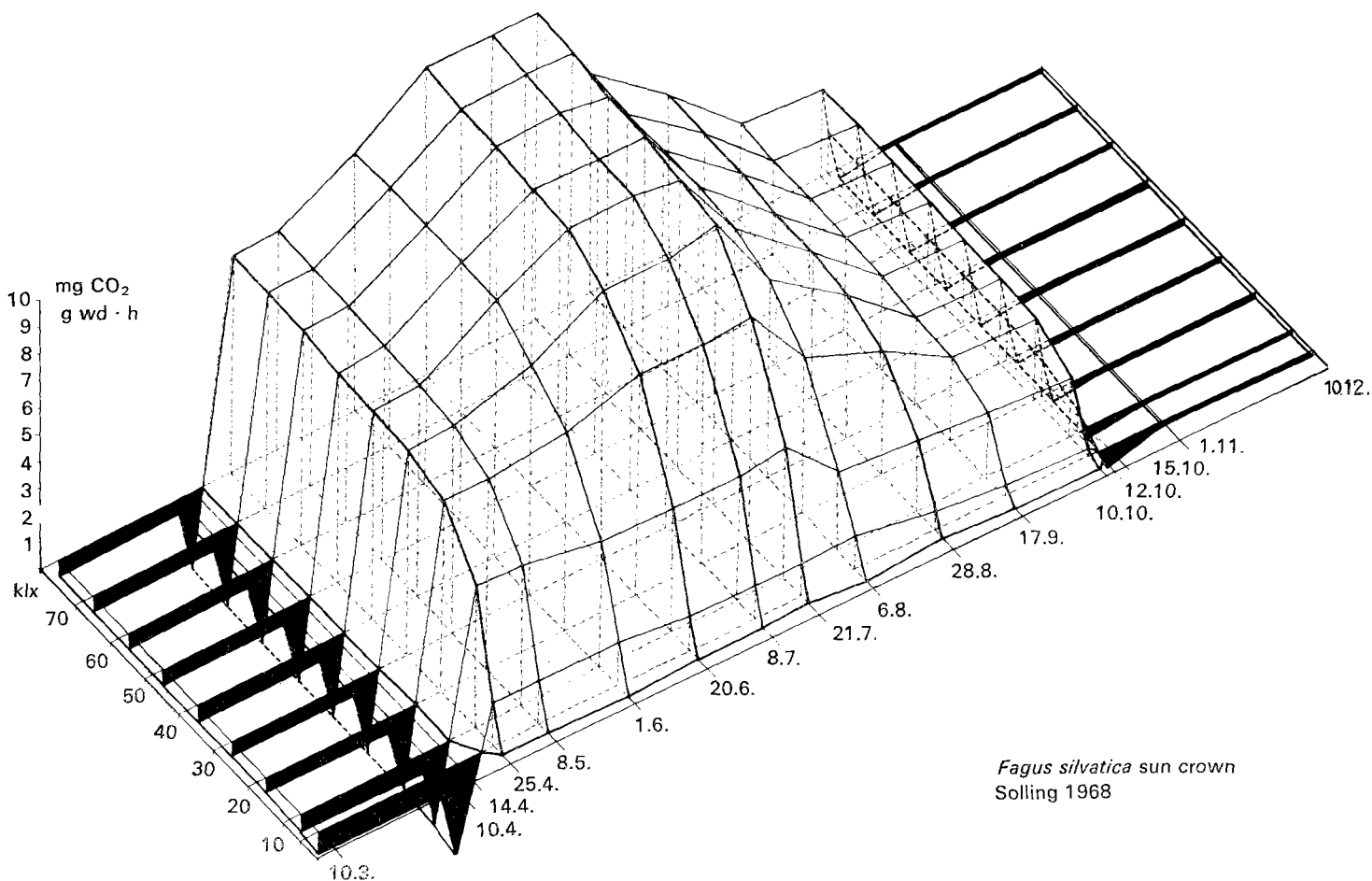


FIG. 6. The annual change of the light dependence of the CO_2 exchange in the sun crown at temperatures of 16-22°C and a relative humidity of 80-100 per cent x-axis: date; y-axis: light intensity; z-axis: CO_2 exchange. The dark shaded areas represent bud respiration.

basis for analysing the production balance in individual crown layers during a year.

THE CO_2 BALANCE

From the daily course of net assimilation (Fig. 5) the importance of the reference system (i.e. dry weight, etc.), for an estimation of the CO_2 balance, becomes obvious. At the same time the CO_2 balance is significantly influenced by the different seasonal course of CO_2 uptake in the various canopy layers, shifting the centre of productivity during the course of the year.

This shift between sun and shade leaves becomes obvious from Figure 9 which shows that, based on dry weight, the sun leaves produce one-third more than shade leaves in early summer. At the beginning of August, net photosynthesis of sun leaves declines, as compared with shade leaves. In early September the shade leaves produce one-third more and in late September twice as much as sun leaves. Based on surface area and chlorophyll

content the daily balance of CO_2 uptake is 60-70 per cent less in shade leaves than in sun leaves.

Since respiration in the light can deviate from respiration in the dark at the same temperature (Zelitch, 1964), it is not possible to obtain gross photosynthesis rates by the addition of dark respiration values to the net photosynthesis. Until a definite method of measuring respiration in the light is found, it seems more meaningful to base measurements of photosynthetic balance on determined values of net photosynthesis and not on calculated values of gross photosynthesis.

A yearly balance of net photosynthesis of sun and shade leaves is shown in Table I. Despite great seasonal differences of photosynthesis in sun and shade leaves the annual balance, based on dry weight, is almost the same. The higher production of the sun leaves during the summer is compensated by the higher production of shade leaves during autumn. This is due to earlier colour change and ageing in the sun crown. Related to leaf surface area, the assimilatory productivity is about

TABLE 1. The annual balance of CO₂ gas exchange (mgCO₂/gdw) in beech leaves

	Sun leaves		Shade leaves		Percentage (sun leaves are 100%)
	CO ₂ uptake	CO ₂ release	CO ₂ uptake	CO ₂ release	
Bud and twig respiration 6.3 to 9.4	—	147.7	—	145.4	98.4
Bud and twig respiration 10.4 to 19.4	—	214.0	—	147.2	68.8
Net assimilation of the leaves 20.4 to 21.10	9 855.1	—	9 227.8	—	94.0
Respiration of leaves at night	—	1 352.2	—	1 237.0	91.5
Bud and twig respiration 22.10 to 10.12	—	75.5	—	158.6	210.0
Bud and twig respiration 11.12 to 5.3	—	25.0	—	25.0	—
Sum	9 855.1	1 814.4	9 227.8	1 713.2	
Annual balance (mgCO₂/gdw)	8 040.7		7 514.6		93.4
Net assimilation of leaves based on leaf surface area	4 150.5		1 729.3		42.4

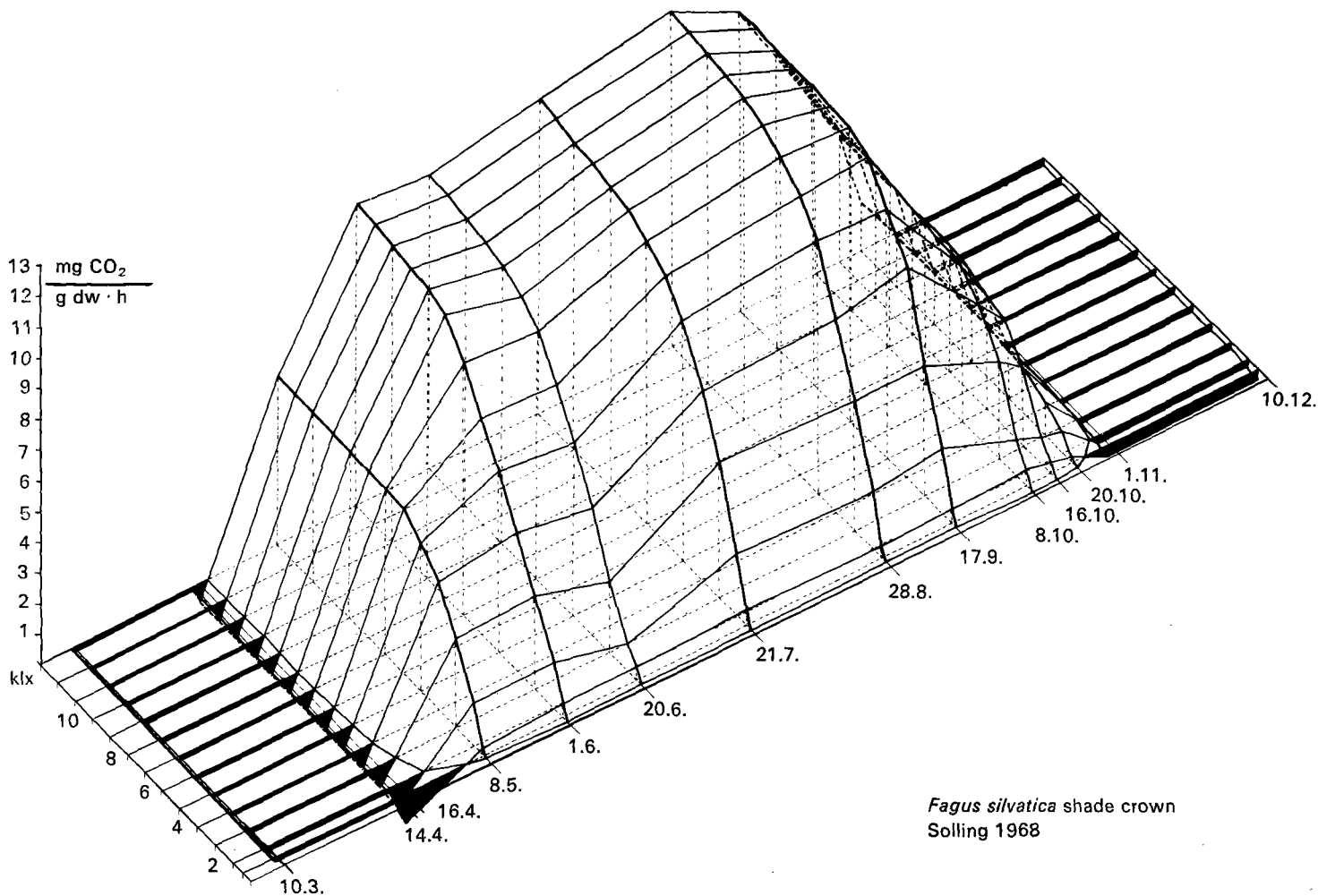


FIG. 7. The annual change of the light dependence of the CO₂ exchange in the shade crown at temperatures of 16-22°C and a relative humidity of 80-100 per cent. x-axis: date; y-axis: light intensity; z-axis: CO₂ exchange. The dark shaded areas represent bud respiration.

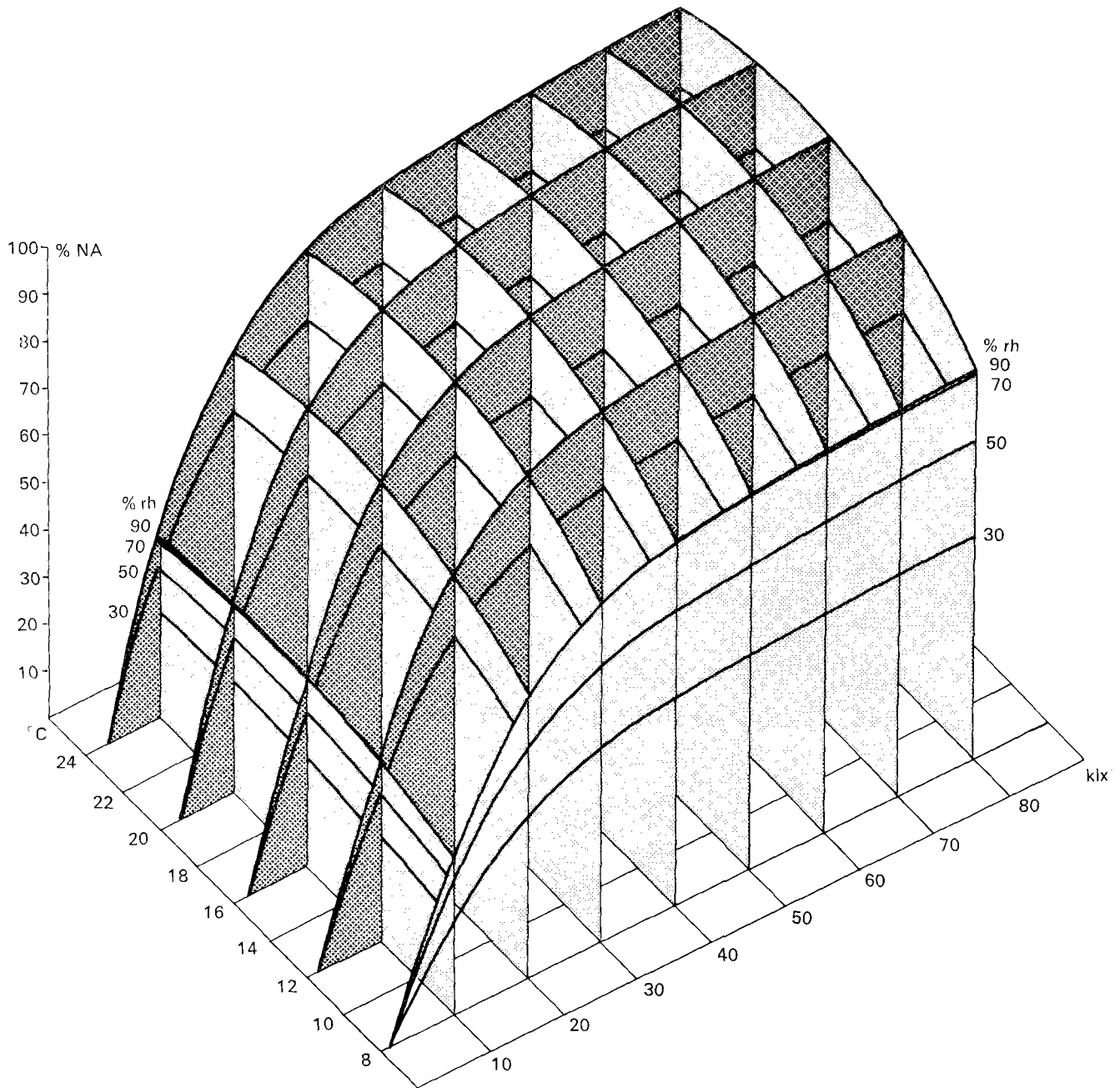


FIG. 8. The light, temperature and humidity dependence of net assimilation in the sun crown during July 1968. *x*-axis: light intensity; *y*-axis: temperature; *z*-axis: net assimilation at different relative humidities.

60 per cent higher than in the shaded crown. The night respiration of the leaves and buds reduces the net assimilation balance 18-19 per cent annually. The total annual CO_2 balance of shade leaves is 93-94 per cent that of the sun leaves, based on dry weight.

For an estimation of the total production of the stand, the basis of leaf surface area does not seem adequate. The comparison of the assimilation rates makes it evident

that the shade leaves, due to special morphological structures, with a larger leaf area per unit dry weight have a high CO_2 uptake potential (Koch, 1969). The similar assimilation balance over the vegetation period of sun and shade leaves makes a calculation of the total stand production considerably easier. Without complicated mathematical models, an estimation of the stand's total yearly production is thus possible (Table 2).

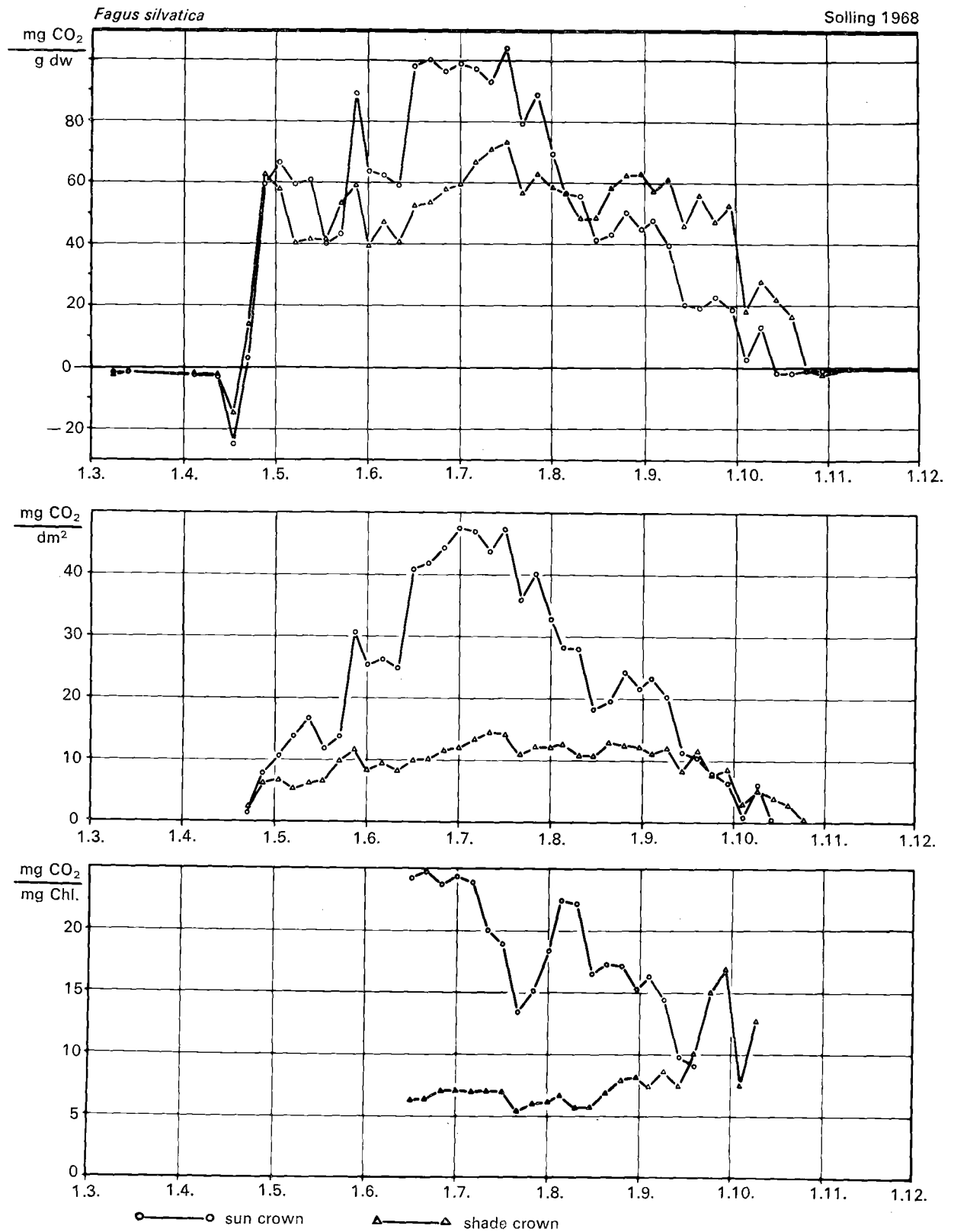


FIG. 9. The daily balance of net assimilation during the year under natural conditions (mean values over 5 days from sunrise to sunset) for sun and shade crown based on dry weight, leaf surface area and chlorophyll content of leaves. Abscissa: date; ordinate: CO₂ gas exchange.

TABLE 2. The production balance of the beech stand in 1968

	tC/ha	Percentage
Net assimilation	8.6	100
minus night respiration of leaves	-1.3	-15
minus respiration of buds	-0.4	-5
Net gain of the twigs	=6.9	=80
minus leaf and twig losses	-1.9	-23
minus wood increment	-2.1	-23
	=2.9	=34
Root gain and losses		-ca. 4
Respiration losses in stem and root		-ca. 30

The average gain by net photosynthesis in sun and shade leaves, from sprouting until leaf fall, is 9,541.5 mg CO₂/gdw, which is equal to 2.6 carbon per gramme dry weight. Having a leaf mass of 3.3. tons dw/ha, the assimilatory gain is 8.6 tC/ha. The losses due to night respiration are 1.3 tC/ha. With an average carbon content of 50 per cent in beech wood, the increment of the stand is 2.1 tC/ha. During the period of measurement only one-fourth of the net photosynthesis balance appeared as volume increment. The yearly losses on twigs and leaves in the stand are 3.9 tdw/ha. This is 1.9 tC/ha, based on an average carbon content of beech leaves of 47.61 per cent (Müller 1954). According to Meyer (1967) and McQueen (1968) the main rooting horizon of beech is only in the

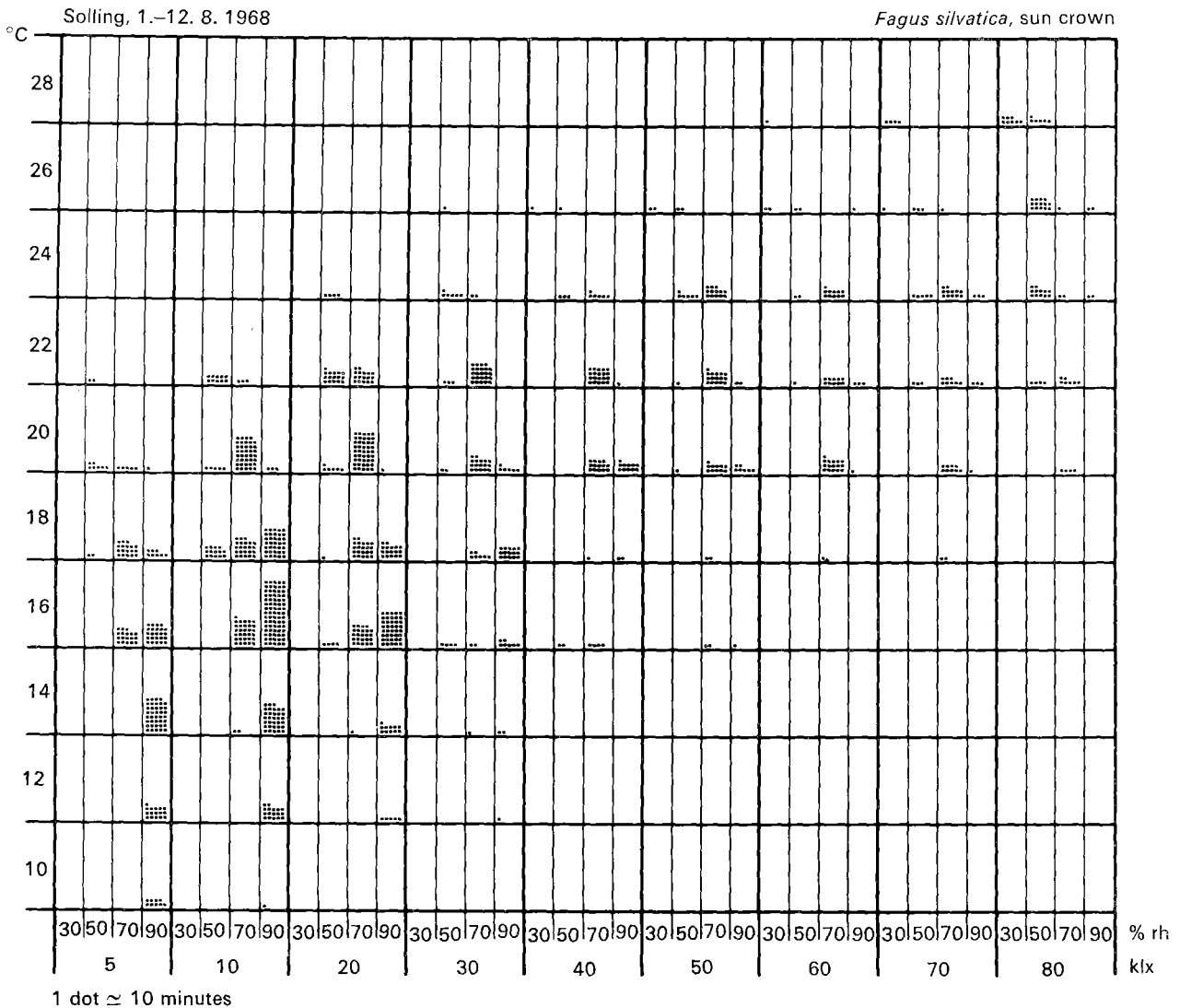


FIG. 10. The light, temperature, and moisture distribution for 10 minute periods from sunrise to sunset (1-12 August 1968). One dot represents 10 minutes.

upper 10-15 cm. In this horizon root losses and increment are almost balanced and take up about 4 per cent of the net assimilation balance (Polster 1950). The respiration of the trees' roots (Eidmann, cited from Tranquillini, 1964) uses 20-40 per cent of the gross assimilation balance. However, in a large beech trunk and in its roots the CO₂ release is diminished by anaerobic fermentation (Ziegler, 1957). In the light of these considerations, it may be stated that the remaining 30 per cent of the total CO₂ balance approximately accounts for stem and root respiration.

THE INFLUENCE OF CLIMATIC FACTORS ON THE PRIMARY PRODUCTIVITY

The light, temperature, and humidity dependency of the net assimilation serve to clarify the photosynthetic capacity of the leaves during the different seasons. The CO₂ gas exchange balance integrates the entire CO₂ uptake under the changing natural conditions. Combining the climatic factors with the plant's physiological ability can explain which of the factors determine the amount of actual CO₂ uptake and how far these factors are optimal.

For this, the simplest analysis would be the comparison between the frequency with which *individual* temperature, light, and humidity conditions occur in a certain period of time and the corresponding optimum of net photosynthesis (Tranquillini and Turner, 1961). With such a correlation analysis one does not consider the combination of *all* climatic factors, but only the frequency with which a *single* factor occurs independently of the others. This frequency distribution is compared with a photosynthesis optimum where all factors except one are optimal. It is shown in Fig. 8 that, by interaction of temperature, light, and humidity, the effect on the apparent photosynthesis changes and is different according to the combination of all the factors. Furthermore, these factors are not independently variable, but are coupled together in a definite way according to the special climatic conditions. In Fig. 10, for example, 10-minute periods from sunrise to sunset were distributed into various classes of temperature, light, and humidity. It can be seen that most of the time the light intensity was 10-20 klux, the temperature 16-18°C and the relative humidity 70-90 per cent. With increasing light intensity it became notably warmer and dryer. For an evaluation of the influence of the climatic factors during such a period it is necessary to take the actual time distribution of temperature, light, and humidity combinations as a basis and to compare this with the rates of CO₂ assimilation (Negisi, 1966).

For this correlation analysis and especially for comparisons with laboratory experiments in growth chambers, it seems to be most appropriate to use the following model as a basis (Fig. 11). A 100 per cent production of the net assimilation should be possible during a day when there are optimal temperature and humidity conditions

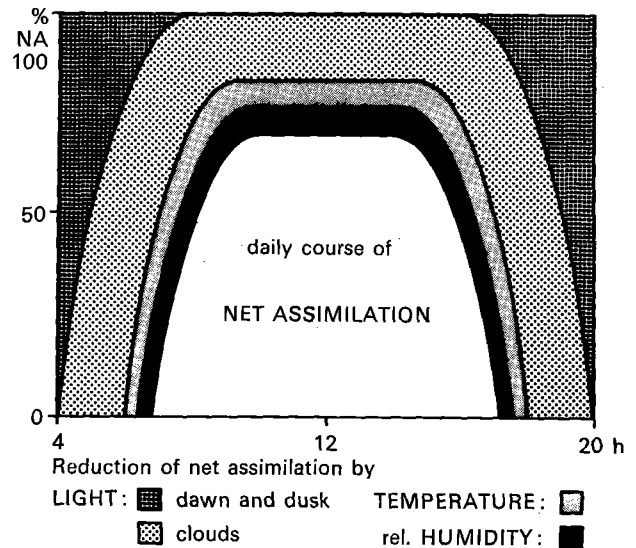


FIG. 11. Model of the effect of climatic factors on net assimilation. The maximal primary production (100 per cent) occurs if there is 100 per cent net assimilation (NA) over the entire day. This is reduced by various factors as can be seen above.

and where the light is "switched on" at sunrise with full intensity and is "switched off" at sunset. During a clear day this maximal photosynthetic production is reduced to a certain percentage during dawn and dusk. This reduction is dependent on the geographical position and the slope of the habitat. If there are clouds during the day the net assimilation is reduced further. A similar reduction occurs at suboptimal temperatures and humidities. According to this model the natural conditions during the seasons and on representative days can be numerically characterized as to their actual influence. The reduction of primary production by unfavourable climatic conditions can be calculated from the relative distribution of light, temperature and humidity combinations and the relative dependence of net assimilation on each. The effect of a specific climatic factor is the difference between maximal assimilation (100 per cent) and actual. For the humid climate of the experimental area there is a certain natural sequence in the importance of the various factors. The addition of the effects of the different climatic factors is possible in the range of the optimum in which temperature and humidity work independently of one another and light is the primary controlling factor.

In the montane beech forest, the theoretical possible net assimilation of sun leaves is reduced during a clear day by 20 per cent owing to suboptimal light conditions during dawn and dusk (Fig. 12). In the shade crown this reduction is much greater, being approximately 42 per cent. The reduction of CO₂ assimilation due to cloud cover is around 16 per cent; this has the same magnitude as the influence of dawn and dusk. Juvenile

leaves and colour-changing leaves are much less sensitive to changes in light intensity than mature leaves in the summer. Changes of the diffuse light by clouds are less in the lower canopy and reduce the net assimilation of the shade leaves about 10 per cent annually. The small influence of temperature on total production (annual reduction of 2.7 per cent) is due to the fact that suboptimal temperatures in the Solling occur primarily as low temperatures during the morning where their effect is overshadowed by the low light. Only during spring and fall is temperature equally important as cloud cover. In the humid climate of the experimental area the vapour pressure deficit rarely attains values which significantly

influence primary production. Mainly, the juvenile leaves are sensitive to low humidity. Vapour pressure deficit during this stage of development is of the same importance as temperature.

The results of assimilation measurements in a beech stand show that by the use of fully climatized cuvettes it is not only possible to determine the primary production of the stand as the main CO₂ input for all life processes in the ecosystem, but also to gain an understanding of the production processes and the factors which influence them. This ecophysiological method leads to a better understanding of the conditions for existence of plants in their site, their area and their borders.

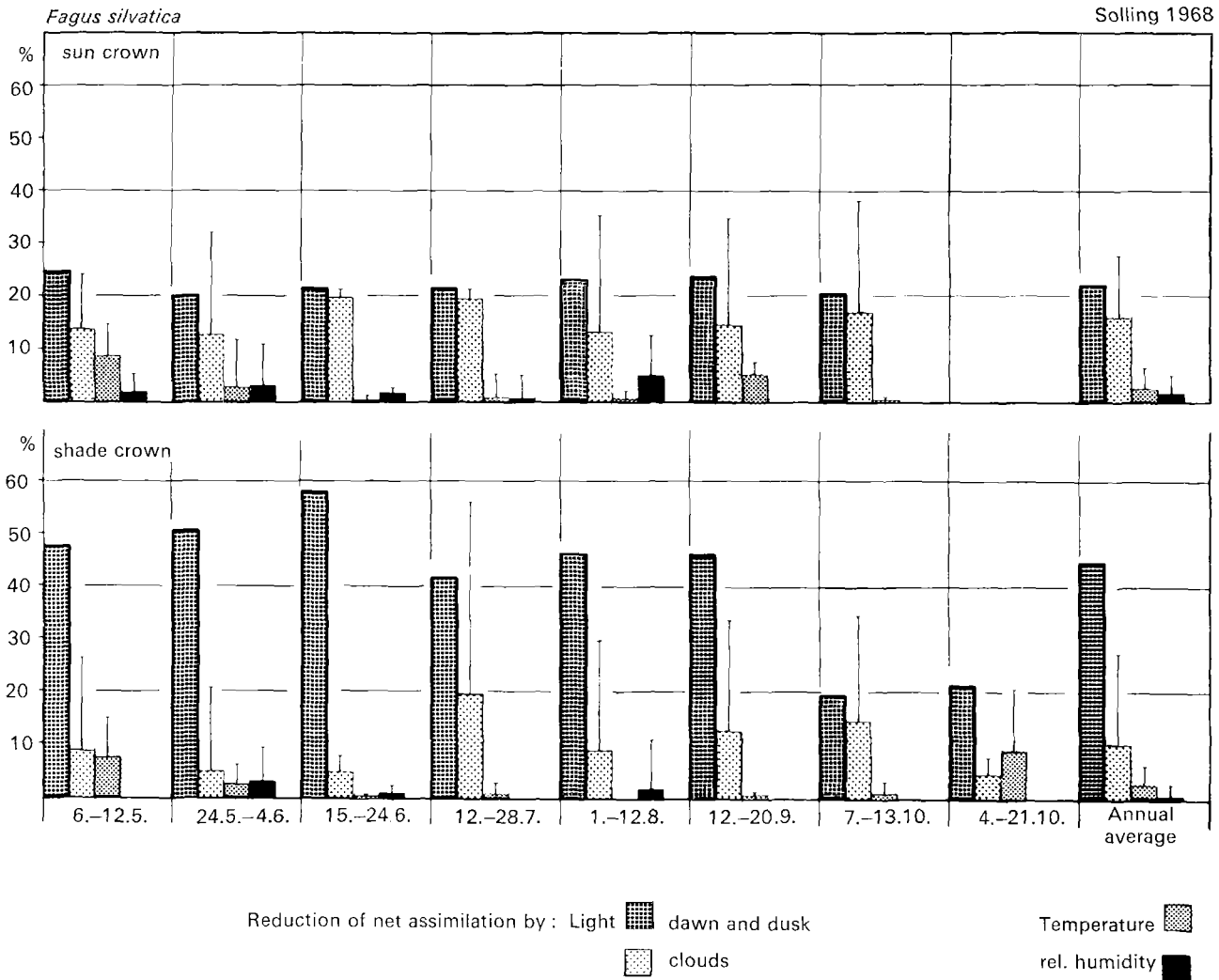


FIG. 12. The influence of light, temperature and relative humidity on net assimilation in sun and shade crown. columns: mean value of the corresponding time interval; line: maximal value for a single day within the time interval; abscissa: time intervals; ordinate: percentage reduction of maximum net assimilation.

CONCLUSION

The objective of the CO₂ measurements is to determine not only the total CO₂ influx into the vegetation layer, but to analyse also the influence of the climate on the physiological ability of the plant. This interpretation of the assimilation intensity is possible with cuvette measurements in the field which allow an exact determination of the reference systems (i.e. dry weight, chlorophyll, etc.) and which therefore can be compared to laboratory experiments. The measurement of CO₂ exchange of plants in the field requires an exact monitoring of the CO₂, and a cuvette system which gives results representative of the natural conditions. The methods of absolute, differential, and compensation CO₂ meas-

urement are described. The different climatized and unclimatized cuvette types developed up to now are discussed. Results from measurements with temperature and humidity controlled cuvettes show, on the one hand, that from the daily courses of CO₂ exchange the temperature, light, and humidity dependence of leaves can be determined, representing their physiological ability. On the other hand, the total annual CO₂ balance of leaves in a beech tree is determined and the balance of the stand is estimated. The correlation of the climatic conditions of the habitat to the physiological ability of the leaves allows a numerical characterization of the effect of the different climatic factors on the primary production.

Résumé

Mesure de la productivité primaire par la méthode des échanges de gaz en cuvettes (E.D. Schulze et W. Koch)

La mesure continue des échanges de CO₂ au niveau d'une végétation permet une étude quantitative du flux total du gaz carbonique vers les surfaces végétales et de ses variations suivant l'effet des facteurs de l'environnement. L'interprétation de l'intensité de l'assimilation est rendue possible par la mesure en cuvettes sur le terrain, ce qui permet de comparer les résultats avec ceux obtenus en laboratoire. Les types de cuvettes font l'objet d'une analyse succincte: cuvettes non climatisées (filtre à infrarouge, circulation forcée, plastique à haute transmittance et conductivité, plaques perforées et succion, cuvette ouvrante); cuvettes climatisées (parois doubles à boni d'eau, échangeur de chaleur et régulateur de température, humidité). Les derniers perfectionnements dans la régulation climatique des cuvettes augmentent considérablement la validité des mesures (fig. 1, 2, 3).

La courbe journalière des échanges de CO₂ est interprétée succinctement (fig. 5). On analyse ensuite les effets de la densité, du flux de lumière, de la température et de l'humidité en répartissant les microclimats en classes de 2° de température et de 20% d'humidité relative. Les valeurs lumineuses sont divisées en classes de 10 kilolux pour les feuilles de lumière et de 1 kilolux pour les feuilles d'ombre. Chaque phase de développement de la feuille s'étend sur six à dix jours. Les lectures se font toutes les dix minutes.

Cette méthode permet d'établir les corrélations lumière - photosynthèse nette aux divers niveaux de la couronne d'un hêtre. Avant l'éclatement des bourgeons, seule une respiration est perceptible. Immédiatement avant l'élongation de la pousse, la respiration est considérable. Aussitôt que le bourgeon s'ouvre, le point de compensation est dépassé. Vers la fin juin, la photo-

synthèse nette est la plus élevée pour les feuilles de lumière. A partir du début d'août, l'intensité de l'assimilation nette diminue jusqu'à la chute des feuilles. Les corrélations lumière - assimilation sont différentes dans la basse cime ombragée: la croissance initiale est plus lente, mais l'intensité de l'assimilation continue à s'accroître jusqu'en septembre.

Lorsque les feuilles de lumière jaunissent, les feuilles d'ombre, toujours vertes, assimilent considérablement (fig. 6, 7).

Les corrélations avec les facteurs climatiques ne sont claires que si l'on considère à la fois plusieurs variables de l'environnement. Les effets d'un déficit en eau ou d'une température suboptimale varient avec les densités du flux de lumière (fig. 11, 12).

Le bilan annuel des échanges est la somme des bilans obtenus respectivement pour les feuilles de lumière et d'ombre, dont les variations saisonnières vont presque en sens inverse, mais dont les montants totaux sont sensiblement égaux. Un bilan annuel pour les feuilles est donné au tableau 1; un bilan annuel pour toute une hêtraie au tableau 2.

Du 6 mars au 19 avril, les rameaux et les bourgeons accusent des échanges négatifs très actifs de CO₂ (émission > assimilation). Du 22 octobre au 5 mars, les échanges sont négatifs mais faibles. Du 20 avril au 21 octobre, les échanges positifs (assimilation > respiration) s'élèvent à 1 352,2 mg de CO₂ par gramme de matière sèche pour les feuilles de lumière, et 1 237,0 pour les feuilles d'ombre. Le bilan annuel est de + 8 040,7 mg de CO₂ par gramme pour les feuilles de lumière, et 7 514,6 pour les feuilles d'ombre (soit 93,4% du bilan des feuilles de lumière).

Le bilan total de l'assimilation nette de la hêtraie (1968) se monte à 8,6 tonnes/ha⁻¹ de carbone, dont 50% sont consommés pour la respiration nocturne des feuilles, la respiration totale des bourgeons, des troncs et des racines.

Bibliography / Bibliographie

- BAUMGARTNER, A. 1969. Meteorological approach to the exchange of CO₂ between the atmosphere and vegetation, particularly forest stands. *Photosynthetica*, vol. 3, p. 127-49.
- BOSIAN, G. 1955. Über die Vollautomatisierung der CO₂-Assimilationsbestimmungen und zur Methode des Küvettenklimas. *Planta*, vol. 45, p. 470-92.
- . 1959. Zum Problem des Küvettenklimas "Temperatur und Feuchteregulierung". *Ber. dtsh. bot. Ges.*, vol. 72, p. 391-7.
- . 1964. Der Peltiereffekt im Einsatz zur Küvettenklima-Regulierung. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, vol. 77, p. 22-3.
- BOURDEAU, P. F. 1961. Discussion remark for the report by Lange. *Internationales Symposium der Baumphysiologen*, Innsbruck, p. 63-4.
- BOURDEAU, P. F.; WOODWELL, G. W. 1965. Measurements of plant carbon dioxide exchange by infra-red absorption under controlled conditions and in the field. In: F. E. Eckardt (ed.), *Methodology of plant ecophysiology. Proceedings of the Montpellier Symposium*, p. 283-9. Paris, Unesco (Arid zone research, XXV). (With French summary.)
- DUNN, E. L.; MOONEY, H. A. 1969. Oral communication.
- ECKARDT, F. E. 1966. Le principe de la soufflerie climatisée, appliqué à l'étude des échanges gazeux de la couverture végétale. *Oecol. Plant.*, vol. 1, p. 369-400.
- JARVIS, P. G. 1969. Characteristics of the photosynthetic apparatus derived from its response to natural complexes of environmental factors. *Trebon IBP/PB technical meeting on productivity of photosynthetic systems*, p. 57-65.
- KOCH, W. 1957. Der Tagesgang der Produktivität der Transpiration. *Planta*, vol. 48, p. 418-52.
- . 1969. Untersuchungen über die Wirkung von CO₂ auf die Photosynthese einiger Holzgewächse unter Laboratoriumsbedingungen. *Flora*, Abt. B, vol. 158, p. 402-28.
- KOCH, W.; KLEIN, E.; WALZ, H. 1968. Neuartige Gaswechsel-Messanlage für Pflanzen in Laboratorium und Freiland. *Siemens-Z.*, vol. 42, p. 392-404.
- KOCH, W.; LANGE, O. L.; SCHULZE, E. D. 1970. Ein Feldlaboratorium zur Messung von CO₂-Gaswechsel und Transpiration an Freilandpflanzen. *Photosynthetica*. (In press.)
- KOLLER, D.; SAMISH, Y. 1964. A null-point compensation system for simultaneous and continuous measurement of net photosynthesis and transpiration by controlled gasstream analysis. *Bot. Gaz.*, vol. 125, p. 81-8.
- LANGE, O. L. 1962. Eine "Klapp-Küvette" zur CO₂-Gaswechselregistrierung an Blättern von Freilandpflanzen mit dem URAS. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, vol. 75, p. 41-50.
- LANGE, O. L.; SCHULZE, E. D. 1970. The measurement of the CO₂ gas exchange and the transpiration of the beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ecological studies*, vol. 2, Heidelberg, New York, Springer. (In press.)
- LANGE, O. L.; KOCH, W.; SCHULZE, E. D. 1969. CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von Pflanzen in der Negev-Wüste am Ende der Trockenzeit. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, vol. 82, p. 39-61.
- LERCH, G. 1965. On the problem of cuvette climate. Symposia CSAV. *Water stress in plants*, p. 291-3. Prague, Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences.
- MCQUEEN, D. R. 1968. The quantitative distribution of absorbing roots of *Pinus silvestris* and *Fagus sylvatica* in a forest succession. *Oecol. Plant*, vol. 3, p. 83-99.
- MEYER, F. H. 1967. Feinwurzelverteilung bei Waldbäumen in Abhängigkeit vom Substrat. *Forstarchiv*, vol. 38, p. 286-90.
- MEYER, F. H.; STRAIN, B. R. 1964. Bark photosynthesis in *Ocotillo*. *Madono*, vol. 17, p. 230-3.
- MEYER, F. H.; WRIGHT, R. D.; STRAIN, B. R. 1964. The CO₂ gas exchange capacity of plants in relation to vegetation zonation in the White Mountains of California. *Amer. Midl. Nat.*, vol. 72, p. 281-97.
- MÜLLER, D. 1954. Die Blätter und Kurztriebe der Buche. *Forstl. Forschs. Danm.*, vol. 21, p. 319-26.
- NEGISI, K. 1966. Photosynthesis, respiration, and growth in 1-year-old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 62, p. 1-115.
- POLSTER, H. 1950. *Die physiologischen Grundlagen der Stoffproduktion im Walde*. München, BLV.
- POLSTER, H.; WEISE, G.; NEUWIRTH, G. 1960. Ökologische Untersuchungen über den CO₂-Stoffwechsel und Wasserhaushalt einiger Holzarten auf ungarischen Sand- und Alkali("Szik")-Böden. *Arch. Forstw.*, vol. 9, p. 947-1014.
- SCHULZE, E. D. 1970. Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. *Flora*, vol. 159, p. 177-232.
- TRANQUILLINI, W. 1954. Über den Einfluss von Übertemperaturen der Blätter bei Danereinschluss in Küvetten auf die ökologischen CO₂-Assimilationsmessungen. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, vol. 67, p. 191-204.
- . 1964. Blattemperatur, Evaporation und Photosynthese bei verschiedener Durchströmung der Assimilationsküvette. Mit einem Beitrag zur Kenntnis der Verdunstung in 2000 m Seehöhe. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, vol. 77, p. 204-18.
- TRANQUILLINI, W.; TURNER, H. 1961. Untersuchungen über die Pflanzentemperaturen in der subalpinen Stufe mit besonderer Berücksichtigung der Nadeltemperaturen der Zirbe. *Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanstalt Mariabrunn*, vol. 59, p. 127-51.
- WOODWELL, G. M.; BOTKIN, D. B. 1970. Metabolism of terrestrial ecosystems by gas exchange techniques: the Brookhaven approach. In: D. E. Reichle (ed.) *Analysis of temperate forest ecosystems*, vol. 1, *Ecological studies*, p. 73-86. Heidelberg, New York, Springer.
- ZELITCH, I. 1964. Organic acid and respiration in photosynthetic tissue. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, vol. 15, p. 121-42.
- ZIEGLER, H. 1957. Über den Gaswechsel verholzter Achsen. *Flora*, vol. 144, p. 229-50.

Measurement of net primary production of forests¹

R. H. Whittaker and G. M. Woodwell

Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, New York 14850; Biology Department, Brookhaven National Laboratory, Upton, New York 11973 (United States of America)

CONTENTS

Introduction
Plantation and mean-tree approaches
Undergrowth and production ratios
Dimension analysis of mixed forests
Field measurements on forest stands
Calculations from stand measurements
Field analysis of sample trees
Calculations on sample trees
Summary calculations
Application to stand data
Alternative root and branch approaches
Application to tropical forests
Evaluation
Forest production results
Résumé
Discussion
Bibliography/Bibliographie

INTRODUCTION

Ecologists have no choice about one characteristic of their field—the complexity of the living systems they study. In forests this complexity, which also is present in ecosystems with smaller organisms, is expanded and made conspicuous. One can see in the forest the layering of species and the staging in depth of foliage, the intricate, branching pattern of bark surfaces, and the subtle mosaic of undergrowth. For our work in analysis of net production we offer this thesis: the manifest complexity in which forests exceed other communities is not a handicap but an opportunity. It makes possible measurements within the forest community by which we can learn much about its functional design while also obtaining more satisfactory estimates of net productivity than might otherwise be possible.

Forest productivity, both gross and net, can in some circumstances be approached through gaseous exchange measurements on the forest as a whole, as discussed in this volume by Schulze and Koch. Most studies of net primary production of forests are based, however, on direct measurements of sizes and weights of plants and plant tissues (Newbould, 1967). There are at least three ways of synthesizing such measurements into production estimates—mean tree, production ratio, and regression analysis approaches. The three approaches tend to correspond to three subjects of production measurement—single-age plantation stands, forest undergrowths and shrub communities, and the trees of mixed-age forests—though it is possible to use other approaches to each of these subjects.

1. Research carried out at Brookhaven National Laboratory under the auspices of the United States Atomic Energy Commission.

PLANTATION AND MEAN-TREE APPROACHES

Plantations of known ages were used by Ovington and others (Ovington, 1956, 1957; Ovington and Pearsall 1956; see also Boysen-Jensen, 1932; Burger, 1940; Möller, 1945, 1947; Möller *et al.*, 1954*b*) in their pioneering advances into the study of forest production and nutrient cycling. Production measurement is simplified if several plantations of a tree species are available on essentially similar sites, with stands of different ages but each with trees of a single age (Ovington, 1962). Dividing the woody mass of a 50-year-old plantation by 50 gives an indication of relative production rate, but not an effective estimate of current production. The value will usually be an underestimate of mean annual net primary production, both because branch wood and bark produced during the 50 years has been lost by death and decay, and because growth of stem wood and bark tends to accelerate until the stand is mature. The value will not be a consistent underestimate because of the way branch loss and wood growth may change with age (Whittaker and Woodwell, 1968); and in mature stands with slowing current growth the value could become an overestimate. When, however, plantations of different ages—say 40 and 50 years—can be compared, current net production can be estimated.

The difference in stem wood weight in the two stands represents ten years' accumulation; from it (assuming no death of trees) average annual stem wood and bark production for the period can be calculated. The difference in branch weights and root system weights in the two stands similarly may give first estimates of wood and bark production by branches and roots. Both values must be corrected for loss of dead branches and roots. Collection of fallen dead branches in litter trays may give basis for correcting the branch estimate (Möller *et al.*, 1954*a*); no secure basis for correcting the root production estimate is available. Leaf production can be approached either through collections in litter trays, or by measurements of the mass of current leaves on living trees. As measurements of leaf production, leaf collections in litter trays are incomplete (Bray and Gorham, 1964), and measurements of living current leaves may need correction for insect consumption (Rothacher *et al.*, 1954, Bray, 1961, 1964, Bray and Dudkiewicz, 1963, Whittaker and Woodwell, 1968, 1969; Andersson, 1970). Flower, fruit, and bud-scale productions may also be measured either on sample trees or in litter collections; these are smaller, but not insignificant, fractions (Ovington, 1963; Bray and Gorham, 1964; Whittaker, 1962, 1963; Whittaker and Woodwell, 1968, Andersson, 1970). Much of our knowledge of forest production has come from summing these or related measurements and estimates for plantations (Ovington, 1962, 1965).

A crucial problem is the conversion from measurements on individual trees to biomass and production of stands. In single-age plantations the trees may be of consistent

sizes; their dimensions may form bell-shaped frequency distributions of small or moderate dispersions. It is consequently reasonable to multiply the mass of an average tree (or one of its tissues) by density of trees per unit area to obtain a biomass value for the stand (Ovington and Pearsall, 1956; Ovington, 1957; Ovington and Magdwick, 1959*a*, Ovington *et al.*, 1963; Peterkin and Newbould, 1966). However, the complex geometry of trees implies complex relationships among the frequency distributions and averages of different measurements, particularly those with different numbers of dimensional components—one (e.g., DBH and height), two (basal area, foliage area), and three (stem volume, wood mass, etc.). Use of different dimensions leads to choice of different trees as "average", and consequently to different estimates of community biomass (Ovington and Magdwick, 1959*b*; Baskerville, 1965*b*; Attiwill, 1966; Attiwill and Ovington, 1968; Ovington *et al.*, 1968). Baskerville (1965*b*) found biomass estimates for a stand of *Abies balsamea* to be in error by 25 to 45 per cent when based on trees of average DBH. Errors may be less in plantations of evenly spaced trees of more consistent size; and errors are smaller and of tolerable magnitudes (within 5 or 10 per cent) when based on trees of mean stem volume (Baskerville, 1965*a*). Even for single-age plantations, however, there may be advantage in the approach through regressions to be discussed. Results of mean tree and regression estimates have been compared by Satoo and Senda (1966), Satoo (1968*b*), and Ovington *et al.* (1968).

UNDERGROWTH AND PRODUCTION RATIOS

Limitations of the mean tree approach to production also can be escaped in part by choosing those measurements on the forest stand which are most expressive of production rate—as distinguished from biomass—and using ratios to estimate net primary production from these measurements.

In dealing with forest undergrowth clipping dry weights (of current twigs with leaves of shrubs and tree seedlings, above ground current growth of herbs) best combine relative ease of measurement with effective expression of undergrowth production. In work in the Great Smoky Mountains (Whittaker, 1961, 1963, 1966) clipping weights by species were obtained for twenty 0.5×2.0 m subquadrats, randomly located within a 0.1 hectare sample quadrat. Dispersions of the clipping weights for subquadrats are high but relative errors (coefficients of variation) tend to be lower, the higher the undergrowth production being measured (Whittaker, 1966). Dimension analyses were carried out on major shrub populations to determine mean ratios relating net production by different fractions of the plants (as well as biomass of these fractions and leaf surface and chlorophyll) to clipping dry weights (Whittaker, 1962). Dimen-

sion analysis procedures were as described below, except that the analyses were used to obtain mean ratios for sets of ten mature or shrub-canopy plants (and for ten subordinate shrubs) of a species rather than to obtain regressions. From clipping measurements and these ratios, shrub stratum productions for a series of forests, forest heaths, and head balds were estimated (Whittaker, 1962, 1963, 1966).

Trees, whose production cannot usually be approached through clippings, may be measured through estimated volume increments (EVI is one-half annual wood area increment at breast height times plant height). Because it includes a measurement of wood growth rate, EVI is expressive of production in a way that diameter, basal area, and stem volume are not. EVI was computed by species for 0.1 ha forest samples as described below. Sets of ten canopy trees each of three species from an oak-pine forest were subjected to dimension analysis (Whittaker *et al.*, 1963). Ratios of above-ground production by different fractions of the trees to EVI were applied to the EVI values for a pine-oak forest and an oak heath in the Great Smoky Mountains to give preliminary estimates of above-ground tree production (Whittaker *et al.*, 1963; Whittaker, 1966). Biomass values for above-ground fractions of the trees were similarly related to parabolic volume (VP is one-half basal area at breast height times tree height) to obtain ratios which could be applied to parabolic volume measurements in forest samples (Whittaker, 1966).

Production ratios on clipping weight and EVI, and biomass ratios on VP, are not constant even for canopy individuals. In general, ratios of wood and bark production to twig and leaf production increase with age and size. Ratios of leaf, root, and branch mass to stem mass and VP, and ratios of leaf, branch, and root production to EVI, decrease with age and size in many cases (Whittaker, 1962; Whittaker and Woodwell, 1968; Andersson, 1970). The ratios also change with environment within a species. The ratio of foliage production to EVI and stem wood production increases toward less favourable environments (Whittaker, 1962; Satoo, 1966), and ratios of branch and root production and mass to stem production and mass may increase toward less favourable environments (Whittaker, 1962; Bray, 1963).

Despite these shifts with age and environment, ratios relating production or biomass to other plant measurements (of the same number of dimensional components) are much less widely variable than the plant measurements themselves. Estimates of production from ratios on EVI, and of biomass from ratios on VP, can consequently be applied to mixed-age forests in which the ranges of tree sizes make mean tree approaches questionable. Different production ratios may be needed, however, for canopy and subordinate plants. For sets of canopy plants, and of subordinate plants, analysed in the Southern Appalachians, standard errors of the production ratios were in most cases between 5 and 15 per cent of the production ratios (Whittaker, 1962; Whittaker *et al.*, 1963).

A number of other measurements may express forest productivity; these include annual litter fall, light interception, leaf area index, chlorophyll content, basal area, and tree height. Annual litter fall is an important expression of community function (Olson, 1963, 1964; Bray and Gorham, 1964; Kira and Shidei, 1967; Andersson 1970). Annual leaf litter collections are, however, less than annual foliage production by variable fractions (Bray and Gorham, 1964). Since the ratio of foliage production to total net production varies also with environment (Burger, 1945; Whittaker, 1962, 1966; Bray and Gorham, 1964; Satoo, 1966), annual leaf litter fall is of limited value for production estimation; it provides only a useful suggestion of relative production. Monsi and Saeki (1953, Saeki, 1963; Monsi, 1968; see also Wit, 1965; Duncan *et al.*, 1967; Kuroiwa, 1968; Kira *et al.*, 1969; and Hozumi *et al.*, 1969*b*) have shown the possibility of modelling light and production relations, however, as foliage mass of forests bears a variable relation to total production, so must light interception, leaf area index, and chlorophyll content. Ratios of these to production differ widely in evergreen compared with deciduous forests, and they differ also between young and mature stands and between favourable and unfavourable environments. Basal area, tree height, volume, and biomass are strongly affected by forest age. They are significantly related to productivity for young stands of a given age, however, and in mixed-age climax stands productivity has been found to be correlated with weighted mean tree height ($r = 0.85$) and biomass ($r = 0.82$) (Whittaker, 1966). Basal area, mean height, and other dimensions indicate production only in certain kinds of comparisons. Observations in the Great Smoky Mountains (Whittaker, 1966) suggest that all these measurements have sufficient interest that they should be taken in connexion with production studies whenever possible, but that their relation to productivity is suggestive rather than effective.

DIMENSION ANALYSIS OF MIXED FORESTS

For forests of mixed ages, and especially those of mixed species, the mean-tree approach is almost excluded and the production ratio approach may give only a first approximation. Most investigators dealing with mixed forests have felt forced to approach them through logarithmic regressions. The literature of regression measurement of biomass and other dimensions is now extensive (Kittredge, 1944, 1945; Rothacher *et al.*, 1954; Ovington, 1957; Ovington and Magdwick, 1959*a*; Satoo *et al.*, 1956, 1959; Satoo and Senda, 1958, 1966; Cable, 1958; Tadaki and Shidei, 1960; Tadaki *et al.*, 1961, 1962, 1963; Tadaki, 1963, 1965*a*, 1965*b*; Ogawa *et al.*, 1961, 1965; Tezuka, 1961; Satoo, 1962, 1965, 1966, 1968*a*, *b*, Shanks and Clebsch, 1962; Attiwill, 1962, 1966; Kimura, 1963; Nomoto, 1964; Kabaya *et*

al., 1964; Shinozaki *et al.*, 1964*a, b*;; Weetman and Harland, 1964; Young *et al.*, 1964; Baskerville, 1965*a*; Miller, 1965; Ogino *et al.*, 1967; Kira and Shidei, 1967; Yoda, 1968; Kimura *et al.*, 1968; Bunce, 1968; Riedacker, 1968; Hozumi *et al.*, 1969*a*; Andersson, 1970, and in this volume; see also citations in Ogawa *et al.*, 1965; Kira and Shidei, 1967; Newbould, 1967). Many of these studies have also found means of estimating productivity (e.g., Ovington and Magdwick, 1959*a*; Kimura, 1963; Baskerville, 1965*a*; Tadaki, 1965*a, b*; Kimura *et al.*, 1968; Satoo, 1966, 1968*a, b*; Kira *et al.*, 1967; Kira and Shidei, 1967; Andersson, 1970). The most intensive and detailed approach to net productivity and related measurements is the system of "dimension analysis of woody plants" developed at Brookhaven National Laboratory (Whittaker and Woodwell, 1967, 1968, 1969). The method is designed to use the complexity of structure of forests—through measurements on the various parts of plants, including wood rings and bud-scale scars—as critical marks of rates of growth to measure or estimate the productivity. The method proceeds through the steps set out below.

FIELD MEASUREMENTS ON FOREST STANDS

Trees are tallied by DBH and species in quadrats. Heights are measured and increment borings are taken to measure bark thickness, mean current wood growth rate for the last 5 or 10 years, and age, for all large trees in the quadrat and for sets of smaller trees representing species and size classes (hence usually 50-75 trees in 0.1 ha quadrats). Trees and shrubs reaching 1 cm or more diameter at breast height are treated as trees; shrubs not reaching 1 cm at breast height and herbs are clipped in undergrowth subquadrats as described above. Coverages, light penetration, and soils characteristics are measured, and in the longer-term study at Brookhaven litter fall was measured (Woodwell and Marples, 1968). Much of the work has been based on 20 × 50 m (0.1 ha) quadrats (Whittaker, 1966; Whittaker and Woodwell, 1969). Quadrat sizes have been increased, however, for forests of large trees and decreased for small-tree and shrub communities, and the 0.1 ha quadrat was replaced by scattered smaller quadrats when production of a whole watershed was to be estimated. Some shrub communities have been approached as miniature forests, with measurements taken at 10 cm above ground level rather than breast height.

CALCULATIONS FROM STAND MEASUREMENTS

From the preceding information these stand dimensions at least are calculated, for individual trees, for species, and for the quadrat:

Basal area (at breast height) of wood, of wood plus bark, and of bark;

Parabolic volume (one-half basal area × height) of wood and of wood plus bark;
 Conic surface (one-half breast height circumference × height) for wood and for bark;
 Basal area increment (mean annual increase in wood area at breast height during the past 5 or 10 years);
 Estimated volume increment (one-half basal area increment × height).

Other dimensions of interest are:

Basal increment ratio (Σ basal area increment/ Σ wood basal area);
 Weighted mean radial increment (Σ wood basal area increment/ Σ wood basal circumference);
 Weighted mean height (Σ wood parabolic volume × 2/ Σ wood basal area);
 Volume-weighted mean age;
 Undergrowth clipping dry weights per square meter, by species and by strata.

FIELD ANALYSIS OF SAMPLE TREES

Sets of trees (and shrubs if necessary) of major species are felled and their roots excavated. Sets of 15 individuals each of dominant tree species (or shrub species) are taken, of sizes representing the full spread of sizes in the community. Measurements of these trees include:

Base (10 cm) and breast-height diameter and height of the tree;
 A tally of branches with distance from the top, basal diameter, age, and condition recorded for each;
 Sample branches (usually 5 per tree representing different positions and conditions) for which are recorded also branch length, number of current twigs, and fresh and dry weights of live wood and bark, dead wood, current twigs with leaves, older leaves if any, and fruits;
 For logs from the stem, wood and bark diameters, lengths, and fresh weights, for discs from the bases of these logs (or whole small logs), live and dry weights of wood and of bark;
 For the discs (or ends of logs) bark, sapwood, and heartwood thickness, and mean annual wood thickness increment for the most recent 5 or 10 years (and for preceding decades or pentads);
 Fresh and dry weight of root crown (or shrub rhizome) and of excavated tap and non-tap roots, and diameters of broken root ends where branch roots have been lost;
 Sample roots, complete roots for which are recorded basal diameter, fresh and dry weights, and length;
 From separate twig and leaf samples, dry weights of twigs, petioles, and leaf blades of current twigs with leaves, and dry weight, insect loss, and chlorophyll content per unit area of leaves.

A set of forms have been prepared on which field data can be entered and punched on computer cards or tape for the following calculations.

CALCULATIONS ON SAMPLE TREES

Fresh and dry weights of the major plant fractions can be directly calculated. From the logs and discs are

calculated actual volume, weight, and surface of stem bark, wood, and heartwood if any, and mean annual volume and dry weight increment of stem wood in the past decade or pentad (and preceding decades or pentads). These values for logs are summed for the tree stem, and the dimensional expressions listed above are calculated. Weights of root systems are corrected by applying a regression of root weight on root diameter, to the tally of broken root ends. Logarithmic regressions of branch fractions (live wood and bark, dead wood, current twigs with leaves, older leaves, fruits) on branch basal diameter are computed from the sample branches. These regressions are used to estimate weights of these fractions for each branch recorded in the branch tallies, and for all branches of a tree. From the total weights of current twigs with leaves (and older leaves if any) thus estimated, together with mean values from the sample twigs, are calculated for each tree current twig weight, leaf weight, leaf weight lost to insects, and leaf surface area and chlorophyll content. From measurements of base diameter, length, and current twig number of sample branches, bark surface area of sample branches is estimated, and a regression of these estimates on branch basal diameter is calculated (Whittaker and Woodwell, 1967, 1968). This regression is used to estimate bark surface areas for all branches tallied and for each tree.

Calculations on production are as follows.

Stem wood growth is directly calculated from the ratio of mean annual wood area increment at the ends of the logs to mean log cross-section area, applied to wood dry weight of logs.

Stem bark growth has been estimated in several ways. A most direct means applies the ratio of current growth to total weight of wood, for a log, to weight of bark for that log. Corrections for bark sloughing may be needed for older trees.

Production of branch wood and bark has been estimated from the relation bw/a (w is dry weight of branch wood and bark, a is branch age). The constant b is computed from the logarithmic regression of branch (wood and bark) dry weight on branch age. The only checks on the calculation so far suggest that it is reasonable, but may tend to overestimate branch growth (Whittaker, 1965a).

Current twig and leaf productions are obtained directly from the biomass values, but leaf production is corrected for insect loss. Estimation of growth of leaves beyond the first summer may be needed in evergreen species (Whittaker and Garfine, 1962; Whittaker, 1962; Whittaker *et al.*, 1963, Kuroiwa 1960a, b; cf. Kimura, 1969).

Estimates of root production have been based on the assumption that the ratio of production to mass may be similar for the root system and the shoot system (Whittaker, 1962; Newbould, 1968; Kira and Ogawa, 1968; Andersson, 1970). The annual loss of root hairs and branch roots by death is unknown. Some overestimation of root production may result from the assumption that production/mass and annual loss/production ratios are nearly the same for root systems and shoot systems. This approach to estimation can only be used for woody plants in which shoot and root systems are of the same ages. Ratios of root production and mass to shoot production and mass tend to decrease with age and size of woody plants (Ovington, 1957; Whittaker, 1962; Monk, 1966a, 1966b; Kira and Ogawa, 1968a; Andersson, 1970).

Other fractions of production (flowers, fruits, stipules, bud scales) are variously estimated from sample branch regressions, collection of all fruits from sample plants, separate determinations of mean weights and ratios of these fractions to current twig and leaf production, and litter collections.

SUMMARY CALCULATIONS

The calculations to this point are summarized in the forms of mean tree measurements, production ratios, and regressions for the sets of plants. Diameter at breast height (or 10 cm for shrubs), conic surface, parabolic volume, and estimated volume increment are used as independent variables; to them are related as dependent variables the values for the plants in a set of biomass, production, volume, and surface estimates. All regressions are calculated in double logarithmic form; some of them (for which dimensional relations of the dependent variable and independent variable are closely related) are also calculated in linear form. The logarithmic regressions have characteristics which make expected error and confidence limits difficult to express in concise form. Coefficients of correlation for dimension analysis regressions are of limited value; for the most part they take values much above 0.9, with these values strongly influenced by the range of sizes of plants sampled. In the effort to express relative tightness of the regressions more effectively, "estimates of relative error" are part of the summary calculations (Whittaker and Woodwell, 1968). Estimate of relative error for a linear regression is the standard error of estimate divided by the mean value of the independent variable; for a logarithmic regression the antilog of the standard error of estimate is used (this value is not the same as a standard error for the untransformed variables).

APPLICATION TO STAND DATA

The regressions are used to calculate, for each tree in the sample quadrat, its probable biomass, production, volume, and surface dimensions. For species populations that have not been sampled for dimension analysis, the most appropriate available regressions are used. Use of a computer makes possible calculation of each dependent variable from regressions on two or more of the independent variables. The dependent variables computed for individual trees are summed by species and for the sample as a whole. Among the two or more sums of a given dependent variable from regressions on different independent variables, one is chosen on the basis of lower estimate of relative error for the regression, or closer dimensional correspondence of the independent and dependent variables. In many cases parabolic volume has been preferred as the independent variable for volume and biomass calculations and for current twig and leaf production, estimated volume increment has been preferred for stem wood, stem bark, and branch wood and bark production, and conic surface has been

preferred for stem and branch surface calculation. Ratios of production and biomass to current twig and leaf dry weight, rather than regressions, have been used to estimate production and biomass of tree seedlings and smaller shrubs in the clipping subquadrats.

ALTERNATIVE BRANCH AND ROOT APPROACHES

In young conifers the annual whorls of branches may be used to estimate rates of branch growth from year to year. Simple division of weights of branch whorls by their ages (Baskerville, 1965a), however, may considerably underestimate production; for the factor b in the relation bw/a is in many cases 2.0 or larger, reflecting the acceleration of branch growth with age (Whittaker *et al.*, 1963; Whittaker, 1965a; Whittaker and Woodwell, 1968). Satoo (1968a) and others have used an approach to branch mass and production quite different from the Brookhaven system. The full mass of branches removed from a tree is divided into fractions (dead wood, fruits, and live wood separated into several diameter size-classes, the last of which may include twigs with leaves). Each fraction is weighed fresh, and a sample from the fraction is weighed fresh and dry. Sample segments of live branch wood are taken from each size-class and analysed to determine the ratio of current wood area increment to wood cross section area at the ends of the segments; wood and bark of the segments may also be separated for dry weighing. If the smallest size-class includes twigs with leaves, a sample from that size-class is divided into leaves, current twigs, and older wood and bark to determine the dry-weight proportions of these. From the fresh weights of branch fractions, and the dry weights and other data for samples, are estimated the total dry weights of the fractions and the productivities of current twigs and leaves, and of branch wood and bark. The approach has not yet been compared with the Brookhaven system; the Brookhaven technique is probably less time-consuming, but gives a less direct estimate of branch production.

In a climax, steady-state forest the annual fall of branch litter may approximately equal branch wood and bark production. High year-to-year variability in branch litter fall affects the use of this for estimating branch production (Bray and Gorham, 1964; Andersson, 1970). Mean branch litter fall for several years may underestimate branch production because of insensible losses (by bark flaking, leaching, and decay) of biomass from branches before they fall, and because of the under-representation in the litter of large branches that may fall only with the tree stems bearing them.

Estimates of root production are less secure than those for any other plant fraction, but alternatives to inferences from root/shoot ratios exist (cf. Bray, 1963; Leith, 1968; Newbould, 1967, 1968; Ghilarov *et al.*, 1968). Rhizomes of some shrubs can be divided into "logs" for analysis

of their growth (Whittaker, 1962), thereby determining a major fraction of underground production in these shrubs. Some authors (Bray, 1963; Ovington *et al.*, 1963, see Jenik in this volume) have excavated soil blocks and determined the masses of roots they contained as a substitute for or supplement to the excavation of whole-plant root systems. It is in principle possible to treat roots with clear growth-rings with much the same procedures as branches, and to estimate production of woody roots through either the Brookhaven or the whole-tree branch fraction approach; neither technique has yet been applied to roots.

APPLICATION TO TROPICAL FORESTS

The dimension analysis method used at Brookhaven is wholly dependent for its estimation of production on those marks of age and growth rate—wood rings and bud scale scars—that occur in most temperate-zone woody plants. It cannot be used in this form to answer a principal question for the Tropics—the net production of old or climax, mixed-age forests in climates without seasonal contrasts that result in wood rings. Some special problems of tropical forests are discussed by Kira and Ogawa in this volume. Extension of net production methods to such forests may entail (cf. Müller and Nielsen, 1965; Kira *et al.*, 1964, 1967; Kira and Shidei, 1967; Hozumi *et al.*, 1969a): (1) Sample quadrats in which the growth and death of trees are followed through a year or a longer period, with measurements of the increase in diameter (and if possible, height) of the individual trees during this period. (2) Dimension analysis of trees for biomass relations to diameter (and height), at least. (3) Calculation from regressions, of the stem and branch biomass of the trees in the sample quadrat at the beginning and at the end of the study period. Subtraction of these values to determine stem production (partitioned if possible between wood and bark) and increase in branch (wood and bark) mass. (4) Addition to the latter value of branch wood and bark lost from the trees and collected as litter. (5) Estimation of root production either from the root/shoot biomass ratio times shoot production, or from the root mass increase during the study period with some correction for root loss. (6) Independent estimation of foliage production from litter collections corrected for loss, or from foliage biomasses and leaf turnover times for the species.

EVALUATION

In two studies using the Brookhaven approach through regressions, dispersions of production estimates were measured in sets of five standard 0.1 ha samples. In a set of spruce-fir samples in the Great Smoky Mountains (Whittaker, 1966) the coefficient of variation for the

most critical measurement, estimated volume increment, was 4.0 per cent, against higher values for basal area (15.8 per cent) and volume (23.0 per cent). The spruce-fir samples varied in volume because of the reproductive cycle—death of greater numbers of old and heavier reproduction of young trees in some samples than in others. The relation of wood radial increment to stand density implied, however, that volume increments in these sets of stands were convergent despite differences in volume. These results may support the effectiveness of the quadrat measurements for production estimation. The Brookhaven oak-pine samples (Whittaker and Woodwell, 1969) differed visibly in volume growth since the last fire, and a wider dispersion of estimated volume increments (CV=11.8 per cent) probably represents place-to-place difference in habitat expressed in growth rate.

The treatment in terms of double logarithmic regressions has the virtue that a great variety of dimensional relations are reduced to straight lines fitted by equations of the form, $\log y = A + B \log x$. While the logarithmic approach to these allometric relations is almost inescapable for mixed age forests, statistical aspects of the treatment are subject to question (Zar, 1968; Hadley, 1969; Baskerville, 1970). In dealing with forest trees the dispersions of points about the regression lines, and consequently the probable errors of estimates for individual trees, are large. The logarithmic regressions of current twig and leaf production on DBH in *Pinus rigida* and *Quercus alba* at Brookhaven give coefficients of correlation of 0.98 and 0.96, but the estimates of relative error are 1.27 and 1.45 (Whittaker and Woodwell, 1968; cf. Bunce, 1968). The latter values imply expected departures of points from the line of the order of 21-27 per cent in the first case, 31-45 per cent in the second. (For a logarithmic regression the estimate of relative error of 1.27 implies a range from 1.27 y to $y/1.27$, hence from +27 per cent to -21 per cent, in the central part of the size distribution of trees.) Andersson (1970) has summed deviations from regressions for species in oak forest quadrats to estimate 95 per cent confidence limits of 3.5 to 6.5 per cent for biomass values, 6.5 to 9.7 per cent for production values. Baskerville (1970) considers a source of, and control of, systematic error in the use of logarithmic regressions; corresponding to the relation between the arithmetic and the geometric (logarithmic) means for trees in the stand, the true biomass value may exceed the regression estimate by 10 to 20 per cent.

Experience suggests certain cautions. First, there is a tendency to select vigorously growing trees of good form for the dimension analysis, unless this tendency is consciously counteracted. The preference for "good" sample trees implies overestimation of production when regression from these trees are applied to field quadrat data. Second, the largest errors probably result from regressions applied to the largest trees in the samples (Ogawa *et al.*, 1965, Whittaker and Woodwell, 1968). The largest tree of a set chosen for dimension analysis has an effect on

the slope of the regression line disproportionate to that of individual smaller trees. If, from the population of large trees in the stand, the majority of them senescent or with partly broken crowns, as particularly "good" individual has been chosen, the slope of the regression as it extends to larger tree sizes is strongly influenced by this individual. The production estimates for the few large trees in the sample quadrat will be overestimates for most of these trees. It is thus important that errors of estimation for large trees be controlled by some means: (a) selection for dimension analysis of large trees of as typical condition for their size range as possible, (b) correction by individual tree condition of the production estimates for senescent large trees in the sample quadrat, or (c) use of a hyperbolic equation (Ogawa *et al.*, 1965; Yoda, 1968) which for large trees better fits the relation of foliage mass and production to woody mass and volume.

Third, some sources of error may be reduced by using dimensions other than DBH alone as independent variables. The relative errors of estimate do not show consistent advantage for regressions using dimensionally related variables (e.g., leaf surface on conic surface, branch weight on stem weight or volume) over regressions using DBH as independent variable. Other independent variables may have some advantage, however, for their better expression of individual differences in trees. Stem and branch weight of a tree with a broken top may be less widely overestimated if the independent variable is parabolic volume or D^2H rather than DBH. Stem wood and branch production of a suppressed or senescent tree with narrow wood rings may be better calculated using estimated volume increment as independent variable than using DBH or D^2H . When regressions based on sample trees from one forest stand are applied to another stand, the latter stand may differ in the relation of height to diameter (Hozumi *et al.*, 1969a) and in mean wood radial increment for trees of a given size. The calculations for the second stand may be less in error if the biomass estimates are based on an independent variable expressing tree height (parabolic volume or D^2H), and the production estimates on an independent variable expressing wood growth rate (estimated volume increment).

We may, finally, comment on results from parallel calculations of biomass and production of a given quadrat sample from different regressions. For biomass estimates it is possible to construct and use with fair success regressions for biomass on DBH or parabolic volume that combine data from a number of species (Ogawa *et al.*, 1965; Kira and Shidei, 1967; Whittaker and Woodwell, 1968; Yoda, 1968; Bunce, 1968; Hozumi *et al.*, 1969a). Such biomass regressions are largely consistent within growth-forms (needle-leaved evergreen, broad-leaved evergreen, and broad-leaved deciduous trees) but differ somewhat between these growth-forms (Yoda, 1968). Differences in slope of regressions have been shown also for a given species or growth-form in

different environments (Satoo, 1962; Bunce, 1968), but it may be reasonable to estimate biomass of a quadrat sample from regressions for other tree populations of similar growth form. For production estimates, however, values for a given plant fraction may show wide variation when based on either (a) different independent variables for regressions calculated from the same dimension analysis sample, or (b) regressions using the same independent variable, calculated from dimension analysis samples for different, but apparently similar, tree populations. Results of parallel calculations of production from different regressions are not reassuring on the reliability of production estimates that are not based on directly appropriate dimension analysis samples with due care regarding possible sources or error in the use of these.

Further research into the method is clearly needed. Apart from the evident need for study of root and branch production estimation, there is need for research into the sources of error and the limits of confidence of the method. Results of this research may contribute to another objective—understanding of where the techniques of the method may be shortened. A production measurement which includes dimension analyses of sets of trees is laborious. There are diminishing returns from dimension analyses of additional plant populations, but study is needed on the extent to which production estimates—as distinguished from biomass estimates—can be based on interspecies regressions or on dimension analyses of populations different from those to which regressions are applied. Most of the regressions available are based on small to medium-sized trees, and these regressions cannot be extrapolated with confidence for application to large trees. Dimension analyses of large forest trees are needed, and in the future such analyses may include not only Young's (1965; Young *et al.*, 1964) whole-tree emphasis, but also measurements and regressions for production as well as biomass. Both foresters and ecologists may gain by such work, by which both merchantable timber and total forest production may be measured more accurately with a wide range of supporting information on forest dimensions. There is need finally for further study of the relation of net production to various forest dimensions and indices. The work in the Great Smoky Mountains has led to doubt of the validity of estimating production from any single index or dimension for the forest (Whittaker, 1966). It is not unlikely, however, that some combination of indices—say estimated volume increment with a correction for tree branching form and an independent estimate of foliage production—could give a satisfactory first estimate of forest production without the labour of dimension analysis.

Some labour is rewarding, and we feel the rewards of the intensive measurements and calculations of dimension analysis of woody plants have more than justified the labour. The virtue of the approach may be that, given the complexity of the forest community, it utilizes

this complexity to obtain a more effective estimate of net production, partitioned among species and plant organs, in a context of varied measurements of the forest community. The measurements may serve a variety of purposes (Whittaker and Woodwell, 1968), including determination of foliage mass and wood surface for gaseous exchange measurements (Whittaker and Woodwell, 1967), partitioning of net production, and hence of net nutrient movement, by plant organs, and ranking of species by production for dominance and diversity interpretation (Whittaker, 1965*b*, Whittaker and Woodwell, 1969). We may expect further advances in study of the functional design of forests using this and related systems of measurement.

FOREST PRODUCTION RESULTS

Some results from our work may be summarized, as background for the discussions that follow. The oak-pine forest at Brookhaven National Laboratory, Upton, New York, is now one of the most intensively studied forest communities in the world. Some dimensions of this community are given in Table 1, with comparative values for two climax forests in the Great Smoky Mountains. The Smokies values are based on forest sample measurements of Whittaker (1966) and production and biomass estimates from regressions of Shanks *et al.* (1961) and others, and production ratios.

The Brookhaven forest is a young stand of fire succession in which the roots of oaks have survived fires. The roots are older than the shoots they now support and more massive in comparison with the shoots that one might expect from root/shoot ratios in other forests. The youth and successional status of the Brookhaven forest is expressed also in its weighted mean age, high proportions of biomass and production in branches and foliage, low biomass accumulation ratio, and a net ecosystem production of 510 g/m²/yr. Measurements of carbon dioxide accumulation under inversions and other techniques (Woodwell and Bourdeau, 1965; Woodwell and Dykeman, 1966) have permitted us to work out a production balance for the forest (Woodwell and Whittaker, 1968; Whittaker and Woodwell, 1969):

Gross productivity	Plant respiration	Heterotroph respiration	Net ecosystem production
2 640	=1 450	+650	+540 dry g/m ² /yr.

Net primary productivity = 1 190 g/m²/yr.

We thus estimate that respiration by the trees amounts to 55 per cent of gross productivity. The ratio of total respiration to gross productivity is about 0.8 for this growing forest; corresponding values for the climax forests are presumably 1.0. The canopy is less dense, light penetration greater, and shrub stratum production higher than in the other two forests. The bark surface

TABLE 1. Net production and related dimensions of temperate-zone forests: (a) a young oak-pine forest at Brookhaven National Laboratory, Long Island, New York (data from an intensive study of Whittaker and Woodwell 1968, 1969); (b) a deciduous cove forest at 1,310 m elevation; and (c) a spruce-fir forest at 1,800 m elevation, Great Smoky Mountains, Tennessee (field measurements and estimates of Whittaker 1966, samples 23 and 29)

	Oak-pine forest		Cove forest		Spruce-fir forest	
	Net production	Biomass	Net production	Biomass	Net production	Biomass
Totals, net production (g/m ² /yr) and biomass (kg/m ²), dry matter, for:						
Trees	1 060.0	9.7	1 300.0	57.8	1 175.0	39.6
Shrubs	130.0	0.46	2.6	0.01	33.0	0.14
Herbs	6.0	0.01	75.0	0.12	44.0	0.06
Thallophytes		<0.01		0.02		0.04
Percentage of totals for trees in:						
Stem wood	14.0	36.1	33.0	67.0	31.9	64.0
Stem bark	2.5	8.4	3.9	6.0	3.7	6.5
Branch wood and bark	23.3	16.9	17.0	12.8	15.2	10.0
Leaves	33.1	4.2	30.7	0.7	31.0	3.4
Fruits and flowers	2.1	0.2	1.9	0.03	2.2	0.1
Roots	25.0	34.2	13.5	13.5	16.0	16.0
Biomass accumulation ratio	8.5		43.5		31.9	
Weighted mean tree age, yr	43.3		222.0		161.—	
Weighted mean tree height, m	7.6		34.0		21.3	
Basal area, wood and bark, m ² /ha	15.6		54.2		55.6	
Basal area (wood) increment, m ² /ha/yr	0.356		0.445		0.54	
Mean wood radial increment, mm/yr	0.86		0.73		0.96	
Estimated volume increment, cm ³ /m ² /yr	159.0		547.0		534.—	
Parabolic stem wood volume estimate, m ³ /ha	70.0		851.0		547.—	
Conic stem wood surface estimate, m ² /m ²	0.21		0.50		0.52	
Stem bark area ratio, m ² /m ²	0.30		0.6		0.—	
Branch bark area ratio, m ² /m ²	1.2		1.6		—.—	
Leaf area ratio, m ² /m ²	3.8		6.2		14.8	
Chlorophyll, g/m ²	1.9		2.2		3.0	
Tree stratum individual-point coverage, per cent	126.0		268.0		168.—	
Light penetration to ground, per cent	5.9		0.2		1.4	

value is smaller than that of the cove forest, and we estimate that about one-quarter of the light absorption in the Brookhaven forest in summer is by bark surfaces, the remainder by foliage (Whittaker and Woodwell, 1967, 1969). In many of its dimensions the Brookhaven stand resembles the forests under intensive study in Belgium by Duvigneaud (1968, Duvigneaud and Denaeyer-De Smet, 1968; Galoux, and Duvigneaud and Ambroes in this volume).

A principal result from production estimates in the Great Smoky Mountains (Whittaker, 1966) was the evidence that net productions of many types of climax forests of more favourable environments converge on values in the range of 1200-1500 dry g/m²/yr. Values for unstable temperate forests and plantations converge on the same range when these are averaged through a long period of growth (Boysen-Jensen, 1932; Burger, 1940; Möller, 1945, 1947; Satoo *et al.*, 1956; Ovington

and Pearsall, 1956; Ovington and Magdwick, 1959a, b; Ovington *et al.*, 1963; Schlenker, 1962; Satoo and Senda, 1966; Satoo, 1966; Duvigneaud, 1968; Duvigneaud and Denaeyer-De Smet, 1968). Unstable forests may have much higher peak productions (Ovington, 1957; Will, 1964; Tadaki *et al.*, 1963; Tadaki, 1965b; Whittaker, 1966; Satoo, 1968a, b; Miller and Matte in this volume). Because of the variation of production with age, unstable forests cannot be compared to determine effects of environment on productivity unless the stands are carefully chosen for comparison or are averaged through comparable periods of growth. The relation of net production by climax stands to elevation in the Great Smoky Mountains is shown in Fig. 1. In more mesophytic situations evergreen and deciduous forests have similar productivities over a wide range of elevations. At high elevations, however, the adaptive advantage of the evergreen, subalpine, spruce-fir forests

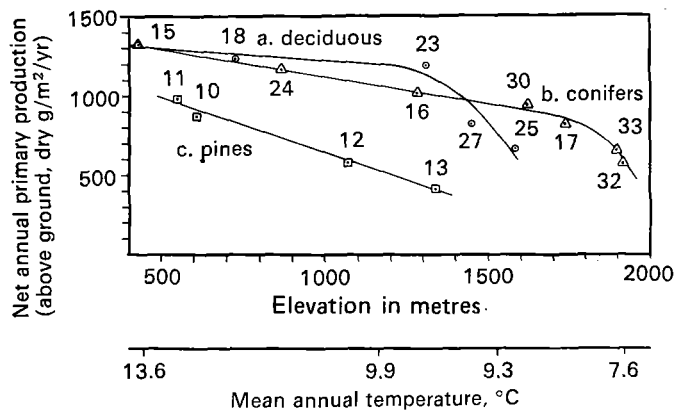


FIG. 1. Relation of net primary production to elevation in forests in the Great Smoky Mountains, Tennessee. (a) Circles, mesophytic broad-leaved deciduous forests (cove forests and high-elevation beech and oak forests); (b) triangles, mesophytic needle-leaved evergreen forests (hemlock forests and high-elevation spruce-fir forests); (c) squares, xerophytic pine forests and pine heaths. Production data from Whittaker (1966); the sample numbers for that study are indicated by the points. Temperature data from Shanks (1954).

is expressed in their higher productivity. Production of pine forests and pine heaths of xerophytic situations decreases more rapidly with increasing elevation.

For elevations below 1400 m and more mesophytic environments one may generalize about dimensions of mature, climax forests (Whittaker, 1966, see also Olson, and Kira and Ogawa, in this volume): basal areas of 50-64 m²/ha and basal area increments of 0.3-0.6 m²/ha/yr mean tree heights of 20-35 m, stem wood volumes (parabolic estimate) of 750-900 m³/ha and estimated wood volume increments of 530-590 cm³/m²/yr, above-ground biomasses at 400-600 t/ha and above-ground net primary production of 1000-1200 g/m²/yr, and biomass accumulation ratios of 40-50. The forests are further convergent in: foliage productivities of 320-420 g/m²/yr, leaf area indices of 4-6 m²/m² for deciduous and 12-15 m²/m² for evergreen stands, individual-point coverages for all strata of 300-400 per cent, and reduction of light intensity to 7.5 per cent or less of incident sunlight above the field layer and to 1.5 per cent or less at ground level. Mature Asiatic forest from subtropical to cool temperate climates, as studied in recent Japanese work (Yoda, 1968; Hozumi *et al.*, 1969a; Kira and Ogawa in this volume), are convergent with these American forests in many of their dimensions. Some temperate forests, notably the coastal *Sequoia* forests, much exceed some of these dimensions; and some tropical rainforests probably exceed them.

With such special cases aside, however, the ranges given may represent a "normal" design for climax

forests of favourable temperate environments. It is likely that the dimensions are interlinked in various ways, and that the normal production range is set by no single dimension but is part of a pattern of relationships. Light absorption by leaf and bark surfaces may imply decreasing advantage in foliage production above 320-420 g/m²/yr; this leaf production affects rate of nutrient turnover, and leaf surface areas, with efficiencies of 200-300 g production per m² of leaf (75-100 g/m² for evergreen stands) give productivities of 1200-1500 g/m²/yr, the greater part of which is spread over a cambial surface of 1.5-2.5 m²/m², with a mean wood and bark thickness increment of the order of 0.5 mm/yr (a lower value than the mean breast height increments given in Table 1). As cambial surface increases with growth of the forest, the ratio of respiratory to photosynthetic tissue increases; both the cambial surface range and the biomass range of 400-600 t/ha may represent the range in which the balance shifts to the disadvantage of an aging tree and may limit sizes of trees and thereby dimensions of most temperate forests (Whittaker, 1966; Whittaker and Woodwell, 1967).

Net primary productivities of shrub communities (heath balds) in the Smokies were 230-980 g/m²/yr above ground, probably 300-1300 g/m²/yr above and below ground (Whittaker, 1963). Productivities of woodlands (as communities of small trees in open growth) were 180-870 g/m²/yr above ground (Whittaker, 1966; Whittaker and Woodwell, 1969), probably 250-1200 g/m²/yr above and below ground. There is thus wide overlap in ranges of productivities for temperate woodlands, shrublands, and grasslands with one another and with less productive forests.

Table 2 summarizes available measurements and estimates for net productivity and biomass of major biome-types. Terrestrial data are from various sources including our own work, Odum and Odum (1959), Lieth (1962), Newbould (1963), Westlake (1963), and Rodin and Bazilevich (1966, 1967, 1968). The ranges do not include some extreme values, and the totals estimated are lower than those of Bowen (1966); the high values selected by Westlake (1963) are considered misleading if treated as typical values.

The over-all efficiency of net primary production relative to incident sunlight energy in the visible range for the earth's surface is calculated as 0.25 per cent. The efficiency of gross primary productivity should be around twice this value. A point of interest is the high proportion of world productivity that is carried out by forests, probably a larger fraction than that of the whole of the great expanse of the seas. This point may emphasize the importance of the IBP research on forests represented in this symposium for understanding the function of ecosystems and the dimensions of the living resources of the world.

TABLE 2. Net primary production and plant biomass for major ecosystems and for the earth's surface. Prepared by R. H. Whittaker and G. E. Likens from various sources (Whittaker, 1970, cf. Bowen, 1966, Rodin and Bazilevich, 1968, Ryther, 1963, Strickland, 1965) and estimates

	Area (10 ³ km ²)	Net primary productivity, per unit area (dry g/m ² /yr)		World net primary production (10 ⁹ dry tons)	Biomass per unit area (dry kg/m ²)		World biomass (10 ⁹ dry tons)
		Normal range	Mean		Normal range	Mean	
Lake and stream	2	100-1 500	500	1.0	0-0.1	0.02	0.04
Swamp and marsh	2	800-4 000	2 000	4.0	3-50	12	24
Tropical forest	20	1 000-5 000	2 000	40.0	6-80	45	900
Temperate forest	18	600-3 000	1 300	23.4	6-200	30	540
Boreal forest	12	400-2 000	800	9.6	6-40	20	240
Woodland and shrubland	7	200-1 200	600	4.2	2-20	6	42
Tropical savanna	15	200-2 000	700	10.5	0.2-15	4	60
Temperate grassland	9	150-1 500	500	4.5	0.2-5	1.5	14
Tundra and alpine	8	10-400	140	1.1	0.1-3	0.6	5
Desert scrub	18	10-250	70	1.3	0.1-4	0.7	13
Extreme desert, rock and ice	24	0-10	3	0.07	0-0.2	0.02	0.5
Agricultural land	14	100-4 000	650	9.1	0.4-12	1	14
<i>Total land</i>	149		730	109.0		12.5	1 852.0
Open ocean	332	2-400	125	41.5	0-0.005	0.003	1
Continental shelf	27	200-600	350	9.5	0.001-0.04	0.01	0.3
Attached algae and estuaries	2	500-4 000	2 000	4.0	0.04-4	1	2
<i>Total ocean</i>	361		155	55.0		0.009	3.3
TOTAL FOR EARTH	510		320	164.0		3.6	1 855

Résumé

Mesure de la productivité primaire nette de la forêt (R.H. Whittaker et G.M. Woodwell)

Pour la mesure de la productivité primaire nette de la forêt, on peut envisager trois approches principales:

1. Celle de l'arbre moyen, principalement applicable aux plantations équiennes, et dans laquelle les valeurs de la biomasse et de la productivité obtenues sur un arbre de dimensions moyennes sont multipliées par le nombre d'arbres par unité de surface. Les causes d'erreur varient selon les critères utilisés pour définir l'arbre moyen et selon la régularité des plantations. On réduit les erreurs à des proportions tolérables (5-10%) si la dimension choisie pour l'arbre moyen est le volume du tronc (Baskerville, 1965).

Si l'on dispose de plusieurs plantations équiennes de la même espèce, établies sur des sites similaires, mais d'âges différents, les différences de biomasse divisées par la différence d'âge fournissent, après corrections diverses, des valeurs de productivité.

2. Celle des rapports de productivité, dans laquelle des mesures qui expriment la productivité (poids sec de parties coupées du sous-étage, poids sec des parties aériennes de la strate au sol, incrément des arbres en

volume) sont multipliées par le rapport qu'elles présentent avec la productivité nette; Whittaker a ainsi mis en évidence des rapports entre le volume parabolique (VP = moitié de la surface basale à 1,3 mètre × hauteur de l'arbre) et la biomasse aérienne de l'arbre, entre l'incrément estimé en volume (EVI = moitié de l'incrément annuel de la surface basale à 1,3 mètre × hauteur de l'arbre) et la productivité.

Ces rapports varient avec l'âge et l'environnement, mais leur précision est suffisante pour qu'on les applique à des forêts d'âges mélangés où les dimensions des arbres sont si variables que la méthode de l'arbre moyen est hasardeuse.

3. Celle de la régression (analyse de dimensions), dans laquelle des régressions logarithmiques de la productivité sur le DBH, l'EVI ou autres dimensions sont appliquées à des mesures de ces dimensions effectuées dans des carrés d'essai (quadrats). Il est presque nécessaire d'utiliser cette approche dans le cas de forêts mélangées d'arbres d'âges et d'espèces variés.

Analyse de dimensions des forêts mélangées. Les trois approches énumérées ci-dessus dépendent des mesures effectuées sur des échantillons d'arbres et d'arbustes.

Le système d'analyse de dimensions de plantes ligneuses, qu'applique le Laboratoire national de Brookhaven (New York), constitue l'approche la plus poussée pour mesurer la productivité.

L'analyse donne, en même temps que des valeurs d'arbres moyens et de rapports de productivité, des régressions de la productivité sur le DBH, l'EVI, le VP et la surface conique (moitié de la circonférence à 1,3 mètre × hauteur) comme variables indépendantes. Le système est conçu de manière à utiliser la complexité de structure des arbres et des forêts pour obtenir une large gamme de mesures de productivité.

En pratique, la méthode passe par les étapes suivantes (détaillées dans le texte):

1. Mesures de terrain sur des peuplements forestiers.
2. Calculs effectués sur ces mesures, et donnant par exemple l'aire basale, le volume parabolique, la surface conique, l'incrément de l'aire basale, l'EVI, etc.
3. Analyse de terrain d'arbres-échantillons abattus. Échantillonnage de troncs (découpés en billons), branches, racines, feuilles.
4. Calculs sur arbres-échantillons.

La productivité du bois de tronc est calculée directement à partir du rapport de l'incrément annuel à la section moyenne de chaque billon, rapporté lui-même au poids sec du bois du billon.

La productivité d'écorce peut être estimée à partir du même rapport (incrément / poids total du bois) rapporté au poids d'écorce du billon.

La productivité du bois et de l'écorce des branches est estimée par la relation :

$$\frac{bw}{a}$$

où w est le poids sec de la branche, a son âge et b une constante calculée à partir de la régression logarithmique poids sec / âge des branches.

La productivité des rameaux de l'année et celle des feuilles sont obtenues directement à partir des valeurs de biomasse.

L'estimation de la productivité des racines est basée sur la supposition que le rapport productivité/biomasse est le même pour le système des racines que pour celui des axes aériens. Cependant, le rapport productivité et biomasse des racines / productivité et biomasse des organes aériens tend à décroître avec l'âge et la dimension des arbres.

5. Calculs totaux. Des valeurs pour arbres moyens, des rapports de productivité, des régressions logarithmiques sont établies pour l'ensemble des arbres-échantillons, avec estimations d'erreur relative.

6. Application aux données du peuplement (obtenues en 1 et 2). Les régressions permettent de calculer pour chaque arbre du quadrat choisi sa biomasse, sa productivité, son volume et sa surface probables. On fait alors la somme pour la surface choisie, et on rapporte à l'unité de surface.

Le choix de la variable indépendante est important; on recommande:

Le volume parabolique pour les calculs du volume et de la biomasse des troncs, de la productivité des pousses annuelles des feuilles;

L'EVI pour la productivité du bois et de l'écorce des troncs et branches;

La surface conique pour le calcul de la surface des troncs et branches.

La méthode donne une estimation effective de la productivité nette des forêts, mais ses limitations statistiques n'ont pas été étudiées de manière appropriée.

Évaluation. Les auteurs discutent les erreurs relatives (souvent importantes) de la méthode d'analyse de dimensions et leurs causes. Ils suggèrent certaines précautions, par exemple: ne pas sélectionner des arbres de bonne forme à croissance vigoureuse; se défier des arbres les plus grands, qui peuvent fausser les courbes; ne pas considérer le DBH comme seule variable indépendante (voir plus haut).

Ils font des commentaires sur les résultats de calculs parallèles de biomasse et de productivité par différentes régressions dans le même quadrat forestier.

Résultats quant à la productivité forestière. La forêt de *Quercus-Pinus* du Laboratoire national de Brookhaven, à Upton, New York, est une des forêts les plus étudiées dans le monde. Le tableau 1 (voir aussi Duvigneaud, dans ce volume, fig. 10) donne un certain nombre de dimensions de cette forêt, avec comparaison à deux climats forestiers des Great Smoky Mountains.

La forêt de *Quercus-Pinus* de Brookhaven est une forêt jeune sur sable, succédant à une phase de destruction par le feu, et sa productivité primaire nette est de 1 190 grammes de matière sèche par mètre carré et par an.

Bilan de la productivité (g/m²/an)

Productivité brute	=	Respiration des plantes	+	Respiration des hétérotrophes	+	Productivité nette de l'écosystème
2640	=	1450	+	650	+	540

Le rapport de la respiration totale à la productivité brute est de 0,8. Il doit être de 1 dans une forêt climax où la productivité de l'écosystème est voisine de 0.

Un quart de l'absorption de la lumière, en été, est dû aux écorces; les trois autres quarts aux feuilles.

Dans des types de forêts climax, avec un environnement plus favorable, la productivité converge vers les valeurs de 1 200-1 500 g/m²/an. Les valeurs de forêts tempérées ou de plantations instables convergent vers les mêmes chiffres si ces forêts sont entretenues dans une longue période de croissance. Les forêts instables peuvent avoir des pics de production beaucoup plus élevés (productivité variant avec l'âge) et il est difficile de les utiliser dans des comparaisons ayant en vue la détermination des effets de l'environnement sur la productivité.

Les relations de la productivité primaire nette de divers peuplements climaciques des Smoky Mountains avec l'altitude sont données dans la figure 1.

Dans des conditions mésophytiques (États-Unis, Europe, Japon), les forêts caducifoliées ou d'evergreen ont des productivités similaires dans une grande amplitude d'élévations. Voici un aperçu des dimensions importantes de ce type de forêts tempérées climax:

Hauteur moyenne des arbres: 20-35 mètres

Surface terrière: 50-64 m²/ha

Incrément de la surface terrière : 0,3-0,6 m²/ha/an

Volume du bois du tronc: 700-900 m³/ha

Incrément de ce volume: 530-590 cm³/m²/an

Biomasse au-dessus du sol: 400-600 t/ha

Productivité primaire nette des organes ligneux au-dessus du sol: 1000-1200 g/m²/an

Productivité foliaire: 320-420 g/m²/an

Index foliaire décidu: 4-6 m²/m²

Index foliaire sempervirent: 12-15 m²/m²

Surface cambiale: 1,5-2,5 m²/m²

A haute altitude, cependant, les facultés supérieures

d'adaptation des forêts subalpines sempervirentes de *Picea* s'expriment par leur plus haute productivité. La productivité des pinèdes et landes à éricacées des stations xérophytiques décroît rapidement avec l'altitude.

Comme la surface cambiale augmente avec la croissance de la forêt, le rapport des tissus respiratoires aux tissus photosynthétiques augmente, limitant en fin de compte les dimensions de la forêt.

Productivité nette et biomasse de la biosphère. Le tableau 2 rassemble les mesures et estimations disponibles pour les principaux types d'écosystèmes. En extrapolant ces valeurs à la biosphère, Whittaker et Likens arrivent aux résultats suivants:

	Biomasse (10 ⁹ tonnes)	Productivité primaire nette (10 ⁹ tonnes)
Continents	1 852	109
Océans	3,3	55
TOTAL	1 855	164

Discussion

M. HADLEY. The production balances you give for the Brookhaven forest may, I think, be usefully compared with those given by Dr. Satchell for Meathop Wood in Britain. At Meathop, respiration by heterotrophs evidently represents less than 40 per cent of the net primary production, whilst at Brookhaven the equivalent relationship is apparently over 50 per cent. At Meathop, a long established, mixed deciduous woodland herbivore respiration accounts for less than 0.3 per cent of the total heterotroph respiration (7 kcal/m²/year out of 2,259 kcal/m²/year). Respiration figures do not of course necessarily give an accurate picture of the relative importance of herbivores and saprophages in ecosystem functioning, but they do give some idea of the occurrence of components of these two trophic levels. Though it is perhaps too early to draw inter-site comparisons, I wonder whether in the young oak-pine forest at Brookhaven you have any information on what proportion of the heterotroph respiration is attributable to herbivores, what to saprophages.

R. WHITTAKER. At present we have no very precise data on this in the Brookhaven forest, though I would expect the proportion of respiration by herbivores to respiration by saprophages to be in the same order of magnitude as that recorded at Meathop.

H. ELLENBERG. Le problème d'une meilleure productivité en altitude est important. La constatation en a été faite en Amérique du Sud. Cette observation est à rapprocher du fait que les forêts de conifères ont une productivité plus élevée en climat froid.

H. LIETH. The total land productivity figure presented in Table 2 of Dr. Whittaker's paper appears somewhat high. Some of the means seem very high, considering the vegetation units chosen.

Similar questions arise for the area size of the vegetation units. From my own experience, the total grasslands area figure is too low and the total forest area too large. The total productivity figure for the total land area represented in my map (Lieth, 1965) shows close to 40×10^9 t of carbon fixation annually. This would correspond to $90-100 \times 10^9$ t of dry matter, compared to 109×10^9 in Dr. Whittaker's Table 2.

L. RODIN fait quelques remarques sur le texte de Whittaker; il demande comment il a réalisé un échantillonnage adéquat.

R. WHITTAKER. En jouant sur le nombre et la dimension des carrés, on réussit à atteindre une précision de 10%.

G. BUDOWSKI. Raised the question of net primary productivity in tropical lowland forest versus tropical "middle elevation". It is claimed in particular by Dawkins that because of high respiration rates, the net primary productivity of lowland forest is actually lower than at somewhat higher elevation.

A. GALOUX intervient sur l'absorption des radiations photosynthétiquement actives par les écorces et les épiphytes. Bray a obtenu 10% chez *Picea armorica*; Whittaker obtient 25%. Dans la forêt de Virelles, en haute Belgique, entre 30 et 35% des RPA sont absorbés par la surface des écorces et par les épiphytes. Galloux demande à Whittaker: (a) la manière d'estimer son chiffre de 25%; (b) son avis sur la photosynthèse des rameaux chlorophylliens.

R. WHITTAKER: (a) avant et après l'émergence des feuilles; (b) on ne sait rien.

H. ELLENBERG. Relative to the problem of low and high productivity in lowland conditions (question of Budowski), it

must be said that photosynthesis is not very much dependent on temperature (broad optimum between 10 and 30°C). It is probable that Müller has worked in tropical Africa, on a forest type of especially low productivity.

A. DILMY. It is a pity that my data from Indonesia do not give the exact answer to the question raised by Dr. Ellenberg and Dr. Budowski. This is because our lowland forests grow on SiO₂ soil while the investigated forests which are at a high elevation grow on fertile volcanic soil.

C. TAMM estime que la productivité des forêts équatoriales est diminuée par de longues nuits chaudes. En Europe, les nuits sont courtes et fraîches.

E. MEDINA. In relation with the determination of net productivity of tropical forests, I would like to make some remarks on the estimation of respirational losses made by Müller *et al.* in Africa. They gave net production value of about 10 t/ha for an evergreen tropical forest. We arrive at the same value, but measuring only the litter production and organic matter turnover (with soil respiration) within a semi-evergreen forest in Venezuela. In that measurement the increment in woody biomass was not included. In comparing the two forests, I find that Müller's value is too low for an evergreen forest, perhaps due to an over-estimation of the respirational losses.

R. WHITTAKER répète que la productivité des forêts tropicales n'est pas aussi forte qu'on le croit généralement.

P. KESTEMONT demande comment Whittaker envisage le problème du bois mort dans une étude de production primaire d'un écosystème forestier.

R. WHITTAKER. Deux problèmes sont à envisager, celui de la masse et celui du transfert.

En étudiant la masse, nous distinguons 5 postes différents: les branches partiellement mortes, les branches mortes, le bois mort tombé au sol, les arbres (troncs et grosses branches) morts debout ainsi que ceux tombés au sol.

Pour chacun de ces postes, un système de régressions permet une estimation de la "biomasse" de ces organes ou individus ligneux, avant leur mort.

Pour l'étude de la vitesse de transfert, nous envisageons séparément branches et troncs. Il est admis qu'il existe une relation d'équilibre entre la transformation de branches vivantes en branches mortes et la chute de branches mortes au niveau du sol. Ces branches mortes sont recueillies à leur chute dans des trappes à litière, à intervalles de temps réguliers. L'âge des troncs morts est estimé. La masse des troncs morts debout est divisée par cet âge; un taux de conversion permet le passage du poids de matière morte à celui de la matière correspondant à l'état vivant. Quant aux troncs morts tombés, on suppose que la vitesse de leur chute est égale à la vitesse avec laquelle ils meurent.

Bibliography/Bibliographie

- ANDERSSON, F. 1970. Ecological studies in Scanian woodland and meadow area. Southern Sweden. II. Plant biomass, primary productivity and turnover of organic matter. *Bot. Notiser*, vol. 123, p. 8-51.
- ATTIWILL, P. M. 1962. Estimating branch dry weight and leaf area from measurements of branch girth in Eucalyptus. *For. Sci.*, vol. 8, p. 132-41.
- . 1966. A method for estimating crown weight in Eucalyptus and some implications of relationships between crown weight and stem diameter. *Ecology*, vol. 47, p. 795-804.
- ATTIWILL, P. M.; OVINGTON, J. D. 1968. Determination of forest biomass. *For. Sci.*, vol. 14, p. 13-5.
- BASKERVILLE, G. L. 1965a. Dry matter production in immature balsam fir stands. *For. Sci. Monogr.*, no. 9, p. 1-42. (With French summary.)
- . 1965b. Estimation of dry weight of tree components and total standing crop in conifer stands. *Ecology*, vol. 46, p. 867-9.
- . 1970. Use of the logarithmic equation in the estimation of plant biomass. (Manuscript.)
- BOYSEN-JENSEN, P. 1932. *Die Stoffproduktion der Pflanzen*. Jena, Fischer. 108 p.
- BOWEN, H. J. M. 1966. *Trace elements in biochemistry*, London, New York, Academic Press. 241 p.
- BRAY, J. R. 1961. Measurement of leaf utilization as an index of minimum level of primary consumption. *Oikos*, vol. 12, p. 70-4.
- . 1963. Root production and the estimation of net productivity. *Canad. J. Bot.*, vol. 41, p. 65-72.
- . 1964. Primary consumption in three forest canopies. *Ecology*, vol. 45, p. 165-7.
- BRAY, J. R.; DUDKIEWICZ, L. A. 1963. The composition, biomass and productivity of two *Populus* forests. *Bull. Torrey Bot. Cl.*, vol. 90, p. 298-308.
- BRAY, J. R.; GORHAM, E. 1964. Litter production in forests of the world. *Adv. ecol. Res.*, vol. 2, p. 101-57. London, New York, Academic Press.
- BUNCE, R. G. H. 1968. Biomass and production of trees in a mixed deciduous woodland. I. Girth and height as parameters for the estimation of tree dry weight. *J. Ecol.*, vol. 56, p. 759-75.
- BURGER, H. 1940. Holz, Blattmenge und Zuwachs. IV. Ein 80-jähriger Buchenbestand. *Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw.*, Zürich, vol. 21, no. 2., p. 307-48. (With French summary.)
- . 1945. Holz, Blattmenge, und Zuwachs. VII. Die Lärche. *Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw.*, Zürich, vol. 24, no. 1, p. 7-103. (With French summary.)
- CABLE, D. R. 1958. Estimating surface area of ponderosa pine foliage in central Arizona. *For. Sci.*, vol. 4, p. 45-9.
- DUNCAN, W. G.; LOOMIS, R. S.; WILLIAMS, W. A.; HANAU, R. 1967. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia*, vol. 38, p. 181-205.
- DUVIGNEAUD, P. 1968. Aperçu sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, vol. 101, p. 111-26.
- DUVIGNEAUD, P.; DENAEYER-DE SMET, S. 1968. Biomasses, productivity and mineral cycling in deciduous mixed forests

- in Belgium. In: Young, H. E. (ed.), *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 167-86. Orono, University of Maine.
- GHILAROV, M. S.; KOVDA, V. A.; NOVICHKOVA-IVANOVA, L. N.; RODIN, L. E.; SVESHNIKOVA, V. M. (eds.) 1968. *Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms*. Leningrad, U.S.S.R. Academy of Sciences. 240 p.
- HAFLEY, W. L. 1969. Calculation and miscalculation of the allometric equation reconsidered. *BioScience*, vol. 19, p. 974-5, 983.
- HOZUMI, K.; YODA, K.; KOKAWA, S.; KIRA, T. 1969a. Production ecology of tropical rain forests in southwestern Cambodia. I. Plant biomass. *Nature and life in Southeast Asia*, vol. 6, p. 1-51.
- HOZUMI, K.; YODA, K.; KIRA, T. 1969b. Production ecology of tropical rain forests in southwestern Cambodia. II. Photosynthetic production in an evergreen seasonal forest. *Nature and life in Southeast Asia*, vol. 6, p. 57-81.
- KABAYA, H.; IKUSIMA, I.; NUMATA, M. 1964. Growth and thinning of *Pinus Thunbergii* stand—ecological studies of coastal pine forest, I. *Bull. Choshi Mar. Lab., Chiba Univ.*, vol. 6, p. 1-26. (In Japanese, with English summary.)
- KIMURA, M. 1963. Dynamics of vegetation in relation to soil development in northern Yatsugatake Mountains. *Jap. J. Bot.*, vol. 18, p. 255-87.
- . 1969. Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. VII. Analysis of production processes of young *Abies* stand based on the carbohydrate economy. *Bot. Mag., Tokyo*, vol. 82, p. 6-19. (Japanese summary.)
- KIMURA, M.; MOTOTANI, I.; HOGETSU, K. 1968. Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. VI. Growth and dry matter production of young *Abies* stand. *Bot. Mag., Tokyo*, vol. 81, p. 287-96. (Japanese summary.)
- KIRA, T.; OGAWA, H. 1968. Indirect estimation of root biomass increment in trees. In: Ghilarov, Kovda, Novishkova-Ivanova, Rodin and Sveshnikova (eds.), *Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms*, p. 96-101. Leningrad, U.S.S.R. Academy of Sciences.
- KIRA, T.; OGAWA, H.; YODA, K.; OGINO, K. 1964. Primary production by a tropical rain forest of southern Thailand. *Bot. Mag., Tokyo*, vol. 77, p. 428-9.
- . 1967. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. IV. Dry matter production, with special reference to the Khao Chong rain forest. *Nature and life in Southeast Asia*, vol. 5, p. 149-74.
- KIRA, T.; SHIDEI, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, vol. 17, p. 70-87.
- KIRA, T.; SHINOZAKI, K.; HOZUMI, K. 1969. Structure of forest canopies as related to their primary productivity. *Plant Cell Physiol.*, vol. 10, p. 129-42.
- KITTREDGE, J. 1944. Estimation of the amount of foliage of trees and stands. *J. For.*, vol. 42, p. 905-12.
- . 1945. Some quantitative relations of foliage in the chaparral. *Ecology*, vol. 26, p. 70-3.
- KUROIWA, S. 1960a. Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. IV. Some physiological functions concerning matter production in young *Abies* trees. *Bot. Mag., Tokyo*, vol. 73, p. 133-41. (Japanese summary.)
- . 1960b. Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. V. Intraspecific competition and productivity difference among tree classes in the *Abies* stand. *Bot. Mag., Tokyo*, vol. 73, p. 165-74. (Japanese summary.)
- . 1968. A new calculation method for total photosynthesis of a plant community under illumination consisting of direct and diffused light. In: F. E. Eckardt (ed.), *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 391-8. Paris, Unesco. (Natural resources research, V.) (In English with French summary.)
- LIETH, H. 1962. Stoffproduktionsdaten. In: Lieth, H. (ed.) *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*, p. 117-27. Stuttgart, Fischer.
- . 1968. The determination of plant dry-matter production with special emphasis on the underground parts. In: F. E. Eckardt (ed.), *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 179-86. Paris, Unesco. (Natural resources research, V.) (In English with French summary.)
- MILLER, W. E. 1965. Number of branchlets on red pine in young plantations. *For. Sci.*, vol. 11, p. 42-9.
- MÖLLER, C. Mar. 1945. Untersuchungen über Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes. *Forstl. Forsøgsv. Danm.*, vol. 17, no. 145, p. 1-287. (In English with Danish summary.)
- . 1947. The effect of thinning, age, and site on foliage, increment, and loss of dry matter. *J. For.*, vol. 45, p. 393-404.
- MÖLLER, D.; MÜLLER, D.; NIELSEN, J. 1954a. Loss of branches in European beech. *Forstl. Forsøgsv. Danm.*, vol. 21, p. 253-71.
- . 1954b. Graphic presentation of dry matter production of European beech. *Forstl. Forsøgsv. Danm.*, vol. 21, p. 327-35.
- MONK, C. D. 1966a. Root-shoot dry weights in loblolly pine. *Bot. Gaz.*, vol. 127, p. 246-8.
- . 1966b. Ecological importance of root-shoot ratios. *Bull. Torrey Bot. Cl.*, vol. 93, p. 402-6.
- MONSI, M. 1968. Mathematical models of plant communities. In: F. E. Eckardt (ed.), *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 131-49. Paris, Unesco. (Natural resources research, V.) (In English with French summary.)
- MONSI, M.; SAEKI, T. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, vol. 14, p. 22-52.
- MÜLLER, D.; NIELSEN, J. 1965. Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. *Forstl. Forsøgsv. Danm.*, vol. 29, p. 69-160. (Danish summary.)
- NEWBOULD, P. J. 1963. Production ecology. *Sci. Progr.*, vol. 51, p. 93-104.
- . 1967. *Methods for estimating the primary production of forests*. Oxford and Edinburgh, Blackwell. 62 p. (International Biological Programme, Handbook no. 2.)
- . 1968. Methods of estimating root production. In: F. E. Eckardt (ed.), *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 187-90. Paris, Unesco. (Natural resources research, V.) (In English with French summary.)
- NOMOTO, N. 1964. Primary productivity of beech forest in Japan. *Jap. J. Bot.*, vol. 18, p. 385-421.
- ODUM, E. P.; ODUM, H. T. 1959. *Fundamentals of ecology*, 2nd edit., Philadelphia, Saunders. 546 p.
- OGAWA, H.; YODA, K.; KIRA, T. 1961. A preliminary survey on the vegetation of Thailand. *Nature and life in Southeast Asia*, vol. 1, p. 21-157.
- OGAWA, H.; YODA, K.; OGINO, K.; KIRA, T. 1965. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation

- in Thailand. II. Plant biomass. *Nature and life in Southeast Asia*, vol. 4, p. 49-80.
- OGINO, K.; MORITA, M.; SHIDEI, T. 1967. Branch dry weight and its growth. (I). *Bull. Kyoto Univ. For.*, vol. 39, p. 79-90. (In Japanese with English summary.)
- OLSON, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, vol. 44, p. 322-31.
- . 1964. Gross and net production of terrestrial vegetation. *J. Ecol.*, vol. 52 (Suppl.), p. 99-118.
- OVINGTON, J. D. 1956. The form, weights and productivity of tree species grown in close stands. *New Phytol.*, vol. 55, p. 289-304.
- . 1957. Dry-matter production by *Pinus silvestris* L. *Ann. Bot.*, N.S., vol. 21, p. 287-314.
- . 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Adv. ecol. Res.*, vol. 1, p. 103-92.
- . 1963. Flower and seed production. A source of error in estimating woodland production, energy flow and mineral cycling. *Oikos*, vol. 14, p. 148-53.
- . 1965. Organic production, turnover and mineral cycling in woodlands. *Biol. Rev.*, vol. 40, p. 295-336.
- OVINGTON, J. D.; HEITKAMP, D.; LAWRENCE, D. B. 1963. Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oakwood, and maize field ecosystems in central Minnesota. *Ecology*, vol. 44, p. 52-63.
- OVINGTON, J. D.; HEITKAMP, D. 1959a. Distribution of organic matter and plant nutrients in a plantation of Scots pine. *For. Sci.*, vol. 5, p. 344-55.
- . 1959b. The growth and composition of natural stands of birch. I. Dry-matter production. *Plant soil*, vol. 10, p. 271-83.
- OVINGTON, J. D.; PEARSALL, W. H. 1956. Production ecology. II. Estimates of average production by trees. *Oikos*, vol. 7, p. 202-5.
- OVINGTON, J. D.; FORREST, W. G.; ARMSTRONG, J. S. 1968. Tree biomass estimation. In: H. E. Young (ed.), *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 4-31. Orono, University of Maine.
- PETERKEN, G. F.; NEWBOULD, P. J. 1966. Dry-matter production by *Ilex aquifolium* L. in the New Forest. *J. Ecol.*, vol. 54, p. 143-50.
- RIEDACKER, A. 1968. *Méthodes indirectes d'estimation de la biomasse des arbres et des peuplements forestiers*. Saint-Cyr, Institut national de recherche agronomique, Centre national de recherche forestière, Station de sylviculture. 24 p.
- RODIN, L. E.; BAZILEVICH, N. I. 1966. The biological productivity of the main vegetation types in the Northern Hemisphere of the Old World. *For. Abstr.*, vol. 27, p. 369-72.
- . 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation* (Transl. ed. G. E. Fogg.) Edinburgh and London, Oliver & Boyd. 288 p.
- . 1968. World distribution of plant biomass. In: F. E. Eckardt (ed.), *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 45-52. Paris, Unesco. (Natural resources research, V.) (In English with French summary.)
- ROTHACHER, J. S.; BLOW, F. E.; POTTS, S. M. 1954. Estimating the quantity of tree foliage in oak stands in the Tennessee Valley. *J. For.*, vol. 52, p. 169-73.
- RYTHER, J. H. 1963. Geographic variations in productivity. In: M. N. Hill (ed.), *The Sea*, p. 347-80. New York, Wiley.
- SAEKI, T. 1963. Light relations in communities. In: L. T. Evans (ed.), *Environmental control of plant growth*, p. 79-92. New York and London, Academic Press.
- SATOO, T. 1962. Notes on Kittredge's method of estimation of amount of leaves of forest stand. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 44, p. 267-72. (Japanese summary.)
- . 1965. Further notes on the method of estimation of the amount of leaves in forest stands. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 47, p. 185-9. (Japanese summary.)
- . 1966. Production and distribution of dry matter in forest ecosystems. *Misc. Infor., Tokyo Univ. For.*, vol. 16, p. 1-15.
- . 1968a. Materials for the study of growth in stands. 7. Primary production and distribution of produced dry matter in a plantation of *Cinnamomum camphora*. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 64, p. 241-75. (Japanese summary.)
- . 1968b. Primary production relations in woodlands of *Pinus densiflora*. In: H. E. Young (ed.), *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 52-80. Orono, University of Maine.
- SATOO, T.; KUNUNGI, R.; KUMEKAWA, A. 1956. Materials for the studies of growth in stands (III). Amount of leaves and production of wood in an aspen (*Populus davidiana*) second growth in Hokkaido. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 52, p. 33-51. (In Japanese with English summary.)
- SATOO, T.; NEGISI, K.; SENDA, M. 1959. Materials for the studies of growth in stands (V). Amount of leaves and growth in plantations of *Zelkova serrata* applied with crown thinning. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 55, p. 101-23. (In Japanese with English summary.)
- SATOO, T.; SENDA, M. 1958. Materials for the studies of growth in stands (IV). Amount of leaves and production of wood in a young plantation of *Chamaecyparis obtusa*. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 54, p. 71-100. (In Japanese with English summary.)
- . 1966. Materials for the studies of growth in stands. (VI) Biomass, dry-matter production, and efficiency of leaves in a young *Cryptomeria* plantation. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 62, p. 117-46. (In Japanese with English summary.)
- SCHLENKER, G. 1962. Ertragspotentiale verschiedener Waldgesellschaften Südwestdeutschlands. In: H. Lieth (ed.), *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*, p. 90-101. Stuttgart, Fischer.
- SHANKS, R. E. 1954. Climates of the Great Smoky Mountains. *Ecology*, vol. 35, p. 345-61.
- SHANKS, R. E.; CLEBSCH, E. E. C. 1962. Computer programs for the estimation of forest stand weight and mineral pool. *Ecology*, vol. 43, p. 339-41.
- SHANKS, R. E.; DESELM, H. R.; CLEBSCH, E. E. C. 1961. Progress report: Vegetation studies related to movement of radioactive wastes, jointly supported by the Atomic Energy Commission and the University of Tennessee. (Mimeogr.) Knoxville, University of Tennessee. 16 p. and tables.
- SHINOZAKI, K.; YODA, K.; HOZUMI, K.; KIRA, T. 1964a. A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory. I. Basic analyses. *Jap. J. Ecol.*, vol. 14, p. 97-105. (Japanese summary.)
- . 1964b. A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Jap. J. Ecol.*, vol. 14, p. 133-9. (Japanese summary.)
- STRICKLAND, J. D. H. 1965. Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. In: J. P. Riley and G. Skirrow (eds.), *Chemical oceanography*, vol. 1, p. 477-610. London and New York, Academic Press.
- TADAKI, Y. 1963. Studies on production structure of forest (IV). Some studies on leaf-amount of stands and individual trees.

- J. Jap. For. Soc.*, vol. 45, p. 249-56. (In Japanese with English summary.)
- TADAKI, Y. 1965a. Studies on production structure of forests (VII). The primary production of a young stand of *Castanopsis cuspidata*. *Jap. J. Ecol.*, vol. 15, p. 142-7. (Japanese summary.)
- . 1965b. Studies on production structure of forest (VIII). Productivity of an *Acacia mollissima* stand in higher stand density. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 47, p. 384-91. (In Japanese with English summary.)
- TADAKI, Y.; OGATA, N.; NAGATOMO, Y. 1963. Studies on production structure of forest (V). Some analyses on productivities of artificial stand of *Acacia mollissima*. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 45, p. 293-301. (In Japanese with English summary.)
- TADAKI, Y.; OGATA, N.; TAGAKI, T. 1962. Studies on production structure of forest (III). Estimation of standing crop and some analyses of productivity of young stands of *Castanopsis cuspidata*. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 44, p. 350-9. (In Japanese with English summary.)
- TADAKI, Y.; SHIDEI, T. 1960. Studies on productive structure of forest (I). The seasonal variation of leaf amount and the dry-matter production of deciduous sapling stand (*Ulmus parvifolia*). *J. Jap. For. Soc.*, vol. 42, p. 427-34. (In Japanese with English summary.)
- TADAKI, Y.; SHIDEI, T.; SAKASEGAWA, T.; OGINO, K. 1961. Studies on productive structure of forest (II). Estimation of standing crop and some analyses on productivity of young birch stand (*Betula platyphylla*). *J. Jap. For. Soc.*, vol. 43, p. 19-26. (In Japanese with English summary.)
- TEZUKA, Y. 1961. Development of vegetation in relation to soil formation in the volcanic island of Oshima, Izu, Japan. *Jap. J. Bot.*, vol. 17, p. 371-402.
- WEETMAN, G. F.; HARLAND, R. 1964. Foliage and wood production in unthinned black spruce in Northern Quebec. *For. Sci.*, vol. 10, p. 80-8.
- WESTLAKE, D. F. 1963. Comparisons of plant productivity. *Biol. Rev.*, vol. 38, p. 385-425.
- WHITTAKER, R. H. 1961. Estimation of net primary production of forest and shrub communities. *Ecology*, vol. 42, p. 177-80.
- . 1962. Net production relations of shrubs in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, vol. 43, p. 357-77.
- . 1963. Net production of heath balds and forest heaths in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, vol. 44, p. 176-82.
- . 1965a. Branch dimensions and estimation of branch production. *Ecology*, vol. 46, p. 365-70.
- . 1965b. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, N. Y., vol. 147, p. 250-60.
- . 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, vol. 47, p. 103-21.
- . 1970. *Communities and ecosystems*. New York, Macmillan. 162 p.
- WHITTAKER, R. H.; COHEN, N.; OLSON, J. S. 1963. Net production relations three tree species at Oak Ridge, Tennessee. *Ecology*, vol. 44, p. 806-10.
- WHITTAKER, R. H.; GARFINE, V. 1962. Leaf characteristics and chlorophyll in relation to exposure and production in *Rhododendron maximum*. *Ecology*, vol. 43, p. 120-5.
- WHITTAKER, R. H.; WOODWELL, G. M. 1967. Surface area relations of woody plants and forest communities. *Amer. Bot.*, vol. 54, p. 931-9.
- . 1968. Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven forest, New York. *J. Ecol.*, vol. 56, p. 1-25.
- . 1969. Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. *J. Ecol.*, vol. 57, p. 157-74.
- WILL, G. M. 1964. Dry-matter production and nutrient uptake by *Pinus radiata* in New Zealand. *Commonw. For. Rev.*, vol. 43, p. 57-70.
- WIT, C. T. de. 1965. Photosynthesis of leaf canopies. *Versl. Landbouwk. Onderz., Wageningen*, vol. 663, p. 1-57.
- WOODWELL, G. M.; BOURDEAU, P. F. 1965. Measurement of dry-matter production of the plant cover. In: F. E. Eckardt (ed.), *Methodology of plant eco-physiology. Proceedings of the Montpellier symposium*, p. 519-27. Paris, Unesco. (Arid zone research, XXV.)
- WOODWELL, G. M.; DYKEMAN, W. R. 1966. Respiration of a forest measured by carbon dioxide accumulation during temperature inversions. *Science*, N. Y., vol. 154, p. 1031-4.
- WOODWELL, G. M.; MARPLES, T. G. 1968. Production and decay of litter and humus in an oak-pine forest and the influence of chronic gamma irradiation. *Ecology*, vol. 49, p. 456-65.
- WOODWELL, G. M.; WHITTAKER, R. H. 1968. Primary production in terrestrial communities. *Amer. Zool.*, vol. 8, p. 19-30.
- YODA, K. 1968. A preliminary survey of the forest vegetation of eastern Nepal. III. Plant biomass in the sample plots chosen from different vegetation zones. *J. Coll. Arts Sci., Chiba Univ., Nat. Sci. Ser.*, vol. 5, p. 277-302.
- YOUNG, H. E. 1965. The complete tree concept—a challenge and an opportunity. *Proc. Soc. Amer. For.*, 1964, p. 231-3.
- YOUNG, H. E.; STRAND, L.; ALTENBERGER, R. 1964. Preliminary fresh and dry weight tables for seven tree species in Maine. *Tech. Bull. Maine agric. Exp. Sta., Orono*, no. 12, p. 1-76.
- ZAR, J. H. 1968. Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data. *BioScience*, vol. 18, p. 1118-20.

Des tables de production aux bilans énergétiques

J. Delvaux
Station de recherches des eaux et forêts,
1990 Gronendael-Hoeilaert
(Belgique)

D'un rôle où le gardiennat et l'organisation de la chasse étaient prépondérants, la fonction du forestier a évolué depuis déjà longtemps dans le sens d'un besoin de plus en plus grand de contrôler la production ligneuse.

"L'aménagement est l'ensemble des opérations qui ont pour but de réglementer l'exploitation d'une forêt en vue d'obtenir, dans la mesure du possible, un revenu annuel soutenu et avantageux" (Poskin, 1949). Réaliser des récoltes régulières, abondantes, et de grande valeur unitaire, aux dépens de populations dont les individus vivent plusieurs décennies ou plusieurs siècles, suppose des moyens d'estimer et de prévoir la production et l'accroissement des peuplements.

De tels moyens ont été créés depuis longtemps, essentiellement par les chercheurs de pays où la sylviculture d'essences forestières éduquées en peuplements équiennes est prédominante. La forme des tables de production, telles que les forestiers de langue allemande en produisent depuis plus d'un siècle, est devenue classique. Elle a été respectée dans les plus récentes tables britanniques. Les forestiers de langue française, longtemps fidèles à des idéaux de forêt d'âges et d'espèces mélangés, tributaires de la régénération naturelle, défenseurs d'une conception de l'art du sylviculteur répugnant à l'idée de science forestière et à ses aspects chiffrés, s'y rallient dans une hâte tardive.

L'inventaire des peuplements forestiers purs équiennes a fait apparaître des relations entre la production et diverses caractéristiques du peuplement et du milieu.

Lorsque le matériel de base est constitué de valeurs de la production totale en fonction de l'âge, on obtient des représentations graphiques du type de celle empruntée à Ilvessalo pour le pin sylvestre (fig. 1). Le nuage de points obtenu est confus. Il est nécessaire de faire preuve d'une certaine imagination pour en dégager une tendance. Si toutefois les valeurs brutes sont ventilées, comme le fait Ilvessalo, d'après le type de végétation (*Oxalis-Myrtillus*, *Myrtillus*, *Vaccinium*, *Calluna*, *Cl-*

dina), ou en reliant entre eux les points correspondant à des observations successives dans une même placette permanente, il se dégage de l'ensemble des valeurs une ordonnance en "queue de comète". Il devient possible sans trop solliciter les faits de tracer un faisceau de courbes en S (fig. 2). Elles correspondent, dans l'exemple cité, au comportement moyen du pin sylvestre dans différents types de stations caractérisés par la végétation du sous-bois. Ces courbes, qui correspondent à des stations inégalement différentes les unes des autres quant à leur potentiel de production, sont inégalement espacées.

En cherchant à ne différencier les peuplements que du seul point de vue de la productivité en fonction du temps, des courbes similaires peuvent être espacées de manière égale ; elles délimitent des classes de productivité. Leur définition est empirique et souvent arbitraire. Elle varie d'un auteur à l'autre. Dans les tables les plus anciennes, l'amplitude de productivité observée entre les meilleurs et les moins bons peuplements a souvent été divisée en trois, cinq, sept, ... dix classes relatives correspondant à des courbes équidistantes les unes des autres. Plus récemment, des auteurs ont proposé l'accroissement annuel moyen à cinquante ans, ou à cent ans, ou l'accroissement annuel moyen potentiel maximal, et d'autres définitions encore.

La représentation de la production en volume, en fonction du temps, réalisée graphiquement, a été traduite en chiffres et en tableaux. Quantité d'autres données caractérisant le peuplement y ont été ajoutées. L'importance accordée à l'âge des peuplements résulte du souci d'organisation de la récolte qui est à la base de l'élaboration des tables de production. L'expression de cette production en volume de bois de plus d'un certain diamètre remonte à l'époque où le bois était la seule production forestière exportable que l'on pût imaginer (la chasse en constituant l'élément "loisirs", étroitement réservé à un très petit nombre de bénéficiaires). Ce bois ne pouvait

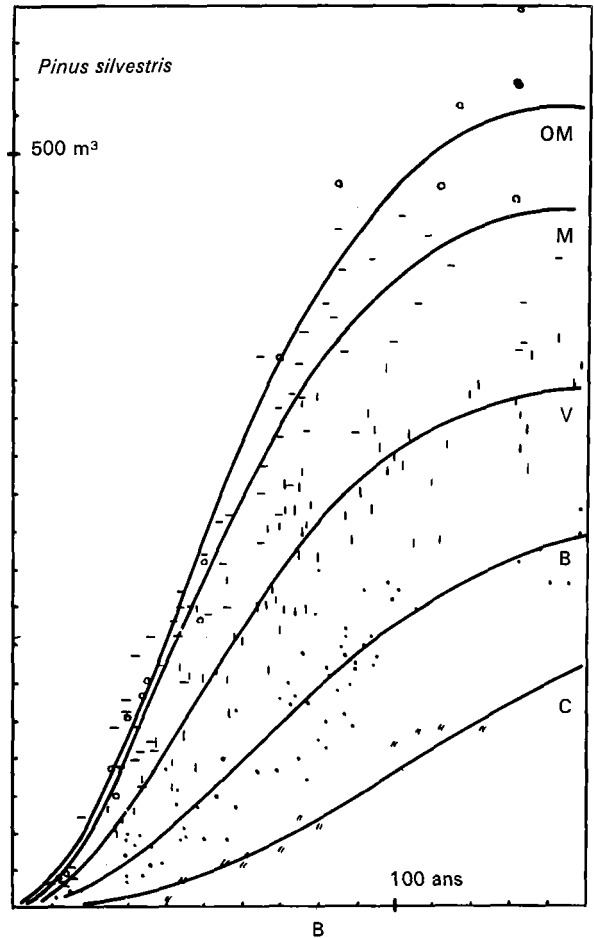
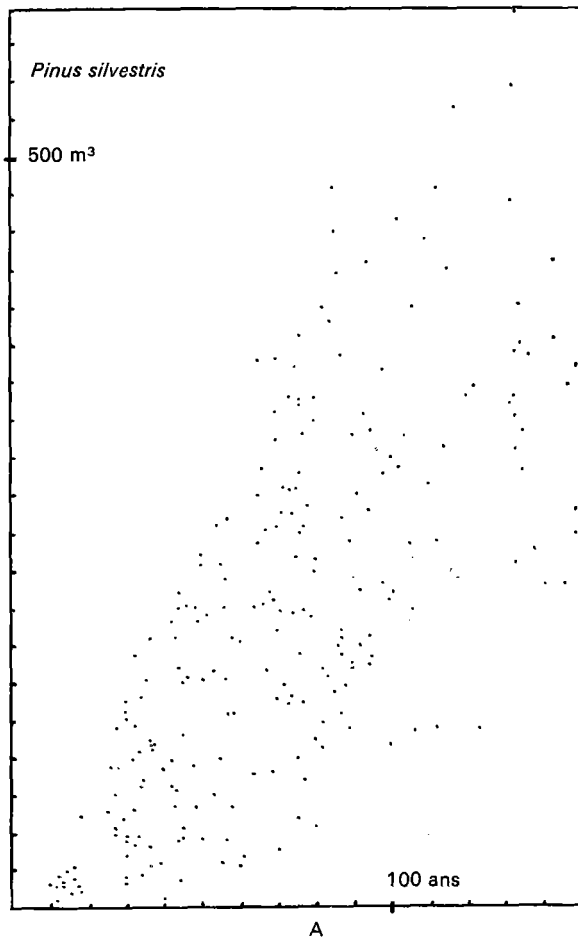


FIG. 1. A. Production totale en volume de bois fort en fonction de l'âge (pin sylvestre), d'après Ilvessalo, modifié.

B. Production totale en fonction de l'âge et du type de végétation (d'après Ilvessalo, modifié).
Oxalis-Myrtillus, OM; *Myrtillus*, M; *Vaccinium*, V; *Calluna* B; *Cladina*, C.

être utilisé que rond ou débité à la scie, sous une forme où son volume apparent était essentiel, ou comme bois de feu, mesuré en volume empilé.

L'examen des tables classiques montre que la disposition en reste invariable; un exemple en est donné à la figure 3: table de Wiedemann et Schober, 1936-1942, pour l'épicéa. D'autres exemples pour l'épicéa sont les tables de Flury (1907) et Bradley *et al.* (1966).

On notera que les "colonnes" ou séries de données sont très nombreuses, mais que la plupart ne sont que la résultante simple et nécessaire de colonnes voisines. Ces tables suivent un modèle conçu à l'usage de personnes dépourvues de moyens de calcul, et résolvent à l'avance les questions qu'elles peuvent être amenées à se poser. C'est pourquoi également on peut observer que chacune des

colonnes fournit des valeurs chiffrées qui croissent ou décroissent régulièrement. Leurs auteurs ne cherchent pas à les abréger en exprimant ces tendances par une formulation approchée simple, susceptible de réduire tout un recueil de tables à quelques formules, mais exigeant que son utilisateur dispose de moyens de calcul. Au contraire, en disposerait-il que les peu nombreuses formules nécessaires ne lui sont pas proposées.

Bref, ces tables sont essentiellement un outil technique, d'une précision généralement non exprimée, et qui varie considérablement dans ses différentes parties.

Le calcul automatique permet d'ajuster les données d'observation utilisées pour construire les tables à des fonctions simples. Les formulations qui en résultent peuvent être, soit utilisées directement par des calculatrices,

Alter	Verbleibender Bestand							Ausscheidender Bestand						Laufend jährlicher Zuwachs				Summe der Vorerträge Derbholz	Gesamtleistung Derbholz	vom Derbholz entnehmend, ges. Vornutzungen	Alters-Durchschnittszuwachs		Alter
	Stammzahl	Mittelhöhe	Bonitätsrahmen Mittelhöhe von—bis	Kreisfläche	Mittl. Durchm.	Derbholzformzahl	Derbholzmasse	Stammzahl	Mittelhöhe	Kreisfläche	Mittl. Durchm.	Derbholzformzahl	Derbholzmasse	an Kreisfläche		an Derbholzmasse					des verbl. Bestand.	der Gesamtmasse	
														qm	%	fm	%						
Jahre	Stück	m	m	qm	cm	0, ...	fm	Stück	m	qm	cm	0, ...	fm	qm	%	fm	%	fm	fm	%	fm	fm	Jahre
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24

I. Ertragsklasse

20	5917	7,1	6,0–8,2	26,0	7,5	212	39	—	—	—	—	—	—	—	7,8	—	—	39	—	2,0	2,0	20	
25	4260	9,2	7,9–10,6	30,1	9,5	373	103	1657	6,6	5,0	6,2	91	3	1,82	6,0	13,4	18,5	3	106	2,8	4,1	4,2	25
30	3110	11,5	10,0–13,1	32,5	11,5	462	172	1150	8,3	5,9	8,1	265	13	1,66	4,8	16,4	11,4	16	188	8,5	5,7	6,3	30
35	2382	14,1	12,4–15,8	34,2	13,5	497	240	728	9,8	5,4	9,7	359	19	1,42	3,9	17,4	8,1	35	275	12,7	6,9	7,9	35
40	1886	16,6	14,8–18,4	35,5	15,5	516	304	496	11,4	5,1	11,4	395	23	1,28	3,4	17,4	6,6	58	362	16,0	7,6	9,1	40
45	1548	19,0	17,0–20,9	37,1	17,5	518	365	338	13,6	4,2	12,6	429	24	1,16	3,0	17,0	4,9	82	447	18,3	8,1	9,9	45
50	1326	21,2	19,0–23,1	38,7	19,3	516	423	222	15,4	3,3	13,8	480	25	0,98	2,5	16,6	4,1	107	530	20,2	8,5	10,6	50
55	1148	23,1	20,9–25,0	40,3	21,1	513	478	178	17,6	3,0	14,6	497	26	0,92	2,1	16,2	3,5	133	611	21,8	8,7	11,1	55
60	1007	24,7	22,6–26,7	41,9	23,0	511	529	141	19,6	2,7	15,6	511	27	0,86	2,0	15,6	3,0	160	689	23,2	8,8	11,5	60
65	887	26,1	24,0–28,1	43,4	25,0	507	574	120	21,3	2,6	16,6	517	29	0,82	1,9	14,8	2,6	189	763	24,8	8,8	11,7	65
70	787	27,4	25,3–29,5	44,7	26,9	502	615	100	22,7	2,7	18,5	518	32	0,80	1,8	14,6	2,4	221	836	26,4	8,8	11,9	70
75	702	28,6	26,5–30,6	45,8	28,8	496	650	85	24,3	2,8	20,5	515	35	0,78	1,7	14,0	2,2	256	906	28,3	8,7	12,1	75
80	631	29,7	27,6–31,7	46,7	30,7	491	681	71	25,3	2,9	22,8	510	37	0,76	1,6	13,6	2,0	293	974	30,1	8,5	12,2	80
85	571	30,7	28,6–32,8	47,4	32,5	485	706	60	26,4	3,0	25,2	508	40	0,74	1,5	13,0	1,8	333	1039	32,1	8,3	12,2	85
90	520	31,6	29,6–33,7	47,9	34,2	479	725	51	28,0	3,0	27,4	503	42	0,70	1,4	12,2	1,6	375	1100	34,1	8,1	12,2	90
95	475	32,5	30,5–34,6	48,2	35,9	473	741	45	29,5	3,0	29,1	499	43	0,66	1,3	11,9	1,6	418	1159	36,1	7,8	12,2	95
100	435	33,3	31,3–35,4	48,3	37,6	469	754	40	31,0	3,0	30,9	493	46	0,62	1,2	11,8	1,5	464	1218	38,1	7,5	12,2	100
105	399	34,1	32,1–36,1	48,2	39,2	463	761	36	32,2	3,0	32,6	488	47	0,58	1,2	10,8	1,4	511	1272	40,2	7,2	12,1	105
110	366	34,8	32,8–36,8	48,0	40,9	458	765	33	33,4	3,0	34,0	481	48	0,56	1,1	10,4	1,3	559	1324	42,2	7,0	12,0	110
115	336	35,4	33,4–37,4	47,7	42,5	454	767	30	34,0	3,0	35,7	475	48	0,54	1,1	10,0	1,3	607	1374	44,2	6,7	11,9	115
120	308	35,9	34,0–37,8	47,4	44,3	451	767	28	34,6	2,9	36,3	474	48	0,52	1,0	9,6	1,2	655	1422	46,1	6,4	11,9	120

II. Ertragsklasse

20	5917	5,1	4,5–5,9	19,5	6,5	121	12	—	—	—	—	—	—	—	2,4	—	—	12	—	0,6	0,6	20	
25	4650	6,7	5,9–7,8	23,4	8,0	281	44	1267	5,8	4,0	6,3	112	3	1,58	6,7	7,0	23,7	3	47	6,4	1,8	1,9	25
30	3710	8,6	7,4–9,9	27,2	9,7	368	86	940	7,4	4,3	7,6	207	7	1,62	5,9	9,8	14,3	10	96	10,4	2,9	3,2	30
35	2915	10,7	9,1–12,3	30,1	11,5	422	136	795	8,5	4,1	8,1	333	12	1,40	4,6	12,4	10,6	22	158	13,9	3,9	4,5	35
40	2305	12,8	11,0–14,7	32,5	13,4	466	194	610	9,4	3,8	8,9	381	14	1,24	3,7	14,4	8,4	36	230	15,7	4,9	5,8	40
45	1913	14,9	13,1–16,9	34,4	15,1	498	255	392	11,3	3,6	10,8	402	16	1,10	3,1	15,4	6,6	52	307	16,9	5,7	6,8	45
50	1651	16,9	14,9–18,9	36,1	16,7	510	311	262	13,3	3,3	12,7	422	18	1,00	2,7	14,8	5,1	70	381	18,4	6,2	7,6	50
55	1447	18,8	16,7–20,8	37,5	18,2	513	362	204	14,2	3,1	13,9	443	19	0,90	2,4	14,0	4,0	89	451	19,7	6,6	8,2	55
60	1276	20,5	18,3–22,5	38,9	19,7	514	410	171	15,4	2,8	14,4	476	20	0,84	2,1	13,6	3,4	109	519	21,0	6,8	8,7	60
65	1128	22,0	19,8–23,9	40,2	21,3	512	453	148	16,4	2,7	15,2	508	22	0,80	2,0	13,0	2,9	131	584	22,4	7,0	9,0	65
70	998	23,3	21,1–25,2	41,3	22,9	508	489	130	18,1	2,7	16,2	512	25	0,76	1,8	12,2	2,5	156	645	24,2	7,0	9,2	70
75	886	24,5	22,3–26,4	42,2	24,6	502	519	112	20,5	2,7	17,5	520	29	0,72	1,7	11,8	2,3	185	704	26,3	6,9	9,4	75
80	790	25,6	23,4–27,5	42,8	26,3	495	542	96	21,8	2,8	19,3	515	31	0,68	1,6	10,8	2,0	216	758	28,5	6,8	9,5	80

Fig. 2. Extrait d'une table de production pour l'épicéa, d'après Wiedemann, 1936-1942.

soit servir à construire des tables correspondant très précisément, pour des données de base identiques, à des contraintes dépendant du forestier et définies par lui (rotation et intensité des coupes, par exemple). Enfin, les tables calculées ont une précision facilement exprimable.

Dès 1904, Eichhorn avait observé, en étudiant le sapin pectiné, qu'à une certaine hauteur moyenne correspondait, quels que soient les milieux, une production totale identique, c'est-à-dire que la production totale est une fonction de la hauteur, indépendamment de l'âge et de la station.

En 1949, Etter met cette fonction en équation, après avoir substitué la hauteur dominante à la hauteur moyenne.

La production totale peut s'exprimer par une relation de la forme: $y = a.x^b$, où $y =$ production totale et $x =$ hauteur dominante, dont l'ajustement peut être calculé comme une régression linéaire, moyennant la transformation: $\log y = \log a + b.\log x$.

Les relations de cette forme, d'importance pratique capitale pour l'élaboration des tables de production modernes, présentent en outre la caractéristique d'être en accord avec des lois de croissance beaucoup plus générales, mises en évidence dans le domaine animal par Teissier (1937, 1948) sous l'appellation de "relation d'allométrie".

Plusieurs auteurs ont implicitement ou explicitement eu recours à la relation d'allométrie pour comparer des productions totales à partir de la mesure des hauteurs.

Pour les essences peu sensibles aux conditions régionales de croissance (par exemple, le mélèze du Japon,

fig. 3), les courbes d'allométrie calculées d'après les tables de production de divers auteurs sont comprises dans les limites de confiance les unes des autres. Les différentes classes de productivité d'un même auteur, quel que soit le moyen utilisé pour les obtenir, correspondent à une courbe unique, parcourue plus ou moins rapidement selon qu'il s'agit d'une station de plus ou moins grande fertilité.

Pour les essences sensibles aux conditions régionales de croissance (*Wuchsgebiet*), l'exemple de l'épicéa (fig. 4) montre que les courbes d'allométrie varient d'une région à l'autre. Les raisons en ont été développées ailleurs: d'une région à l'autre, le rapport entre les nombres de jours de croissance en hauteur et en diamètre est variable. Dans une même région, on peut mettre en évidence une courbe unique qui satisfait à des niveaux de fertilité différents.

Quoique les données initiales utilisées pour la construction de tables aient souvent été des volumes et des âges, répartis par classes de productivité, les données fondamentales primaires de la production sont la production totale et la hauteur dominante. Leurs relations sont indépendantes de la station et du forestier, mais ne tiennent pas compte de certains aléas inhérents aux conditions de démarrage dans le très jeune âge (dégâts de gibier ou de gelée, effet retardateur d'un couvert cultural, fertilité temporairement modifiée par fertilisation...).

L'âge et la classe de fertilité ne constituent que des données secondaires, auxquelles il a longtemps été accordé beaucoup de poids en raison de leur caractère directement utilitaire. Il est possible de se passer totalement de ces

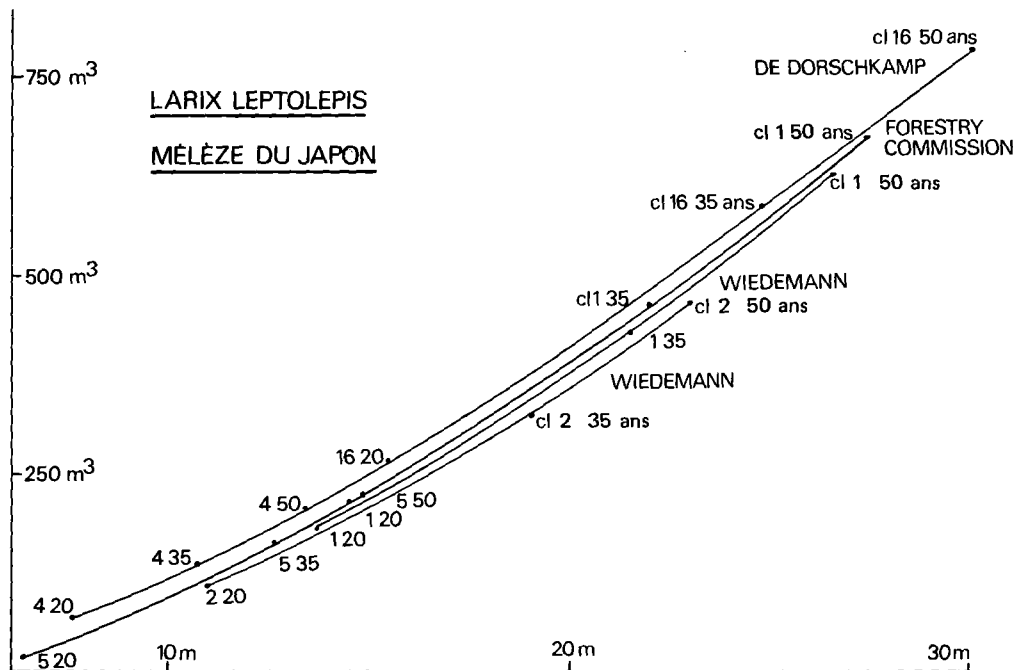


FIG. 3. Mélèze du Japon. Production totale en fonction de la hauteur, d'après Wiedemann, De Dorschkamp et la Forestry Commission.

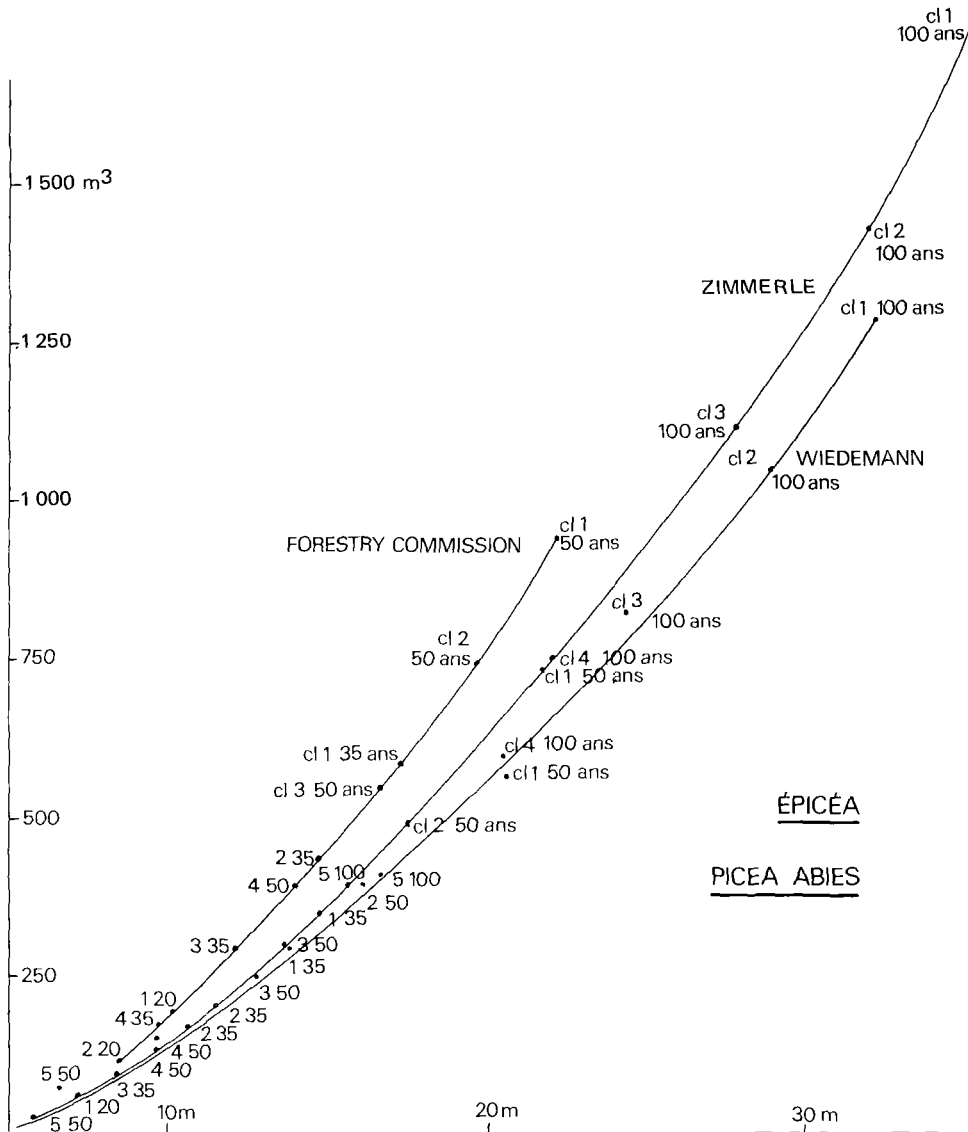


FIG. 4. Épicéa. Production totale en fonction de la hauteur, d'après Zimmerle, Wiedemann et la Forestry Commission.

données dans la construction des tables. Les auteurs britanniques en ont donné l'exemple en produisant des tables de base (*master tables*) indépendantes de ces facteurs. Ces éléments sont réintroduits ensuite dans les versions de la table conçues comme outils de gestion. Ces facteurs, âge en fonction de la classe de productivité, sont dépendants du milieu et indépendants du forestier.

Tous les autres facteurs qui diffèrent selon les auteurs et figurent dans une table de production sont du ressort du forestier.

La plupart des tables de production ont été conçues comme une image moyenne observée sur des peuplements gérés selon des directives sylvicoles plus ou moins bien définies au préalable. Ces tables sont ensuite considérées et utilisées comme un modèle à suivre pour reproduire un schéma de distribution de la production considéré comme recommandable.

Les données de la table ont été fournies par des peuplements éclaircis plus ou moins fortement, plus ou moins hâtivement, à plus ou moins longue rotation, plus ou moins par le haut ou par le bas... Fort peu d'auteurs de tables de production ont explicité que ces éléments modifiables par le forestier sur le terrain pouvaient également être changés sur papier sans aucune connaissance expérimentale préalable! A partir des données fondamentales de croissance d'une essence et d'indications sur les limites d'amplitude biologique de facteurs contrôlables par le forestier, une infinité de tables peuvent être construites en fonction de préalables à déterminer, notamment dans le cadre d'une politique et d'une économie forestières.

Les tables ainsi conçues et établies expriment, avec une certaine précision, une certaine fraction de la production de l'écosystème forêt.

Tableau VIII¹. — *Composition d'une très bonne pessière (I^{re} classe) trop faiblement éclaircie.*

Circonférence (m)	Nombre de bois	Hauteur (m)	Volume individuel (m ³)	Volume par catégories de circonférence (m ³)	Volume par catégories marchandes (m ³)
Pessière de 35 ans – 1700 bois – 455 m ³					
0,25	130	9	0,032	4,160	
0,35	195	11	0,079	15,405	19,565
0,45	220	14	0,145	31,900	
0,55	471	16	0,246	115,866	
0,65	488	17	0,366	178,608	326,374
0,75	166	19	0,544	90,304	
0,85	30	19	0,619	18,570	108,874
	1700			454,813	454,813
Pessière de 42 ans – 1460 bois – 579 m ³					
0,45	194	15	0,155	30,070	
0,55	399	17	0,262	104,538	
0,65	457	19	0,409	186,913	321,521
0,75	250	20	0,573	143,250	
0,85	137	21	0,685	89,735	232,985
0,95	29	21	0,842	24,418	24,418
	1460			578,924	578,924
Pessière de 50 ans – 1250 bois – 715 m ³					
0,55	146	18	0,277	40,001	
0,65	387	20	0,430	166,410	206,411
0,75	367	21	0,602	220,934	
0,85	205	22	0,717	147,702	368,636
0,95	112	23	0,923	103,376	
1,05	32	23	1,142	36,544	139,920
	1250			714,967	714,967
Pessière de 57 ans – 1070 bois – 812 m ³					
0,65	138	20	0,430	59,340	59,340
0,75	319	22	0,630	200,970	
0,85	318	23	0,750	238,500	439,470
0,95	170	23	0,922	156,740	
1,05	97	24	1,192	108,472	
1,15	34	24	1,472	48,008	313,220
	1070			812,030	812,030
Pessière de 65 ans – 920 bois – 912 m ³					
0,75	97	22	0,630	61,110	
0,85	244	23	0,750	183,000	244,110
0,95	291	24	0,962	279,942	
1,05	161	24	1,192	191,112	
1,15	87	25	1,471	127,977	599,031
1,25	40	25	1,721	68,840	68,840
	920			911,981	911,981

FIG. 5. Extrait des tables de production de Wauthoz pour l'épicéa.

Il convient de ne pas se faire d'illusions sur le terme "précision".

Une erreur de 5% sur l'estimation des hauteurs correspond à 5% d'erreur sur l'estimation des volumes. Une erreur de 5% sur le diamètre correspond à plus de 10% d'erreur sur le volume. De telles erreurs, de l'ordre du mètre et du centimètre dans des peuplements d'âge moyen, sont banales et inévitables. Quant à la densité, qui peut être utilisée pour convertir des volumes en matière sèche, elle varie pour une même essence du simple au double! Aucun arbre enfin ne correspond exactement à la forme géométrique à laquelle il est assimilé pour les besoins d'une estimation.

Bref, des inventaires de peuplements soigneusement exécutés pour les besoins de la recherche ou de la gestion comportent des écarts types sur les volumes réels de l'ordre de ± 5 et $\pm 10\%$, au moins.

Ces précisions ne valent que pour les données essentielles et fondamentales des tables, celles qui reposent sur des impératifs biologiques. La production restera par exemple identique, pendant que le nombre de tiges peut varier du simple au double, ou au triple, et que les dimensions individuelles moyennes diffèrent en proportion.

En marge du schéma désormais classique de la plupart des tables de production, certains auteurs ont fractionné la production (il s'agit toujours de celle considérée par les forestiers) en bois d'œuvre et en bois de feu, par exemple, dans certaines tables anciennes. D'autres ont précisé la distribution moyenne des produits en fonction de leur diamètre (tables par classes d'assortiments). Wauthoz a combiné cette notion de distribution par classes de dimensions à des valeurs unitaires. Il en est résulté de véritables tables de production financière pour l'épicéa en Ardenne (fig. 5).

Dans tous les cas, la production envisagée est la production ligneuse principale, celle du "gros" bois.

Un intérêt de plus en plus grand se manifeste pour d'autres fractions de la production.

Les forestiers finlandais s'intéressent à la récupération des enracinements, comme source de matériel pour les papeteries. L'industrie papetière s'intéresse également à la réduction en copeaux des produits de taillis, récoltés à courte révolution, écorces, brindilles, voire feuilles

comprises. L'industrie alimentaire découvre le potentiel "feuilles" (sans mentionner le problème d'une récolte économique ne mettant pas en péril la vitalité des arbres).

A la limite, les botanistes s'intéressent cent ans après les forestiers à la production forestière et souhaitent l'étudier sous son aspect "primaire net", décomposé en ses différentes fractions.

Or les tables de production forestière concernent cette partie de la production totale qui est la plus facile à étudier et la plus précisément mesurable. Les mesures de production forestière totale en matière sèche sont encore peu nombreuses. Leur manque de précision, à la lumière de ce qu'on sait des estimations en production ligneuse, va de soi. Ces mesures sont longues, coûteuses et pénibles. Il n'est pratiquement possible de l'exécuter que sur des individus, et d'en extrapoler ensuite les résultats au peuplement par le biais des sujets moyens ou, mieux, des techniques de placettes mono-arbres.

Heureusement, les données fréquemment reproduites du graphique de Möller *et al.*, et celles de Schmidt, représentées graphiquement par Rohmeder et Schönbach, montrent une nette tendance des différentes fractions de la production globale à varier proportionnellement, et non successivement, en fonction du temps (considéré par tranches d'années entières au minimum) et de la fertilité de la station.

Il en résulte qu'un petit nombre de mesures suffiront à établir la liaison entre la productivité globale des populations d'espèces ligneuses, et la production ligneuse réduite au sens où les forestiers l'entendent en construisant des tables de production, déjà fort nombreuses.

Des notions empiriques, telles que l'estimation de la production en racines correspondant à une fraction constante de la production ligneuse au-dessus du sol, ou la production globale en matière sèche égalée à la production de bois exprimée en volume multiplié par la densité multiplié par 3, se révèlent non dépourvues de sens. Elles resteront utiles aussi longtemps que la précision fort relative des estimations sera ce qu'elle est, et d'autant plus utiles que cette précision sera mieux connue, exprimée et acceptée pour ce qu'elle vaut, c'est-à-dire comme l'expression de valeurs centrales autour desquelles la réalité fluctue plus ou moins largement.

Summary

From yield tables to energy balances (J. Delvaux)

The author gives a general idea of the yield tables used by foresters in various countries and the ways of preparing them.

He shows their great value for the estimation of primary productivity and hence for the preparation of forest energy balances.

Examples of these tables are given in Figures 2 and 5.

Bibliographie/Bibliography

- BRADLEY, R. T.; CHRISTIE, J. M.; JOHNSTON, D. R. 1966. Forest management tables. *Forestry Commission, Booklet no. 16*. Londres. 219 p.
- DÉCOURT, N. 1964. Les tables de production. Leurs limites et leur utilité. *Rev. for. franç.*, n°s 8-9, août-septembre, p. 640-657.
- DELVAUX, J. 1969. Tables de production. *Bull. Soc. for. Belg.*, août-septembre, p. 361-377.
- EICHHORN, F. 1904. Beziehungen zwischen Bestandshöhe und Bestandsmasse. *Allg. Forst- u. Jagdztg.*, n° 80, p. 45-49.
- ETTER, H. 1949. Über die Ertragsfähigkeit verschiedener Standortstypen. *Mitt. schweiz. Zent. Anst. forstl. Versuchsw.*, vol. XXVI, n° 1, p. 91-151.
- FLURY, Ph. 1907. Ertragstafeln für die Fichte und Buche der Schweiz. *Mitt. schweiz. Zent. Anst. forstl. Versuchsw.*, vol. IX, p. 3-290.
- ILVESSALO, Y. 1920. Ertragstafeln für Kiefern-, Fichten- und Birkenbestände in der Südhälfte von Finland. *Acta for. fenn.*, n° 15. 96 p.
- MÖLLER, C. M.; MULLER, D.; NIELSEN, J. 1954. Graphic representation of dry-matter production of European beech. *Forstl. Forsøksv. Danm.*, t. XXI, n° 3, p. 327-335.
- POSKIN, A. 1949. *Traité de sylviculture*. Gembloux, Duculot. 530 p.
- ROHMEDER, E.; SCHÖNBACH, H. 1959. *Genetik und Züchtung der Waldbäume*. Hambourg, Berlin, Parey. 338 p.
- TEISSIER, G. 1937. *Les lois quantitatives de la croissance*. Paris, Herman. 47 p.
- . 1948. La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, vol. 4, p. 14-53.
- WAUTHOZ, V. 1955. Rendements de l'épicéa dans ses cultures artificielles ardennaises. *Bull. Soc. for. Belg.*, n° 5, mai, p. 225-268.
- WIEDEMANN, E.; SCHÖBER, R. 1957. *Ertragstafeln*. Hanovre, Schaper. 194 p.
- ZIMMERLE, H. 1949. Beiträge zur Biologie der Fichte in Württemberg. *Mitt. württemb. forstl. Vers. Anst.*, vol. 8. 143 p.

2 Primary productivity
of boreal forests

2 Productivité primaire
des forêts boréales

Primary production of boreal coniferous forests / Production primaire des forêts boréales de conifères

M. J. Lahdeoja
Department of Botany, University of Helsinki,
Unioninkatu 44, Helsinki 17 (Finland)

SUMMARY

A general picture about current IBP research is given and some practical problems (root production, lichen production, etc.) are discussed.

Rather few research groups are working on the primary productivity of boreal coniferous forests within the IBP. On the other hand, vast amounts of data have been collected by forest research organizations about the production of stem wood.

One of the aims of the IBP studies in this field should be to discover relationships and regressions between the production of the different components of the tree layer. Co-operation with forest research organizations could help in the synthesis stage to obtain a more reliable picture of the total primary production in different parts of this zone.

In order to obtain the maximum efficiency of the current research, it is suggested that an *ad hoc* group should be established to prepare

- (a) minimum requirements for a primary production study in the boreal coniferous forest ecosystem;
- (b) a plan for data collecting and data processing;
- (c) a plan for effective use of available and obtainable data for synthesis.

Since most of the field work, according to the author's opinion, will be carried out during 1970 and 1971, it is not too late to establish a good co-ordination between IBP research groups in the coniferous forest biome.

RÉSUMÉ

L'auteur passe en revue l'ensemble des recherches effectuées actuellement au titre du PBI et examine quelques problèmes d'ordre pratique (production racinaire, production de lichen, etc.).

Des groupes de recherche assez peu nombreux font des travaux sur la productivité primaire des forêts boréales de conifères dans le cadre du PBI. D'un autre côté, des quantités considérables de données ont été recueillies par les organisations de recherches forestières sur la production du bois en grumes.

L'un des buts des études du PBI dans ce domaine devrait être de découvrir des rapports et des régressions entre la production des différents éléments de l'étage arboré. Une coopération avec les organisations de recherches forestières pourrait aider, au stade de la synthèse, à obtenir un tableau plus fiable de la production primaire totale en différentes parties de cette zone.

Pour donner aux recherches actuelles le maximum d'efficacité, il est suggéré de constituer un groupe spécial chargé :

- (a) De déterminer les conditions minimales d'une étude de la production primaire dans l'écosystème de la forêt boréale de conifères;
- (b) D'établir un plan pour la collecte et le traitement des données;
- (c) D'établir un plan pour l'utilisation effective des données qui sont disponibles ou pouvant être obtenues en vue d'une synthèse.

Comme, selon l'auteur, la plupart des travaux sur le terrain seront effectués en 1970 et en 1971, il n'est pas trop tard pour établir une bonne coordination entre les groupes de recherche du PBI en ce qui concerne le biome de la forêt de conifères.

Discussion

M. HADLEY. Dr. Ladheoja drew attention to the need within the IBP Woodlands Group for small assemblies to address themselves to specific problems relating to particular geographic zones or trophic levels. Thus within the boreal zone one problem which needs attention is the feasibility of ecosystems comparisons between different even aged stands of different tree species. This is I think the type of problem, of relevance to only a limited number of projects in IBP, which can be best discussed in small groups meeting on a regional basis. Similar meetings and arrangements could valuably be developed for other geographic and trophic topics in order to help ensure intercomparability and synthesis of results on an international level.

P. DUVIGNEAUD. D'après le rapport de Whittaker et Woodwell, les forêts de conifères couvrent 12 millions de km²; il est regrettable que, comme l'a dit Ladheoja, elles ne soient pas suffisamment étudiées sous l'angle de leur productivité biologique (dans le sens du programme PBI), alors que d'énormes quantités de données ont été rassemblées sur leur productivité économique (production du bois de tronc).

Il ne faut cependant pas négliger les recherches effectuées en URSS sur les divers types de taïga, pour lesquels Rodin et Bazilevich donnent les valeurs suivantes de productivité primaire nette: taïga du Nord, 4,5 t/ha; taïga moyenne, 7 t/ha; taïga du sud, 8,5 t/ha.

Whittaker et Likens donnent, pour les forêts boréales, une productivité primaire nette de 8 t/ha.

Il convient de faire remarquer que de nombreux problèmes en relation avec la productivité primaire des forêts boréales sont abordés dans de nombreuses communications qui ont été ou seront présentées à ce colloque. J'ajoute encore qu'à ma connaissance des recherches se poursuivent en Estonie, sous la direction des professeurs Kollit et Jahrik et que la productivité primaire nette, envisagée d'une manière totale (racines comprises), des forêts de *Picea* sur sol brun forestier est de l'ordre de 17 à 18 t/ha/an.

Enfin, les premiers résultats obtenus par le PBI belge pour une plantation de *Picea* de type moyen en Ardenne, sur sol brun lessivé, donnent une productivité totale d'environ 18 t/ha/an.

H. ELLENBERG s'inquiète que, dans l'étude de la forêt boréale, Ladheoja ait choisi un peuplement très lâche et insiste sur la nécessité "to investigate, in any case, coniferous stands on a 'medium' normal soil to better compare the results of different regions".

Même si un peuplement très lâche représente la moyenne de ce qui existe dans la région considérée, il est nécessaire de faire la comparaison avec un peuplement dense.

**3 Primary productivity of
resinous forests and
plantations**

**3 Productivité primaire
des forêts et plantations
de résineux**

Primary production relations of coniferous forests in Japan¹

T. Satoo
Department of Forestry
Faculty of Agriculture
University of Tokyo, Hongo
Tokyo, Japan

CONTENTS

Introduction
Total biomass
Branch biomass
Leaf biomass
Net production
Efficiency of above-ground net production by leaves
Sources of data
Résumé
Bibliography/Bibliographie

INTRODUCTION

After the publication of the first studies on production relations of forests by workers of the University of Tokyo (Satoo 1952, Senda *et al.* 1952),² similar works were started at the Government Forest Experiment Station, followed by some other groups. In 1958, a "Joint Study of Four Universities on Productivity of Forests" was organized, and workers of the four universities (Hokkaido, Tokyo, Kyoto, and Osaka City) have carried out joint field works every summer since then. Later, workers of the Sinsyu University joined this group. The original data obtained from the joint field work were distributed to all concerned. The data were open to all those interested in the productivity of forests and were used freely by them. After the start of IBP, this joint study group was liquidated, but co-operative work based on this approach was reinforced.

In 1966, training camps were organized at Ashu, Kyoto, by the working group on "productivity of natural forests" and at Koiwai Farm, Iwate, by the working group on "productivity of managed forests", and many workers concerned with forest productivity all over Japan took part in them. These camps conducted training in field work and held discussions on the standardization of methods. The original data obtained from the field work was also distributed as JIBP-PT-66-Ashu and JIBP-PT-66-Koiwai to the organizations to which members of the Forest Productivity Working Group of the Japanese IBP-PT belong. The working group on "productivity of managed forests" has continued the joint study on its work on "seasonal change of biomass and productivity of woodlands of *Pinus*

1. Contributions from Productivity of terrestrial communities, Section of the Japanese International Biological Programme (JIBP-PT) No. 67.
2. Bibliography, page 204; numbered sources are given on pages 201-202.

densiflora" since 1967, and parts of the original data have already been distributed as JIBP-PT-67-Okita and JIBP-PT-68-Okita. Many papers based on the data obtained from these works, as well as other independent studies, have been published and a bibliography of works on this line was compiled (Kira 1967). Kira and Shidei (1967) reviewed these works along with their studies in tropical south-east Asia. A synthesis of the existing data had already been made on woodlands of *Pinus densiflora* (Satoo 1968b) and on temperate deciduous forests (Satoo 1969).

This paper presents a synthesis of the existing data on primary production relations of forests, either natural or man-made, of coniferous species in Japan, including exotic species. Though Japan is a small country, there are many indigenous species of conifers. In textbooks of dendrology more than forty species, not including varieties and forms, of conifer are described, of which more than five are widely planted. In addition, some exotic species of conifer are also planted. Because of their commercial value, many studies on productivity of forests and plantations of coniferous species have been made. Almost all data used here are based on the harvest method, but these data are not always based on the same method, nor even always from the same investigator(s). A discussion on these methods was given by Satoo (1969). The differences in method, though not too

great, make it difficult to compare the existing data exactly, and if we select the data by method, data obtained by one and the same method are too scarce to be synthesized. Thus, the contents of this synthesis are inevitably of a more or less tentative nature, but it is hoped that this may be useful as a starting point for the more advanced studies to be made under the framework of IBP. This synthesis owes much to the data from the "Joint Study" and interim reports of works as well as many published papers which contain at least the important parts of the basic data as tables. The author would like to emphasize here the need for co-operation in the use of data, since the collection of data is a very time-consuming job, and without co-operation this kind of synthesis would not be possible.

TOTAL BIOMASS

Total biomass itself is not a measure of productivity in so far as forests are concerned. The biomass of forests is rather a function of age, because stem biomass, which is accumulated year after year, occupies extremely high percentages of the biomass. Most of the existing data are limited to the above-ground parts of the tree layer. Since most of the investigations were centred on silviculture, data for undergrowth are very limited. Table 1

TABLE 1. Biomass of a 39-year-old plantation of *Larix leptolepis* (source: 53).

	Larch overstorey	Broad-leaved understorey	Shrub layer	Ground vegetation	Total
Above ground	t/ha 164.44 (%) (79.40)	3.20 (1.54)	0.83 (0.40)	0.96 (0.46)	169.43 (81.70)
Leaf	t/ha 3.59 (%) (1.73)	0.31 (0.15)	0.11 (0.05)	0.36 (0.17)	4.37 (2.09)
Woody parts	t/ha 160.85 (77.57)	2.89 (1.39)	0.72 (0.35)	0.60 (0.29)	165.06 (79.60)
Stem	t/ha 145.35 (%) (70.11)	1.92 (0.93)	—	—	—
Branch	t/ha 15.50 (%) (7.48)	0.97 (0.46)	—	—	—
Underground	t/ha 34.84 (%) (16.80)	0.84 (0.41)	0.87 (0.42)	1.39 (0.67)	37.94 (18.29)
TOTAL	t/ha 199.28 (%) (96.10)	4.04 (1.95)	1.70 (0.82)	2.35 (1.13)	207.37 (100.00)
Leaf area index	4.24 (%) (63.47)	0.85 (12.72)	0.37 (5.54)	1.22 (18.26)	6.68 (100.00)
Specific leaf area	t/ha 1.18	2.74	3.36	3.39	—
L-Layer: 6.7 t/ha (leaf: 5.2, branch: 1.5)					
F-Layer: 7.2 t/ha					

shows the biomass of all layers of a 39-year-old plantation of *Larix leptolepis*. Most of the biomass of this plantation was of larch. Table 2 shows available data on the above-ground biomass of undergrowth and leaf biomass of the overstorey tree layer of the same stands. The undergrowth biomass generally decreased with increase of leaf biomass of the overstorey tree layer, as a result of heavy shading by it. At any rate, the value of undergrowth biomass is negligible compared with the biomass of the tree layer. As seen from Table 1, stem biomass constitutes the largest part of the tree layer. There are abundant data of stem volume; these are summarized as yield tables in forestry, and it may not be necessary to present them here. However, a close relation was recognized between stem biomass and total above-ground biomass of the overstorey tree layer in forests of *Fagus crenata* (Satoo 1969). This relation was examined in stands of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* (Fig. 1). Close relationships were recognized in both species, although they were not linear like those found in beech forests. The ratio of above-ground biomass to stem biomass was larger when the stem biomass was smaller, but it decreased—at first rapidly and then gradually—with the increase of stem biomass, and the decrease was very slight after the stem biomass attained a certain value, say, 80-100 t/ha. By utilizing this relation, the above-ground biomass of the tree layer could be estimated from the values of stem volume shown in yield tables or in other sources, after converting the volume into dry weight by mean bulk density of the wood of the species.

BRANCH BIOMASS

Every year new branches are produced and some parts of branches are lost. The relations of branch biomass of *Cryptomeria japonica* to some of the factors were examined. Sakaguchi (1961) determined the constants of

TABLE 2. Undergrowth biomass in relation to leaf biomass of the tree layer

Species	Number of plots	Overstorey leaf mass (t/ha)	Undergrowth biomass (t/ha)	Sources
<i>Abies sachalinensis</i>	1	12.0	+	28
<i>Larix leptolepis</i>	3	4.3	3.5	10, 28, 53
<i>Pinus densiflora</i>	2	4.8	3.1	28, 29
<i>Cryptomeria japonica</i>	2	19.7	0.6	28, 31
<i>Thujopsis dolabrata</i>	2	37.5	+	28
<i>Picea abies</i>	5	17.8	1.3	28

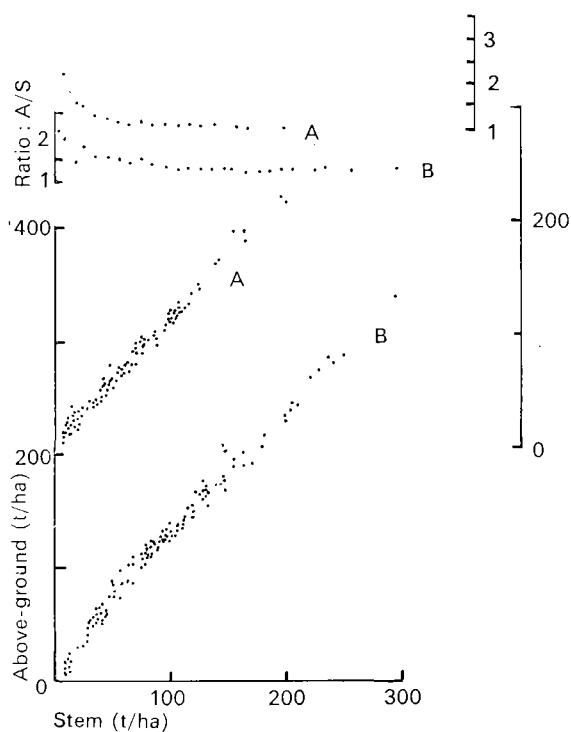


FIG. 1. The relations between stem and above-ground biomass of (A) *Pinus densiflora* and (B) *Cryptomeria japonica*. The ratios A/S are the ratios of above-ground biomass to stem biomass per hectare as mean values for every 5 t/ha of stem biomass.

Sources: A: 1, 4, 14, 16, 17, 18, 22, 23, 24, 28, 29, 42, 43, 52, 54. B: 6, 7, 13, 28, 31, 36, 37, 38, 39, 43, 47, 52.

Reineke's (1933) equation for some species of conifers of Japan; for *Cryptomeria japonica* stands,

$$\log N_{\max} = 1.6307 \log D + 5.5100$$

was given, where N_{\max} is the maximum number of trees per hectare to be expected in a stand having mean diameter of D cm. Utilizing this equation, the relative stand density of each stand was calculated as the ratio of actual number of trees to the expected maximum number of trees for the mean diameter of the stand. The relation between relative stand density and branch biomass is shown by Figure 2. It appears that branch biomass increases with increasing relative stand density, but this apparent trend is the result of the lack of stands of lower relative stand densities in higher ages. Up to a relative stand density of 0.4, the branch biomass increased with increasing density, but above 0.4 the relative stand density does not seem to influence branch biomass, and among stands of the same relative stand density the older stand had the larger branch mass. Among the experimental plots comparing different stand densities of *Pinus densiflora*, branch biomass was smaller in denser plots, as a result of severe self-pruning in denser plots (Satoo 1968b), but in these plots the relative stand density was more than 0.7 for all plots.

Figure 3 shows the relation between age and branch biomass of stands having a relative stand density above 0.4. Branch biomass increased with age up to 30-40 years, but did not increase after this age. As *Cryptomeria japonica* has been planted all over Japan for centuries and different systems of management have been de-

veloped locally, the branch biomass of stands which are above 0.4 in relative stand density and above 30 years in age of different regions is compared in Table 3. No difference was found among the regions.

LEAF BIOMASS

While stem biomass is a function of age and branch biomass also is affected by age, the leaf biomass of a closed stand does not appear to be influenced by many factors (Möller 1945). Leaf biomass cannot increase infinitely with forest growth, and there must be limits specific to species or groups of ecologically similar species (Satoo 1966, 1969). Möller (1945) reported that the leaf biomass of closed stands of European beech and Norway spruce was not influenced by the degree of thinning after crown closure had fully recovered. Satoo *et al.* (1955) and Satoo (1968b) reported that among experimental plots of *Pinus densiflora* the leaf biomass was not influenced by stand density. Senda and Satoo (1956) also reported that, in a thinning experiment of *Pinus strobus*, the degree of thinning did not influence leaf biomass after the crown had fully recovered its closure. The leaf biomass of *Cryptomeria japonica* of all available materials was plotted against the relative stand density. As seen from Figure 4, there was a close connexion ($r = 0.68^{**}$) between leaf biomass (\bar{F}) and relative stand density (R) and the relation was described as

$$\bar{F} \text{ (t/ha)} = 16.4R + 9.1.$$

Within the 0.4-0.9 range of relative stand density, to which most of the materials belong, the relation was described as

$$\bar{F} \text{ (t/ha)} = 11.8R + 12.6 \text{ (} r = 0.70^{**}\text{)}.$$

The same trend was found among the stands of *Pinus densiflora*. In this case the effect of age, which was clear for branch biomass, was not found even if the materials were divided into age classes as in Figure 2. This trend seems to contradict the literature cited above, but it is possible that the stands in these reports did not differ so

TABLE 3. Branch biomass of plantations of *Cryptomeria japonica* in different regions of Japan (relative stand density above 0.4, age above 30)

Region	Number of plots	Branch biomass (t/ha)	
		Mean	Range
Tohoku ¹	7	12.4	8-18
Kanto ²	6	12.6	9-18
Kinki ³	6	12.1	9-15
Kyusyu ⁴	16	12.5	6-18

1. North-eastern Honsyu. 2. Near Tokyo. 3. Near Kyoto. 4. South-west.
Sources: 6, 7, 31, 36, 37, 38, 39, 43, 47, 52.

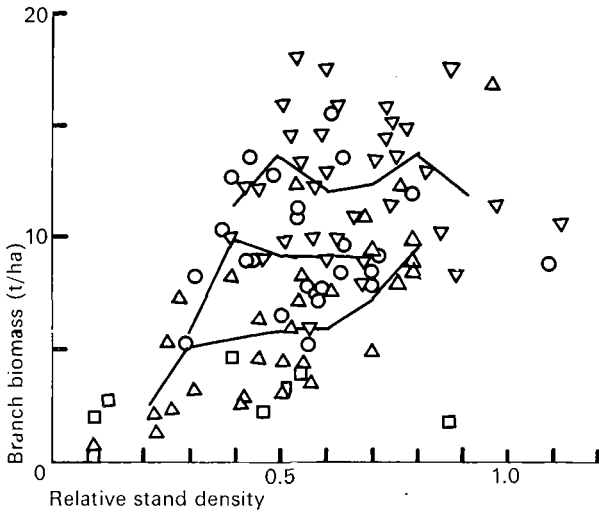


FIG. 2. The relation between relative stand density and branch biomass of plantations of *Cryptomeria japonica*. The lines are means for every 0.1 of relative stand density for age class: from bottom to top, 11-20, 21-30, and above 31 year old. Squares: below 10; triangles: 11-20; circles: 21-30; inverted triangles: above 31 year old. Sources: 6, 7, 13, 28, 31, 36, 37, 38, 39, 43, 47, 52.

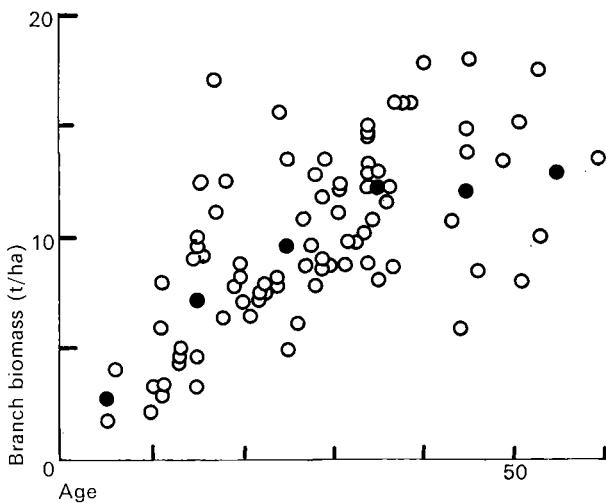


FIG. 3. The relation between age and branch biomass of plantations of *Cryptomeria japonica* (relative stand density above 0.4). Open circles: values for each stand; solid circles: means for age classes by 10 years. Sources: 6, 7, 31, 36, 37, 38, 39, 43, 47, 52.

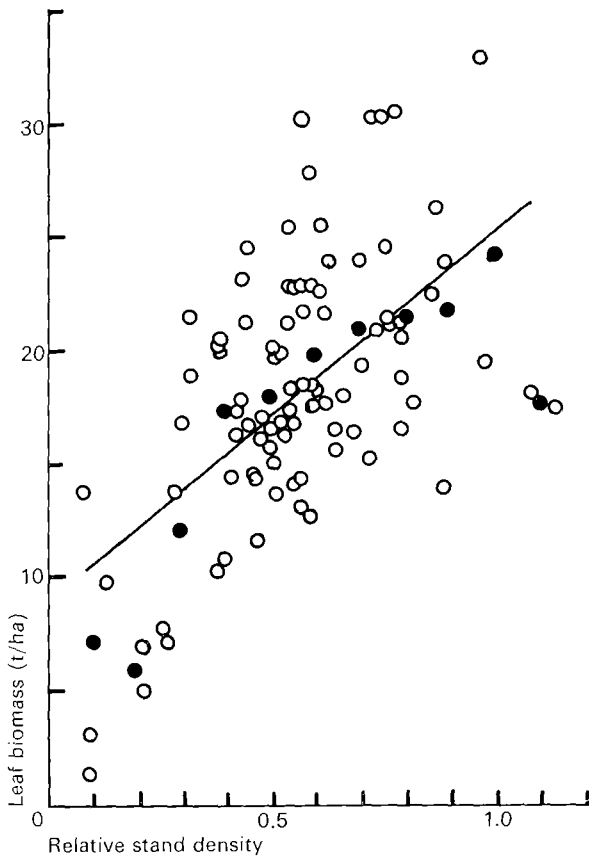


FIG. 4. The relation between relative stand density and leaf biomass of plantations of *Cryptomeria japonica*. Open circles: values for each stand; solid circles: means for every 0.1 of relative stand density.
Sources: 6, 7, 13, 28, 31, 36, 37, 38, 39, 43, 47, 52.

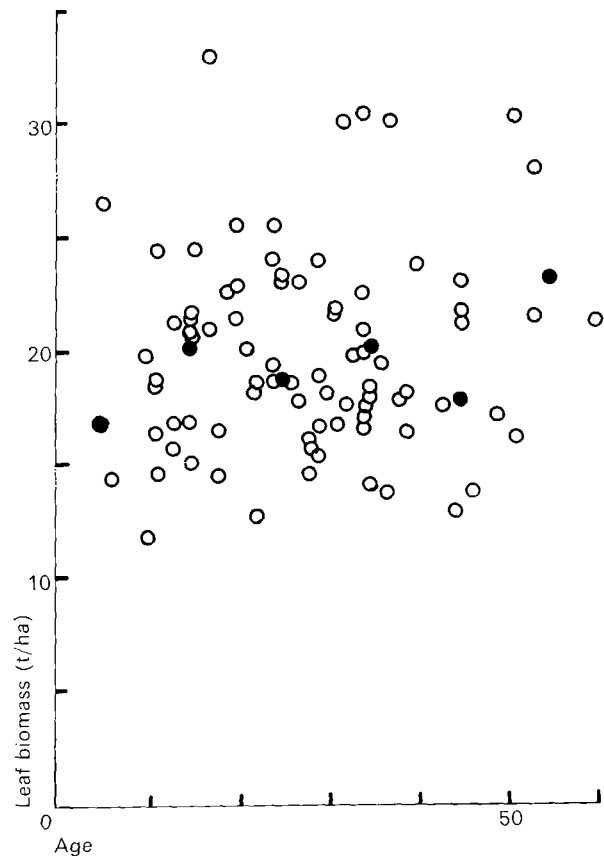


FIG. 5. The relation between age and leaf biomass of plantations of *Cryptomeria japonica* (relative stand density above 0.4). See the explanations of Fig. 3.
Sources: 6, 7, 31, 36, 37, 38, 39, 43, 47, 52.

much in relative stand density as in these materials. For example, in the experimental plots of *Pinus densiflora* (Satoo *et al.* 1955), relative stand density was above 0.7 for all plots. This trend suggests that by keeping stands at a higher relative stand density it is possible to increase leaf biomass and, consequently, primary production (Fig. 12), though consideration of other requirements from forestry practice are necessary. Figure 5 shows the relation of leaf biomass to age of the stands; leaf biomass does not seem to be influenced by the age of stands. Hatiya, Tochiaki and Narita (1966) reported that leaf biomass of stands of *Pinus densiflora* was greater in better sites. It was also reported (Satoo 1966, 1967) that leaf biomass of *Cryptomeria japonica* increased with increasing site index, which was expressed as the ratio of actual mean height of the stand to the height of site class I of the same age of corresponding regional yield tables. The same method was used here for a larger amount of materials of stands of *Cryptomeria japonica* of relative stand density above 0.4. As shown by Figure 6, the influence of site index (*S*) on leaf

biomass (\bar{F}) was clear ($r = 0.25^{**}$) and the relation was described as

$$\bar{F} \text{ (t/ha)} = 6.7S + 14.4.$$

For the 0.6-1.0 range of site index, to which most of the materials belong, the relation was

$$\bar{F} \text{ (t/ha)} = 12.7S + 9.6 \text{ (} r = 0.40^{**}\text{)}.$$

Leaf biomass increased with increasing site quality, and showed close positive correlations with relative stand density and with site index. If a positive correlation exists between relative stand density and site index, the relation of leaf biomass to one of these two factors could not be real, but merely a reflection of the relation with another factor. However, as a very low negative correlation was found between these two factors, the relation of leaf biomass to each of them may be independent of the other. As there are some regional differences in the systems of management of *Cryptomeria* forests, the leaf biomass was compared among

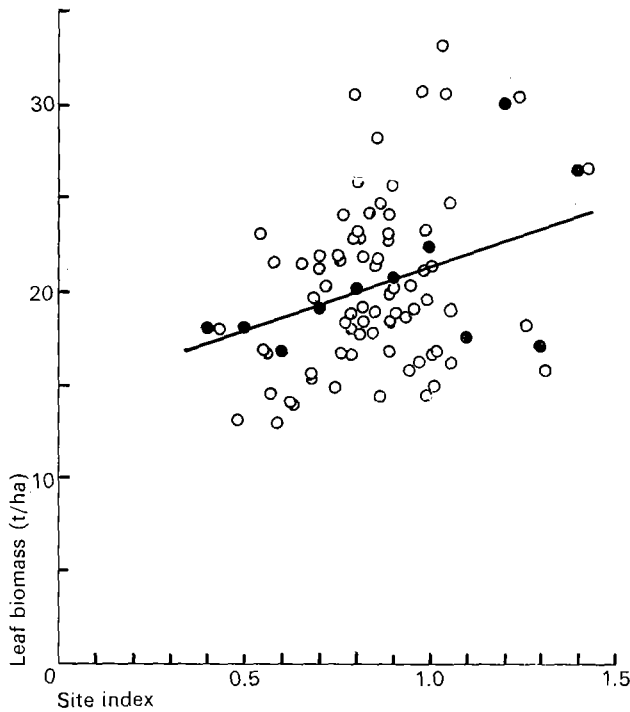


FIG. 6. Leaf biomass of plantations of *Cryptomeria japonica* in relation to site index (relative stand density above 0.4). Open circles: values for each stand; solid circles: means for every 0.1 of site index.
Sources: 6, 7, 31, 36, 37, 38, 39, 43, 47, 52.

regions, but, as seen from Table 4, differences by region were not recognizable.

The existing data of leaf biomass of closed stands of conifers in Japan are summarized in Table 5. The leaf biomass of stands of conifers differs widely by species, and differences as large as nearly ten times were observed between the extremes, in contrast to the very narrow range of leaf biomass of deciduous broad-leaved forests (Satoo 1969). Leaf biomass (\bar{F}) can be divided into the average life span of leaf (Z) and annual leaf production (ΔY_F), as

$$\bar{F}(\text{t/ha}) = \Delta Y_F(\text{t/ha}) \times Z(\text{years}).$$

TABLE 4. Leaf biomass of plantations of *Cryptomeria japonica* in different regions of Japan (relative stand density above 0.4)

Region	Number of plots	Leaf biomass (t/ha)	
		Mean	Range
Tohoku ¹	8	24.6	16-30
Kanto ²	18	20.2	14-28
Kinki ³	14	20.7	14-30
Kyusyu ⁴	37	18.5	12-33
Sikoku ⁴	5	20.4	17-22

1. North-eastern Honshu. 2. Near Tokyo. 3. Near Kyoto. 4. South-west.
Sources: 6, 7, 31, 36, 37, 38, 39, 43, 47, 52.

Z is calculated by dividing \bar{F} by ΔY_F which are estimated for each stand. In Figure 7, the mean of leaf biomass was plotted against both the mean of average life span of leaves and the mean of annual leaf production for each species. Between leaf biomass and average life span of leaves there was a linear relationship ($r = 0.87^{**}$) and this relation was described as

$$\bar{F}(\text{t/ha}) = 3.52(\text{t/ha}) \times Z.$$

No correlation was recognized between leaf biomass and annual leaf production. Annual leaf production did not differ much by species, and average annual leaf production for all species was 3.5 t/ha. The great difference of leaf biomass by species is mainly due to the difference in average life span of leaves by species, but not to the difference in the ability to produce leaves. The average life span of leaves seems to be longer in more shade-tolerant species.

In conifers, most of which are evergreen and have perennial leaves, seasonal change of leaf biomass and its age composition have large implications on productivity of forests. Hatiya *et al.* (1966) and Ando and Takeuti (1968) reported seasonal change of leaf biomass and leaf-fall in stands of *Pinus densiflora* and *Cryptomeria japonica*, respectively. Figure 8 shows seasonal change of leaf biomass, leaf-fall and age composition of leaves of a 20-year-old stand of *Pinus densiflora*. Though the sampling error was large, the general trend of the change of age composition of leaves may be understood. Very few

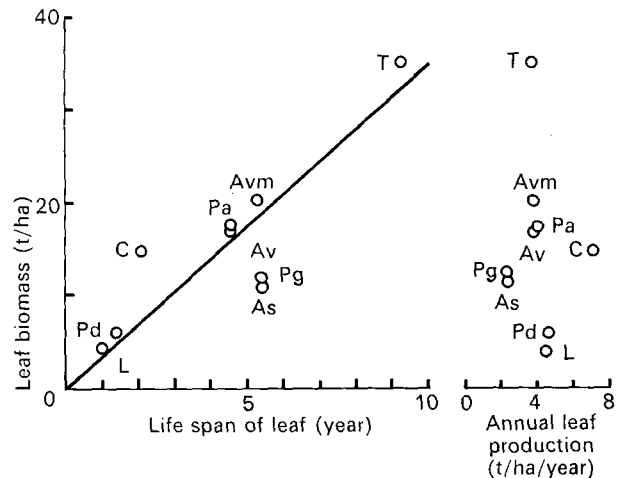


FIG. 7. The relations between leaf biomass per hectare and average life span of leaves and annual leaf production per hectare of stands of different species.

Abbreviations	Species	Number of plots	Sources
As	<i>Abies sachalinensis</i>	3	28, 52
Av	<i>A. veitchii</i>	7	35, 41
Avm	<i>A. veitchii</i> + <i>A. mariesii</i>	1	25
L	<i>Larix leptolepis</i>	4	10, 15, 28, 53
Pg	<i>Picea glehnii</i>	1	52
Pd	<i>Pinus densiflora</i>	37	14, 16, 18, 28, 29, 42, 54
C	<i>Chamaecyparis obtusa</i>	1	26
T	<i>Thujaopsis dolabrata</i>	3	28
P	<i>Picea abies</i>	6	28, 45

TABLE 5. Leaf biomass of stands of conifers in Japan

Species	Number of plots	Leaf biomass (t/ha)		Sources
		Mean	Range	
I. DRY WEIGHT				
<i>Abies firma</i>	3	19.8	17-21	12, 17
<i>A. sachalinensis</i>	5	13.3	8-19	28, 46, 52
<i>A. veitchii</i>	7	17.4	13-21	24, 41
<i>A. veitchii</i> + <i>A. mariesii</i>	1	20.8	—	25
<i>Larix leptolepis</i>	14	3.8	3-5	8, 9, 10, 15, 28, 33, 52, 53
<i>Picea glehnii</i>	1	12.3	—	52
<i>Pinus densiflora</i> ¹	87	6.3	4-10	1, 4, 14, 16, 17, 18, 22, 23, 28, 29, 42, 43, 52, 54
<i>P. thunbergii</i>	11	9.9	6-14	5, 19, 20, 50
<i>P. pumila</i>	4	21.7	17-25	34
<i>Cryptomeria japonica</i> ²	88	19.7	12-33	6, 7, 31, 36, 37, 38, 39, 43, 47, 52
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	11	13.7	10-19	21, 26, 30, 40, 44, 48, 49
<i>Thujaopsis dolabrata</i>	3	35.6	32-44	28
<i>Picea abies</i>	6	19.0	14-25	28, 45
<i>Pinus strobus</i>	4	8.1	7-10	32
<i>P. taeda</i>	7	8.4	4-12	3, 10, 49
<i>P. elliotii</i> var. <i>elliotti</i>	3	13.4	11-18	2
II. LEAF AREA INDEX				
<i>Abies veitchii</i>	7	10.0	8-13	35, 41
<i>Larix leptolepis</i>	1	3.9	—	52
<i>Thujaopsis dolabrata</i>	3	14.6	13-18	28

1. Stands of relative stand density above 0.3.
 2. Stands of relative stand density above 0.4.

data are available on the leaf biomass of undergrowth. Figure 9 shows the vertical distribution of leaves of a 39-year-old plantation of *Larix leptolepis*. The figure

shows the importance of leaf biomass of undergrowth, especially in leaf area. As seen from Table 1, undergrowth amounted to 18 per cent of the dry weight and 38 per cent of the leaf area of the stand, whereas it constituted only 4 per cent of total biomass. This has already been pointed out for a plantation of *Cinnamomum camphora* (Satoo 1968a). However, in forests of species having a large mass of leaves, undergrowth was almost nil, as seen from Table 2.

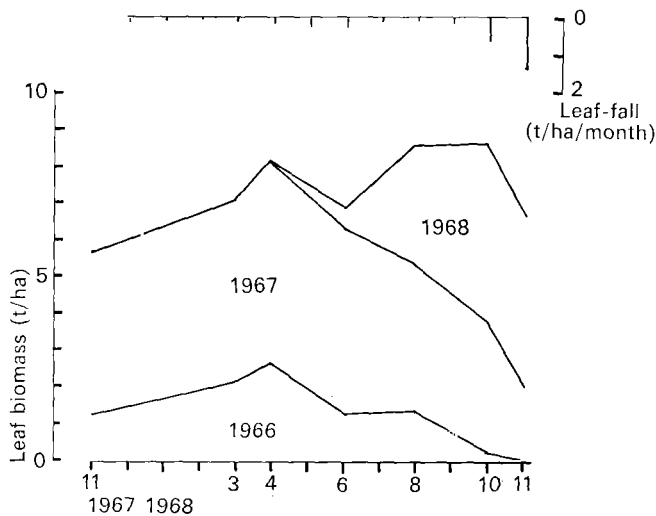


FIG. 8. Seasonal change of biomass of leaves of different ages and leaf-fall in a stand of *Pinus densiflora*. Sources: 54.

NET PRODUCTION

Data on net production are very few compared with data on biomass. Net production of the tree layer of a forest is estimated by two methods, namely the "harvest method" and the "non-destructive method". Suppose that Y_1 and Y_2 are the biomass of a stand at time t_1 and t_2 , respectively, and \bar{P} is net production during the time between t_1 and t_2 , then

$$Y_2 = Y_1 + \bar{P}, \quad P = Y_2 - Y_1 \quad (1)$$

if nothing is lost during the time between t_1 and t_2 . But parts of Y_1 and \bar{P} are in fact lost by litter-fall ($L = L_0 + L_n$) and grazing ($G = G_0 + G_n$) during this time, taking L_0 and G_0 as losses from Y_1 , and L_n and G_n as

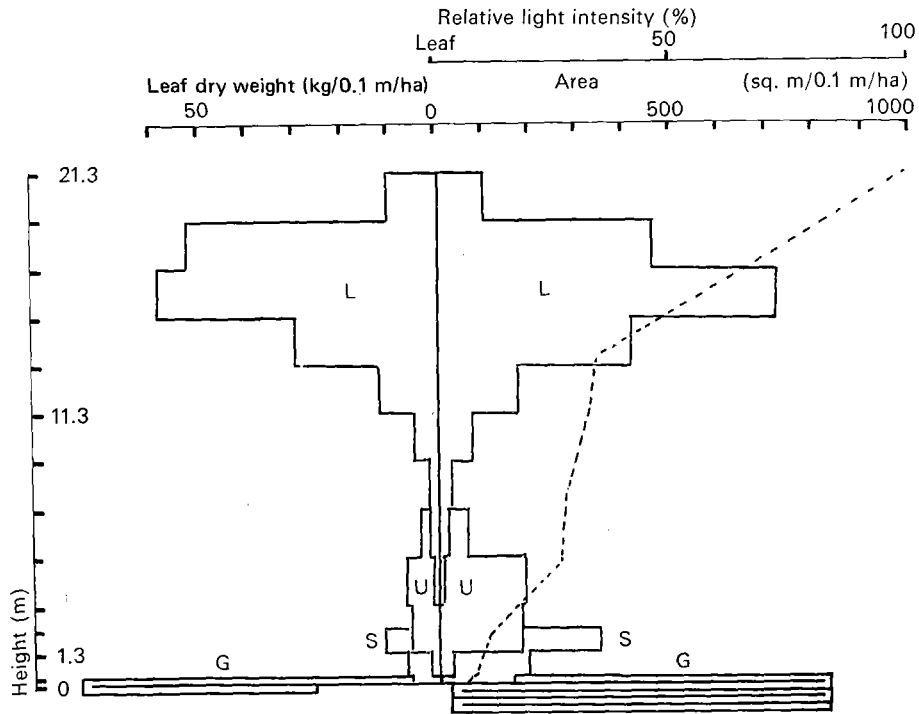


FIG. 9. Vertical distribution of leaf biomass and relative light intensity (broken lines) in a plantation of *Larix leptolepis*. L: overstorey larch; U: understorey deciduous broadleaved trees; S: shrub layer; G: ground vegetation. Sources: 53.

losses from \bar{P} . Then, if the biomass actually being measured at t_2 for Y_1 is Y'_1 and for Y_2 is Y'_2 ,

$$Y_1 = Y'_1 + L_0 + G_0 \tag{2}$$

and

$$Y_2 = Y'_2 + (L_0 + L_n) + (G_0 + G_n).$$

In the harvest method, measurable values are Y'_1 , Y'_2 , L and G , and the separation of L_n and L_0 and G_n and G_0 is very difficult.

$$\begin{aligned} \bar{P} &= Y'_2 - Y'_1 + L_n + G_n \\ &= \Delta Y'_S + L_n + G_n \\ &= (\Delta Y'_S + \Delta Y'_B + \Delta Y'_F + \Delta Y'_R + \dots) \\ &\quad + L_n + G_n \end{aligned} \tag{3}$$

where $\Delta Y'_S$, $\Delta Y'_B$, $\Delta Y'_F$, and $\Delta Y'_R$ are apparent production of total tree layer, stem, branch, leaf and root, respectively. $\Delta Y'_S$ and $\Delta Y'_B$ are determined by annual ring analysis, and $\Delta Y'_F$ is determined as

$$Y'_F = Y'_{F2} - Y'_{F1}$$

where Y'_{F2} and Y'_{F1} are total leaf mass and mass of old leaves at the time of harvest (t_2), respectively. In the harvest method, L_n and G_n are not measured in most cases and this produces some bias. In many cases minor components of trees such as flower, buds, and cones are neglected. Measurement of branch production is very time-consuming, separating leaves by age is very difficult or impossible in some species at the end of growing season, and we do not have as yet any realistic method

of estimating root production—though, in some of the literature a mere guess without any evidence is given. In the non-destructive method, measurable values are Y_1 , Y_2 , L and G .

$$\begin{aligned} \bar{P} &= Y'_2 - Y_1 + L + G \\ &= Y'_2 - (Y'_1 + L_0 + G_0) + (L_0 + L_n + G_0 + G_n) \\ &= Y'_2 - Y'_1 + L_n + G_n. \end{aligned} \tag{4}$$

Sampling errors in reference materials at t_1 and t_2 are so large that the practice is very difficult (Madgwick 1968). Since equations (3) and (4) are the same, the values obtained by the two methods ought to be the same.

Figure 10 shows seasonal change of biomass in a 20-year-old stand of *Pinus densiflora*. The biomass of a permanent plot was estimated from the reference materials from each different plot cut at each sampling time. Sometimes the change of biomass was negative and it was still negative after correcting for litter-fall. Loss by grazing, which seemed not so great, was not measured. Net production for the year from November 1967 to November 1968 was 7.7 t/ha for above-ground and 5.4 t/ha for the whole tree layer by the non-destructive method, while by the harvest method the values for the same period for the above-ground part only were 16.0 and 16.4 t/ha for sample plots cut at October and November 1968, respectively. The estimate by the non-destructive method was less than half of the values by the harvest method. It is supposed that the value by the

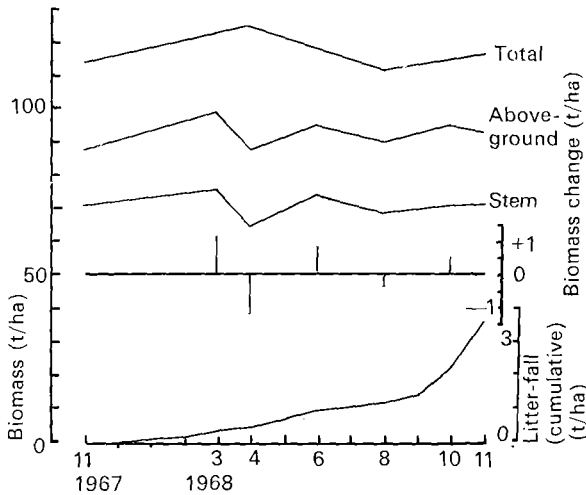


FIG. 10. Seasonal change of above-ground biomass of *Pinus densiflora* overstorey in a stand.
Source: 54.

non-destructive method was underestimated by sampling errors of the reference materials.

Almost all of the existing data on net production are by the harvest method. The existing data of net production of stands of conifers in Japan are summarized in Table 6. The net production of conifer plantations in Hokkaido was compared with deciduous broad-leaved forests within several kilometres and within the same altitudinal zone. Net production by coniferous planta-

tions was larger than that of deciduous broad-leaved forests and agricultural crops, except one plantation on poor soil (Satoo 1969). The distribution of matter produced by part of the tree is also shown in Table 6. The distribution ratio was rather variable by individual stand. Distribution to the stem, which is harvested in forestry, was only 50-60 per cent of net above-ground production. Very few studies were made on production by all layers of forests. Table 7 shows an example of production by all layers of a 39-year-old plantation of *Larix leptolepis*. The greater part of the net primary production of this ecosystem was due to the larch overstorey.

EFFICIENCY OF ABOVE-GROUND NET PRODUCTION BY LEAVES

Since net production is a product of photosynthesis, it can be divided into amount of leaves and production efficiency of leaves, as

$$\bar{P} = \bar{F} \times \bar{P}/\bar{F} = F \times E$$

and

$$P = F \times P/F = F \times E$$

where \bar{P} and P are above-ground net production per unit ground area of forest and per tree, respectively, and \bar{F} and F are leaf mass per unit ground area of forest and per tree, respectively. The quotients \bar{P}/\bar{F} and P/F , or E (net assimilation rate or net production efficiency) are derived values useful in comparing the production potentials of different forests. Figure 11 shows the relation between net above-ground production and both dry weight and net assimilation rate of leaves of individual

TABLE 6. Net production (above ground) of stands of conifers in Japan

Species	Number of plots	Leaf	Production (t/ha/year)		Tree	Sources
			Branch	Stem		
<i>Abies sachalinensis</i>	3	2.3 (23) ¹	1.8 (14)	6.3 (63)	10.4 (100)	28, 52
<i>A. veitchii</i>	7	3.8 (31)	2.3 (18)	6.6 (51)	12.8 (100)	35, 41
<i>A. veitchii</i> + <i>A. mariesii</i>	1	3.9 (41)	1.3 (14)	4.2 (45)	9.4 (100)	25
<i>Larix leptolepis</i>	4	4.5 (31)	3.1 (19)	7.4 (50)	15.0 (100)	10, 15, 28, 53
<i>Picea glehnii</i>	1	2.3 (30)	0.5 (7)	4.6 (63)	7.4 (100)	52
<i>Pinus densiflora</i>	37	4.7 (31)	2.8 (20)	6.6 (49)	13.5 (100)	14, 16, 18, 28, 29, 42, 54
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	1	7.2 (36)	5.3 (26)	7.6 (38)	20.1 (100)	26
<i>Thujopsis dolabrata</i>	3	3.6 (25)	1.8 (13)	9.3 (62)	14.7 (100)	28
<i>Picea abies</i>	5	4.1 (36)	1.1 (10)	6.0 (54)	11.2 (100)	28

1. Figures in parentheses are percentages distribution to each part of trees.

TABLE 7. Net production in a plantation of *Larix leptolepis* (t/ha/year)

	Larch overstorey	Broad-leaved understorey	Shrub layer	Ground vegetation	Total
Leaf	3.59	0.31	0.19	0.36	4.45
Woody parts	9.06	0.57	0.41	—	—
Stem	5.80	0.35	—	—	—
Branch	3.26	0.22	—	—	—
Above ground	12.64	0.88	0.60	—	—
TOTAL	—	—	—	1.70	—

Source: 53.

trees in a 21-year-old plantation of *Larix leptolepis*. Net above-ground production of trees was linearly proportional to their leaf mass ($r = 0.96^{**}$), while it was independent of net assimilation rate. This relation was also the same among plantations at different localities and of different ages of *Larix leptolepis* (Fig. 12) ($r = 0.99^{**}$). The relations were described as

$$P \text{ (kg/tree/year)} = 3.154F \text{ (kg/tree)}$$

and

$$\bar{P} \text{ (kg/ha ground/year)} = 3.328\bar{F} \text{ (kg/ha ground)}.$$

The net assimilation rate did not differ much for the two cases—3.154 kg/kg leaf/year for individual trees within a stand, and 3.328 kg/kg leaf/year for stands. In both cases net production was not affected by net

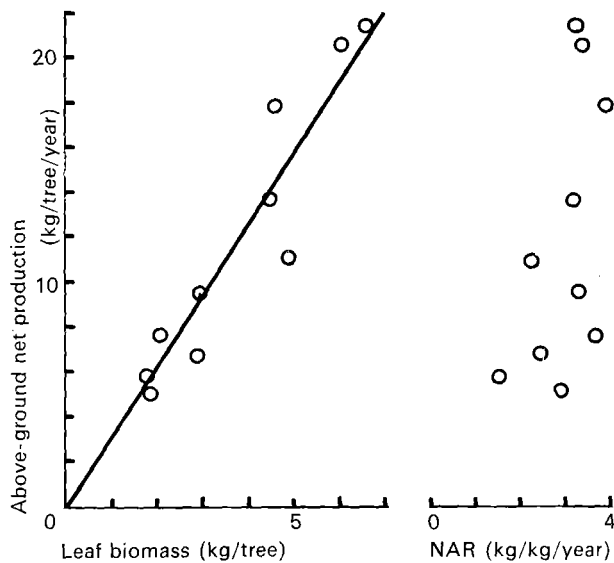


FIG. 11. Above-ground net production of individual trees of *Larix leptolepis* within a plantation, in relation to leaf biomass and net assimilation rate (NAR). Source: 28.

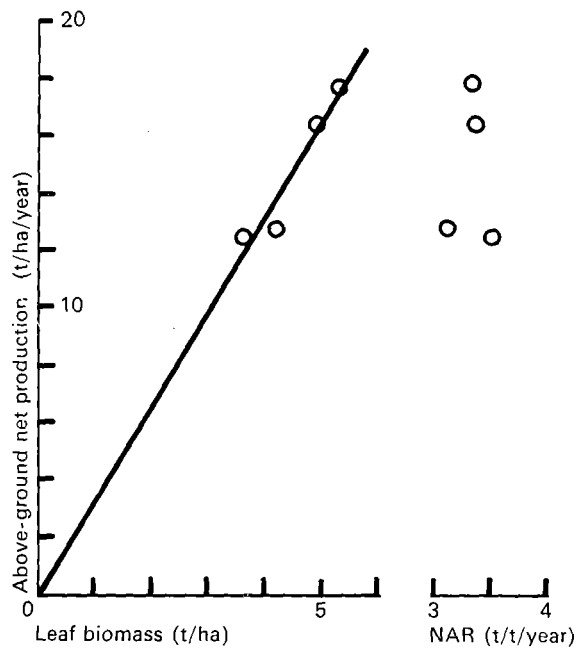


FIG. 12. Above-ground net production of plantations of *Larix leptolepis* in relation to leaf biomass and net assimilation rate (NAR).

Sources: 10, 15, 28, 53.

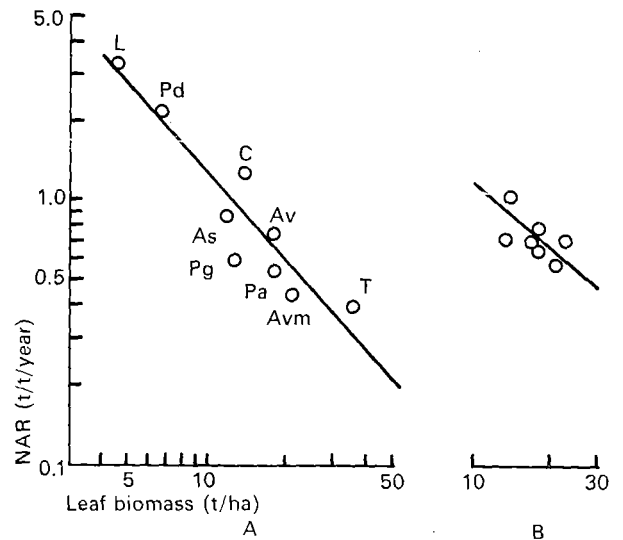


FIG. 13. Net assimilation rate (NAR) of stands of different species (A) and different stands of *Abies veitchii* (B) in relation to leaf biomass.

Abbreviations	Species	Number of plots	Sources
As	<i>Abies sachalinensis</i>	3	28, 52
Av	<i>A. veitchii</i>	7	35, 41
Avm	<i>A. veitchii</i> + <i>A. mariesii</i>	1	25
L	<i>Larix leptolepis</i>	4	10, 15, 28, 53
Pg	<i>Picea glehnii</i>	1	52
Pd	<i>Pinus densiflora</i>	37	13, 15, 18, 28, 29, 42, 54
C	<i>Chamaecyparis obtusa</i>	2	26, 44
T	<i>Thujaopsis dolabrata</i>	3	28
Pa	<i>Picea abies</i>	5	28

assimilation rate. Similar relations were found among individual trees in a plantation of *Abies sachalinensis*. Similar relations were already reported for *Pinus densiflora* (Satoo 1968b) and for *Betula maximowicziana* (Satoo 1969) for both individual trees and stands. Watson (1947) reported that the increase of dry matter of mangold plants was proportional to leaf area but independent of net assimilation rate. However, differences of net above-ground production among different species were not caused simply by differences either of leaf biomass or of net assimilation rate.

The net assimilation rate of stands of conifers in Japan were calculated from the existing data of net above-ground production and leaf biomass of stands and are summarized in Table 8. Stands of species having a larger mass of leaves seem to have a lower net assimilation rate. This relation is clearly shown by Figure 13A.

When leaf biomass (\bar{F}) and net assimilation rate (E) were plotted on a double logarithmic scale, a linear relation ($r = -0.93^{**}$) was found between the two, and expressed as

$$\log E \text{ (t/t leaf/year)} = -1.0983 \log \bar{F} \text{ (t/ha)} + 1.1961.$$

A similar trend (Fig. 13B) was found among individual stands of *Abies veitchii* ($r = -0.89^{**}$) and described as

$$\log E \text{ (t/t leaf/year)} = -0.8134 \log \bar{F} \text{ (t/ha)} + 0.8716.$$

These relations may be due to the fact that stands with a larger mass of leaves have a lower mean photosynthetic rate of leaves, owing to mutual shading. Watson (1958) reported inverse correlations between net assimilation rate and leaf area index within, as well as among, varieties of crop plants, though the relations shown by him were linear.

TABLE 8. Net assimilation rate of stands of conifers in Japan

Species	Number of plots	Net assimilation rate		Sources
		Mean	Range	
I. LEAF DRY WEIGHT BASIS				
(t/t leaves/year)				
<i>Abies sachalinensis</i>	3	0.885	0.807-1.117	28, 52
<i>A. veitchii</i>	7	0.763	0.580-1.017	35, 41
<i>A. veitchii</i> (nursery)	2	1.111	1.044-1.177	35, 41
<i>A. veitchii</i> + <i>A. mariesii</i>	1	0.452	—	25
<i>Larix leptolepis</i>	4	3.445	3.071-3.528	10, 15, 28, 53
<i>Picea glehnii</i>	1	0.604	—	52
<i>Pinus densiflora</i>	37	2.261	1.313-3.197	14, 16, 18, 28, 29, 42, 54
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	2	1.306	1.294-1.317	26, 44
<i>Thujopsis dolabrata</i>	3	0.409	0.373-0.442	28
<i>Picea abies</i>	5	0.644	0.434-0.792	28
II. LEAF AREA BASIS				
(t/ha leaves/year)				
<i>Abies veitchii</i>	7	1.321	1.017-1.844	35, 41
<i>Larix leptolepis</i>	1	2.981	—	53
<i>Thujopsis dolabrata</i>	3	0.996	0.908-1.076	28

Sources of data

1. Aiba, Kawana and Sasaki 1968.
2. Akai, Furuno and Sano 1969.
3. Akai *et al.* 1968.
4. Ando 1962.
5. Ando 1965.
6. Ando and Takeuti 1968.
7. Ando *et al.* 1968.
8. Asada and Kan 1967.
9. Asada *et al.* 1968.
10. Chiba and Nagano 1967.
11. Furuno, Akai and Sano 1968.
12. Furuno and Kawanabe 1967.
13. Hatiya and Ando 1965.
14. Hatiya, Doi and Kobayashi 1965.
15. Hatiya, Tochiaki and Fujimori 1966.
16. Hatiya, Tochiaki and Narita 1966.
17. Hatiya *et al.* 1966.
18. Hatiya *et al.* 1968.
19. Kabaya, Ikusima and Numata 1964.
20. Kabaya and Satoo 1968.

21. Kan *et al.* 1964.
22. Kato 1968.
23. Kato, Mori and Satō 1967.
24. Kawanabe, Shidei and Iwatubo 1963.
25. Kimura 1963.
26. Morikawa 1969.
27. Sasa 1969.
28. Satoo, unpublished.
29. Satoo, Nakamura and Senda 1955.
30. Satoo and Senda 1958.
31. Satoo and Senda 1966.
32. Senda and Satoo 1956.
33. Shibamoto 1951.
34. Shidei 1963.
35. Tadaki, Hatiya and Miyauchi 1967.
36. Tadaki and Kawasaki 1966.
37. Tadaki, Ogata and Nagatomo 1966.
38. Tadaki, Ogata and Nagatomo 1967.
39. Tadaki *et al.* 1964.
40. Tadaki *et al.* 1966.
41. Tadaki *et al.* 1968.
42. Tochiaki and Hatiya 1966.
43. Tsutsumi 1962.
44. Yamakura, Saito and Shidei 1969.
45. Yoshimura 1967.
46. Yoshimura, Manabe and Okubo 1967.
47. Yoshioka and Miyagawa 1965.
48. Yuasa 1968.
49. Yuasa and Ito 1967a.
50. Yuasa and Ito 1967b.
51. Yuasa and Ito 1967c.
52. Joint studies on forest productivity of four universities.
53. JIBP-PT-66-Koiwai.
54. JIBP-PT-67/68-Okita.

Résumé

La production primaire des forêts de conifères du Japon (T. Satoo)

La présente communication est une synthèse des données existantes sur la productivité primaire des forêts de conifères, naturelles ou plantées, du Japon. Le Japon compte 40 espèces indigènes de conifères, dont 5 sont largement plantées. De plus, des espèces exotiques ont été introduites.

Vu leur grande valeur économique, les forêts et plantations de conifères ont été largement étudiées du point de vue de leur productivité, mais par des méthodes souvent différentes (Satoo a publié en 1969 une discussion de ces méthodes). La synthèse ici réalisée est donc plutôt un essai, dont on espère qu'il pourra constituer un point de départ pour des recherches plus avancées dans le cadre du PBI.

Biomasse totale. En matière forestière, la biomasse n'est pas une mesure de productivité, car elle est fonction de l'âge de la matière qui s'accumule d'année en année dans les troncs. Comme la sylviculture s'intéresse plutôt à ces derniers, on ne dispose guère de données complètes sur la biomasse d'une phytocénose forestière.

Le tableau 1 (voir texte original) fournit cependant de tels renseignements pour une plantation de *Larix leptolepis* âgée de trente-neuf ans; le tableau 2 donne, pour divers types forestiers, les valeurs de la biomasse de la strate au sol, ainsi que la masse foliaire des arbres. La biomasse de la strate au sol est peu importante et décroît lorsque augmente la masse des feuilles, en raison de l'ombrage.

L'étude de peuplements de *Cryptomeria japonica* et *Pinus densiflora* a montré qu'il existe une relation très nette (fig. 1) bien que non totalement linéaire entre la

biomasse des troncs et la biomasse totale aérienne des arbres; cette relation est particulièrement précieuse, car elle permet d'utiliser les nombreuses données qu'on possède sur le volume des troncs pour passer à la biomasse entière de la phytocénose.

Densité du peuplement et biomasse des branches. En partant de l'équation de Reineke (1933) établie pour *Cryptomeria japonica* par Sakaguchi (1961),

$$\log N_{\max} = 1.6307 \log D + 5510$$

où N_{\max} est le maximum possible d'arbres de diamètre moyen D à l'hectare, on peut calculer la densité relative du peuplement, qui est le rapport du nombre actuel d'arbres au N_{\max} qu'on peut espérer.

Jusqu'à une densité relative de 0,4, la biomasse des branches augmente avec la densité relative du peuplement mais, au-delà, la densité ne paraît plus influencer cette biomasse (fig. 2); le tableau 3 montre que les peuplements de *Cryptomeria* dont la densité relative est supérieure à 0,4 et l'âge supérieur à trente ans ont une biomasse des branches qui est la même — 12,1 à 12,6 t/ha en moyenne — quelle que soit la région ou quel que soit le mode d'aménagement.

Dans des peuplements très denses, un auto-élagage sévère peut produire une réduction de la biomasse des branches.

Biomasse des feuilles. La biomasse foliaire ne croît pas indéfiniment; elle se stabilise et peu de facteurs peuvent l'influencer.

Divers auteurs rapportent que la biomasse foliaire n'est pas influencée par la densité du peuplement

(Möller, 1945; Satoo *et al.*, 1955; etc.). Cependant, si l'on porte en graphique toutes les données disponibles de biomasse foliaire de peuplements de *Cryptomeria japonica* en fonction de la densité relative, on obtient la relation représentée à la figure 4; dans l'échelle des densités relatives 0,4 à 0,9, la relation s'exprime par:

$$\bar{F} \text{ (t/ha)} = 11,8 R = 12,6 \text{ (} r = 0,70^{**}\text{)}.$$

La même tendance se retrouve chez *Pinus densiflora*. Elle incite à penser qu'en maintenant les peuplements très denses on peut augmenter la biomasse foliaire et, à partir de là, la productivité primaire (fig. 12).

La figure 5 montre que la biomasse foliaire n'est pas influencée par l'âge du peuplement.

La biomasse foliaire augmente avec la qualité du site, c'est-à-dire avec l'index de site (rapport de la hauteur moyenne du peuplement à la hauteur du site de classe I du même âge donné par les tables régionales de productivité). Pour des peuplements de *Cryptomeria* de densité relative supérieure à 0,4 et l'index de site de 0,6 à 1,0, on a trouvé la relation suivante (fig. 6):

$$\bar{F} \text{ (t/ha)} = 12,7 S = 9,6 \text{ (} r = 0,40^{**}\text{)}.$$

Des données sur la biomasse foliaire de peuplements formés de conifères du Japon sont rassemblées au tableau 5. Cette biomasse varie, selon les espèces, dans des proportions de 1 à 10, en contraste avec l'amplitude très étroite des espèces feuillues caducifoliées.

La biomasse foliaire est le produit de la production annuelle de feuille ΔYF par la durée de vie foliaire moyenne Z :

$$\bar{F} \text{ (t/ha)} = \Delta YF \text{ (t/ha)} \times Z \text{ (années)}.$$

La figure 7 montre qu'il existe une relation linéaire entre la biomasse foliaire et la durée de vie foliaire moyenne, mais pas entre la biomasse et la productivité, qui est de 3,5 t/ha pour toutes les espèces.

Des changements saisonniers de la biomasse foliaire, de la chute de litière et de la composition en âge des feuilles ont été mis en évidence chez *Cryptomeria japonica* et chez *Pinus densiflora* (fig. 8); de tels changements peuvent avoir de larges implications sur la productivité forestière.

La distribution verticale de la biomasse foliaire est importante à considérer, surtout en ce qui concerne la surface foliaire; la figure 9 montre, dans un mode original de représentation graphique, l'importance de la surface foliaire des strates au sol pour capter le peu de lumière infiltrée sous le couvert des arbres.

Productivité nette. La productivité nette de la strate d'arbres d'une forêt est estimée par deux méthodes distinctes: la méthode de récolte, et la méthode non destructive (voir Duvigneaud, dans ce volume). Des études

comparatives faites sur un peuplement de *Pinus densiflora* de vingt ans ont donné, pour la période de novembre 1967 à novembre 1968, une productivité primaire des organes aériens de: 7,7 t/ha, par la méthode non destructive; 16,4 t/ha, par la méthode de récolte.

La méthode non destructive donne des résultats beaucoup trop bas (déjà montré par Madgwick, 1968, sur *Pinus virginiana*), et la quasi-totalité des données sur la productivité primaire nette ont été obtenues par la méthode de récolte; ces données, pour les peuplements de conifères du Japon (parties aériennes des arbres), sont résumées au tableau 6, qui donne aussi les productivités partielles respectives des troncs, branches et feuilles.

Dans une même zone régionale et altitudinale de Hokkaido les plantations de conifères montrent une productivité plus forte que celle des forêts caducifoliées ou des cultures agricoles.

Le tableau 7 donne un exemple de la productivité aérienne totale d'une plantation de *Larix leptolepis* de trente-neuf ans.

Efficacité de la production nette des feuilles (au-dessus du sol).

$$E = \frac{P}{\bar{F}}, \text{ ou } P = EF,$$

c'est-à-dire que l'efficacité de production nette (ou rapport d'assimilation nette) est le rapport de la productivité nette (par unité de surface forestière ou par arbre) à la biomasse foliaire.

Chez *Larix leptolepis*, la productivité nette au-dessus du sol est linéairement proportionnelle à la masse foliaire, qu'il s'agisse d'arbres individuels dans une même plantation (fig. 11) ou de plantations d'âges divers dans des localités différentes. Les relations sont respectivement:

$$\begin{aligned} P \text{ (kg/arbre/an)} &= 3,154 F \text{ (kg/arbre)} \text{ (} r = 0,96^{**}\text{)}. \\ \bar{P} \text{ (kg/ha/an)} &= 3,328 \bar{F} \text{ (kg/ha)} \text{ (} r = 0,99^{**}\text{)}. \end{aligned}$$

On voit d'autre part que la productivité nette n'est pas affectée par le rapport d'assimilation nette E .

Des relations similaires ont été trouvées chez de nombreuses autres espèces.

Puisque la biomasse foliaire d'un peuplement adulte est spécifique de l'espèce considérée, il a été possible de calculer le rapport d'assimilation nette pour les peuplements des diverses espèces de conifères du Japon. Les résultats sont rassemblés au tableau 8. Les peuplements d'espèces ayant la plus large masse de feuilles paraissent avoir le rapport d'assimilation nette le plus bas (fig. 13, A), ce qui pourrait être dû à un ombrage mutuel des feuilles.

Bibliography / Bibliographie

- AIBA, Y.; KAWANA, A.; SASAKI, I. 1968. Productivity and site class of *Pinus densiflora* forests. *Trans. 79th Mtg., Jap. For. Soc.* (1968), p. 89-90. (In Japanese.)
- AKAI, T.; FURUNO, T.; SANO, S. 1969. Primary production in young stands of *Pinus elliottii* var. *elliottii*. 1. Biomass and environment within stands. *80th Mtg., Jap. For. Soc.* (1969). (Abstr. n° 455) (In Japanese.)
- et al. 1968. Mechanisms of matter production in young loblolly pine forests. *Bull. Kyoto Univ. For.*, vol. 40, p. 26-49. (In Japanese.)
- ANDO, T. 1962. Growth analysis of the natural stands of Japanese red pine (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.). 2. Analysis of stand density and growth. *Bull. Govt. For. Exp. Sta., Tokyo*, no. 147, p. 45-77. (In Japanese with English summary.)
- . 1965. Estimation of dry matter and growth analysis of the young stand of Japanese black pine (*Pinus thunbergii*). *Advanc. Frontiers Pl. Sci.*, vol. 10, p. 1-10.
- ; TAKEUTI, I. 1968. Change of biomass in young plantations of *Cryptomeria japonica* from April to November. *79th Mtg., Jap. For. Soc.* (1968). Abstr. p. 39-40. (In Japanese.)
- et al. 1968. Studies on the system of density control of sugi, (*Cryptomeria japonica*) stands. *Bull. Govt. For. Exp. Sta., Tokyo*, no. 209, p. 1-76. (In Japanese with English summary.)
- ASADA, S.; KAN, M. 1967. Biomass in plantations of *Larix leptolepis*. In: Satoo, T. (ed.) *Interim Rept. 1966, Primary production of managed forests*, p. 31-2. (Special Project Research no. 95627.) (In Japanese.)
- et al. 1968. Primary production of plantations of *Larix leptolepis* on the foot of Mt. Asama. In: Satoo, T. (ed.) *Interim Rept. 1967, Primary production of managed forests* p. 35-9. (Special Project Research no. 955018.) (In Japanese.)
- CHIBA, M.; NAGANO, S. 1967. Primary production of a plantation of *Larix leptolepis*. In: Satoo, T. (ed.) *Interim Rept. 1966, Primary production of managed forests*, p. 29-30. (Special Project Research no. 95627.) (In Japanese.)
- FURUNO, T.; AKAI, T.; SANO, S. 1968. Primary production in young plantations of *Pinus taeda*. 1. Biomass aboveground. *79th Mtg., Jap. For. Soc.* (1968), Abstr. p. 33-4. (In Japanese.)
- ; KAWANABE, S. 1967. Investigations on the productivity of Japanese fir (*Abies firma* Sieb. et Zucc.) and hemlock (*Tsuga sieboldii* Carr.) stands in Kyoto University Forest in Wakayama. 1. On the growth of Japanese fir stands. *Bull. Kyoto Univ. For.*, vol. 39, p. 9-26. (In Japanese with English summary.)
- HATIYA, K.; ANDO, T. 1965. Stand density and growth of plantations of *Cryptomeria japonica*. *Trans. 75th Mtg., Jap. For. Soc.* (1964), p. 340-2. (In Japanese.)
- ; DOI, K.; KOBAYASHI, R. 1965. Analysis of growth in Japanese red pine (*Pinus densiflora*) stands. *Bull. Govt. For. Exp. Sta., Tokyo*, p. 75-88. (In Japanese with English summary.)
- ; TOCHIYAKI, K.; FUJIMORI, T. 1966. Analysis of growth of a young larch (*Larix leptolepis*) plantation with excessively high stand density. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 48, p. 445-8. (In Japanese.)
- ; —; NARITA, T. 1966. Analysis of growth in natural forests of *Pinus densiflora*, relations between site quality and growth. *Trans. 76th Mtg., Jap. For. Soc.* (1965), p. 161-2. (In Japanese.)
- et al. 1966. Studies on the seasonal variation of leaf and leaf-fall amount in Japanese red pine (*Pinus densiflora*) stands. *Bull. Govt. For. Exp. Sta., Tokyo*, no. 191, p. 101-13. (In Japanese with English summary.)
- et al. 1968. Primary production of plantation of *Pinus densiflora*, relation between production and age of high density stands. In: Satoo, T. (ed.), *Interim Rept. 1967, Primary production of managed forests*, p. 27-8. (Special Project Research no. 955018.) (In Japanese.)
- KABAYA, H.; IKUSIMA, I.; NUMATA, M. 1964. Growth and thinning of *Pinus thunbergii* stand, ecological studies of coastal pine forest. 1. *Bull. Marine Lab., Chiba Univ.*, vol. 6, p. 1-26. (In Japanese with English summary.)
- ; SATOO, T. 1968. Methods of estimation of biomass, growth, and nitrogen in a stand of *Pinus thunbergii*. *Trans. 79th Mtg., Jap. For. Soc.* (1968), p. 93-4. (In Japanese.)
- KAN, M. et al. 1964. On productivity of evergreen broadleaved forests. 2. On forests of *Castanopsis cuspidata*. *Trans. 74th Mtg., Jap. For. Soc.* (1963), p. 171-2. (In Japanese.)
- KATO, R., 1968. Primary production of plantations of *Pinus densiflora*. In: Satoo, T. (ed.), *Interim Rept. 1967, Primary production of managed forests*, p. 30-3. (Special Project Research no. 955018.) (In Japanese.)
- ; MORI, M.; SATO, S. 1967. Studies on the tending of Akamatsu (*Pinus densiflora*) stands in Tohoku district. 2. Past and present states of the experimental plots comparing various thinning schedule at Kuji. *Annu. Rep. Tohoku Branch, Govt. For. Exp. Sta.*, vol. 8, p. 117-39. (In Japanese.)
- KAWANABE, S.; SHIDEI, T.; IWATUBO, G. 1963. Productivity of *Pinus densiflora* in Japan and *P. excelsa* and *P. longifolia* in Pakistan. *Trans. 72nd Mtg., Jap. For. Soc.* (1962), p. 242-4. (In Japanese.)
- KIMURA, M. 1963. Dynamics of vegetation in relation to soil development in northern Yatsugatake Mountains. *Jap. J. Bot.*, vol. 18, p. 255-87.
- KIRA, T. (ed.) 1967. *List of Japanese literature pertaining to the primary production and community metabolism of forests*. Osaka. PT Section of Japanese International Biological Project (JIBP), Sectional Committee, 27 p.
- ; SHIDEI, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different ecosystems of the western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, vol. 17, p. 70-87.
- MADGWICK, H. A. I. 1968. Seasonal changes in biomass and annual production of an old-field *Pinus virginiana* stand. *Ecology*, vol. 49, p. 149-52.
- MÖLLER, C. M. 1945. Untersuchungen über Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes. *Forsil. Forsöksv. Danm.*, vol. 17, p. 1-287.
- MORIKAWA, Y. 1969. Diurnal and seasonal variations of transpiration of *Chamaecyparis obtusa*. Thesis for Master's Degree, University of Tokyo (unpublished). (In Japanese.)
- REINEKE, L. H. 1933. Perfecting a stand density index for even-aged forests. *J. agric. Res.*, vol. 46, p. 627-38.
- SAKAGUCHI, K. 1961. Studies on basic factors in thinning. *Bull. Govt. For. Exp. Sta., Tokyo*, no. 131, p. 1-95. (In Japanese with English summary.)
- SASA, T. 1969. Mineral cycling in natural forests of *Abies firma* and *Tsuga sieboldii*. Thesis for Master's Degree, University of Tokyo (unpublished). (In Japanese.)
- SATOO, T. 1952. *Sylviculture*. Tokyo, Asakura, p. 87.

- . 1966. Production and distribution of dry matter in forest ecosystems. *Misc. Inform. Tokyo Univ. For.*, vol. 16, p. 1-15.
- . 1967. Efficiency and quantity of leaves of closed stands of *Cryptomeria japonica* as influenced by site quality. *14th IUFRO Congr., Munich*, Paper no. 2, p. 396-404.
- . 1968a. Materials for the studies of growth in stands. 7. Primary production and distribution of produced matter in a plantation of *Cinnamomum camphora*. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 64, p. 241-75.
- . 1968b. Primary production relations in woodlands of *Pinus densiflora*. In: Young, H. E. (ed.) *Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, p. 52-80. University of Maine Press, 245 p.
- . 1970. A synthesis of studies by the harvest method: Primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan. In: Reichle, D. E. (ed.), *Analysis of Temperate Forest Ecosystem*, Heidelberg and New York, 1970, Springer.
- ; NAKAMURA, K.; SENDA, M. 1955. Materials for the studies of growth in stands. 1. Young stands of Japanese red pine of various densities. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 48, p. 65-90. (In Japanese with English summary.)
- ; SENDA, M. 1958. Materials for the studies of growth in stands. 4. Amount of leaves and production of wood in a young plantation of *Chamaecyparis obtusa*. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 54, p. 71-100. (In Japanese with English summary.)
- ; ———. 1966. Materials for the studies of growth in stands. 6. Biomass, dry matter production and efficiency of leaves in a young *Cryptomeria* plantation. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 62, p. 117-46. (In Japanese with English summary.)
- SENDA, M.; SATOO, T. 1956. Materials for the studies of growth in stands. 2. White pine stands of various densities in Hokkaido. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 52, p. 15-31. (In Japanese with English summary.)
- *et al.* 1952. Some aspects of growth in stands, an analysis of pine stands of different spacing: a preliminary report. *Bull. Tokyo Univ. For.*, vol. 43, p. 49-57. (In Japanese with English summary.)
- SHIBAMOTO, T. 1951. Productivity of forest soils in Japan and fertilizers for plantations. *Midori*, vol. 3, no. 3, p. 9-16. (In Japanese.)
- SHIDEI, T. 1963. Productivity of haimatsu (*Pinus pumila*), community growing in alpine zone of Tateyama-range. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 45, p. 169-73. (In Japanese with English summary.)
- TADAKI, Y.; HATIYA, K.; MIYAUCHI, H. 1967. Studies on the production structure of forest. 12. Primary productivity of *Abies veitchii* in the natural forest at Mt. Fuji. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 49, p. 421-8.
- ; KAWASAKI, Y. 1966. Studies on the production structure of forest. 9. Primary productivity of a young *Cryptomeria* plantation with excessively high stand density. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 48, p. 55-61.
- ; OGATA, N.; NAGATOMO, Y. 1966. The dry matter productivity in several stands of *Cryptomeria japonica* in Kyushu. *Bull. Govt. For. Exp. Sta., Tokyo*, no. 173, p. 45-66. (In Japanese with English summary.)
- ; OGATA, N.; NAGATOMO, Y. 1967. Studies on production structure of forest. 11. Primary productivities of 28-year-old plantations of *Cryptomeria* of cuttings and seedlings origin. *Bull. Govt. For. Exp. Sta., Tokyo*, no. 197, p. 47-65. (In Japanese with English summary.)
- *et al.* 1964. Studies on production structure of forest. 6. Productivities on scaffolding producing stands of *Cryptomeria japonica*. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 46, p. 246-53. (In Japanese with English summary.)
- *et al.* 1966. Studies on production structure of forest. 10. Primary productivity of an unthinned 45-year-old stand of *Chamaecyparis obtusa*. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 48, p. 387-93. (In Japanese with English summary.)
- *et al.* 1968. Further report on primary productivity of *Abies veitchii* forests. *79th Mtg., Jap. For. Soc. (1968)*, *Abstr.*, p. 45-6. (In Japanese.)
- TOCHIAKI, K.; HATIYA, K. 1966. A comparison of plantations of *Pinus densiflora* planted in different arrangement. *Trans. 76th Mtg., Jap. For. Soc. (1965)*, p. 293-5. (In Japanese.)
- TSUTSUMI, T. 1962. Studies on nutrition and fertilization of some important Japanese conifers. *Bull. Govt. For. Exp. Sta., Tokyo*, p. 137, p. 1-158. (In Japanese with English summary.)
- WATSON, D. J. 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops. 2. The effect of varying nutrient supply on net assimilation rate and leaf area. *Ann. Bot. n.s.*, vol. 11, p. 375-407.
- . 1958. The dependence of net assimilation rate on leaf area index. *Ann. Bot. n.s.*, vol. 22; p. 37-54.
- YAMAKURA, T.; SAITO, H.; SHIDEI, T. 1969. Primary production in a 40-year-old plantation of *Chamaecyparis obtusa*. *80th Mtg., Jap. For. Soc. (1969)*, *Abstr.* no. 453. (In Japanese.)
- YOSHIMURA, K. 1967. Growth and biomass of Norway spruce forest in Ashu Experimental Forest. *Bull. Kyoto Univ. For.*, vol. 39, p. 27-34. (In Japanese with English summary.)
- ; MANABE, I.; OKUBO, K. 1967. Studies on natural forests of *Abies sachalinensis*. 1. Biomass aboveground of natural forests and forests selectively cut. *Proc. 16th Mtg., Hokkaido Branch, Jap. For. Soc.*, p. 24-6. (In Japanese.)
- YOSHIOKA, K.; MIYAGAWA, Y. 1965. On the productivity with the difference of stand density in sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don). *Bull. Nagasaki Agr. & For. Exp. Sta., Sect. For.* vol. 1, p. 34-43. (In Japanese with English summary.)
- YUASA, Y. 1968. Biomass in plantations of *Chamaecyparis obtusa*. In: Satoo, T. (ed.), *Interim Rept. 1967, Primary production of managed forests*, p. 43-5. (Special Project Research no. 955018.) (In Japanese.)
- ; ITO, E. 1967a. Productivity of forests of *Chamaecyparis obtusa* in Tenryu. *Trans. 77th Mtg., Jap. For. Soc. (1966)*, p. 220-2. (In Japanese.)
- ; ———. 1967b. Productivity of young plantations of *Pinus taeda*. *Trans. 78th Mtg., Jap. For. Soc. (1967)*, p. 115-7. (In Japanese.)
- ; ———. 1967c. Leaf biomass in woodlands of *Pinus thunbergii*. *Proc. 15th Mtg., Central Japan Branch, Jap. For. Soc.*, p. 87-93. (In Japanese.)

Le pin maritime (*Pinus pinaster*) dans les Landes de Gascogne

B. Lemoine
Station de recherches forestières,
INRA-CNRS,
Bordeaux (France)

SOMMAIRE

Données sur la production du pin maritime dans la région des landes

Etude des relations d'allométrie concernant le volume des peuplements en liaison avec certaines caractéristiques de la station

Définitions et généralités

Les relations d'allométrie concernant l'arbre moyen des peuplements de pin maritime

Variabilité de certaines conditions climatiques et pédoclimatiques dans les Landes de Gascogne

Influence du climat et du pédoclimat sur la relation d'allométrie [A]

Conclusion

Summary

Bibliographie/Bibliography

DONNÉES SUR LA PRODUCTION DU PIN MARITIME DANS LA RÉGION DES LANDES

La région concernée est le "triangle" des Landes de Gascogne, entre l'océan Atlantique et les vallées de l'Adour et de la Garonne. Elle porte environ un million d'hectares de pin maritime (*Pinus pinaster*) assis essentiellement sur la formation classiquement appelée sable des Landes.

La pluviosité de cette zone est relativement élevée, de 700 à 1 100 mm par an, avec un minimum en juillet-août. Les températures sont relativement douces (janvier, 6 à 4,5°; juillet, 20 à 21°) quoique la région ne soit pas exempte de gelée (de quelques jours à l'ouest jusqu'à soixante-dix à cent jours dans l'est).

Il n'est pas exclu que notre table reste valable au nord de la région considérée (mais toujours dans la zone atlantique). Ce point reste cependant à vérifier.

Deux tables de production ont été établies par Decourt et Lemoine (1969). Ceux-ci se sont aperçus en effet qu'il n'était pas possible de construire une seule table de production pour la forêt landaise, mais qu'il était nécessaire de distinguer deux types de peuplements: les peuplements de dunes et les peuplements de landes, dont les caractéristiques dendrométriques étaient significativement différentes, sauf toutefois en ce qui concerne la croissance en hauteur.

De ces tables, on peut tirer les principales caractéristiques suivantes pour la pinède landaise (valeurs optimales pour des peuplements pleins et homogènes):

1. Peuplements des landes

L'accroissement moyen (en volume de bois fort sur écorce par hectare) est maximal entre 40 et 45 ans; il s'échelonne entre 3,5 m³/ha/an pour la classe 5 (hauteur dominante à 62 ans: 15,4 mètres) et 13,4 m³/ha/an pour la classe 1 (hauteur dominante à 62 ans: 28,6 mètres).

L'accroissement courant est maximal entre 24 et 28 ans: de 5,2 m³/ha/an pour la classe 5 à 19,8 m³/ha/an pour la classe 1.

2. Peuplements des dunes

L'accroissement moyen est également maximal entre 40 et 45 ans; il s'échelonne entre 4,7 m³/ha/an pour la classe 5 (hauteur dominante à 62 ans: 14,9 mètres) et 12,4 m³/ha/an pour la classe 2 (hauteur dominante à 62 ans = 25,2 mètres).

L'accroissement courant est maximal entre 20 et 24 ans: de 6,5 m³/ha/an pour la classe 5 à 17,2 m³/ha/an pour la classe 4.

ÉTUDE DES RELATIONS D'ALLOMÉTRIE CONCERNANT LE VOLUME DES PEUPELEMENTS EN LIAISON AVEC CERTAINES CARACTÉRISTIQUES DE LA STATION

DÉFINITIONS ET GÉNÉRALITÉS

Considérons les individus d'une espèce donnée d'êtres vivants. Si X est la dimension du corps d'un organe de référence et Y la dimension d'un autre organe ou d'une partie du corps, la relation de la forme:

$$Y = aX^b, \text{ ou } \log Y = \log a + b \log X,$$

dite relation d'allométrie, est, dans la plupart des cas, l'expression mathématique décrivant le mieux la loi de "disproportionnalité" existant entre Y et X .

La méthode mathématique employée pour calculer des relations de ce type étant la voie statistique, il est fréquent que d'autres modèles mathématiques (linéaires, polynomiaux, semi-logarithmiques) soient tout aussi valables sur le plan de la précision de l'estimation de la grandeur Y à partir de la grandeur X . Cependant la forme allométrique nous apparaît comme d'un emploi plus universel. Elle a été utilisée avec fruit dans des domaines aussi variés, par exemple, que la zoologie (voir: Tessier, 1948) et la dendrométrie (voir: Bernard, 1956; Meyer, 1957; et Delvaux, 1965).

Suivant le problème de morphologie étudié, les paramètres a et b de la forme allométrique générale prennent des valeurs différentes. En particulier, suivant que le paramètre b , que nous appellerons coefficient d'allométrie, prend une valeur inférieure à 1, égale à 1 ou supérieure à 1, l'allométrie est qualifiée respectivement d'allométrie minorante, d'isométrie ou d'allométrie majorante. Le coefficient a est communément appelé ordonnée à l'origine.

Avant de passer à l'étude du problème qui nous occupe ici, il nous faut rappeler d'autres notions générales concernant les relations d'allométrie:

Considérons la croissance d'un individu dont les caractères X et Y prennent successivement les valeurs X_i et Y_i à chaque instant t_i , les différentes valeurs de Y_i sont reliées aux différentes valeurs X_i par une relation

dite d'allométrie de croissance à propos de laquelle il convient de considérer la notion de croissance relative; Considérons plusieurs individus j du même âge ayant atteint le même stade de développement; la relation représentant la liaison des Y_j avec les X_j est dite relation d'allométrie de taille;

En ce qui nous concerne plus particulièrement, nous considérons également une relation générale d'allométrie de croissance et de taille reliant les valeurs Y_k aux valeurs X_k ; les différences de taille entre les individus sont dues aussi bien à des différences d'âge qu'à des différences de taille à stade de développement identique.

Rappelons que le dendrométricien construisant une table de production "cerne" la croissance des peuplements forestiers par la double démarche suivante:

Par la connaissance de la loi de croissance (hauteur du peuplement) = f (âge);

Par la connaissance de la loi de croissance relative (volume du peuplement) = f (hauteur).

C'est sur ce dernier point que porte cette étude, qui, compte tenu de nos méthodes de cubage des peuplements, considère les lois d'allométrie existant entre le volume de bois fort sur écorce $V\bar{g}$ et la hauteur totale $H\bar{g}$ de la tige de l'arbre de surface terrière moyenne, ou arbre moyen.

LES RELATIONS D'ALLOMÉTRIE CONCERNANT L'ARBRE MOYEN DES PEUPELEMENTS DE PIN MARITIME

Les forêts landaises ont des densités de peuplement très variables suivant la sylviculture pratiquée. Nous avons chiffré ces densités en nombre de tiges par rapport à la hauteur moyenne au moyen du facteur d'espacement $s\%$ de Hart-Becking. Afin de tenir compte de l'effet de la densité sur la relation d'allométrie générale de croissance et de taille

$$\log V\bar{g} = b \log H\bar{g} + \log a$$

nous avons pris en considération pour cette étude la relation transformée:

$$\log V\bar{g} = 3,419 \log H\bar{g} + 0,01458s\% - 5,44860 \quad [A]$$

dans laquelle apparaît, remarquons-le en passant, une allométrie majorante.

Nous souvenant qu'en matière forestière existe un cas remarquable où la relation d'allométrie de croissance et la relation d'allométrie de taille sont confondues, à savoir celui de la "loi de Eichhorn élargie", relative à la production des peuplements forestiers et pouvant prendre la forme allométrique: (Production) = $a \times$ (hauteur moyenne) ^{b} , nous nous sommes demandé s'il n'en était pas de même concernant l'arbre moyen. A cette fin, nous avons comparé les relations d'allométrie de croissance calculées pour les différents index de site (hauteur $H\bar{g}$ qu'a eue, qu'a, ou qu'aura le peuplement à 40 ans): les variations de relations d'allométrie de croissance ne

sont pas imputables aux variations de l'index de site. En conséquence la relation [A] est une bonne représentation de la relation d'allométrie de croissance.

Considérons une de nos 178 placettes de production dont les caractéristiques dendrométriques nous ont servi à calculer la relation [A]; nous pouvons en estimer le volume moyen à partir de la relation [A] en connaissant les valeurs $H\bar{g}$ et $s\%$ mesurées sur le terrain, soit $V\bar{g}$ théorique; on en possède la valeur $V\bar{g}$ réelle, mesurée sur le terrain. L'étude des variations de la relation [A] peut se ramener, en première approximation, à l'étude des écarts:

$$E = \log Vg - \log V'g$$

VARIABILITÉ DE CERTAINES CONDITIONS
CLIMATIQUES ET PÉDOCLIMATIQUES
DANS LES LANDES DE GASCOGNE

Certains facteurs du climat ont, dans le contexte landais, une variabilité dont l'amplitude nous a paru digne d'intérêt. Nous avons donc retenu les variables climatiques suivantes:

X1 = pluviosité annuelle variant de 1 200 mm dans le sud-ouest de la région à 700 mm au nord et à l'est;

X2 = pluviosité de printemps (mois de mars, avril, mai, juin) variant de 450 à 250 mm;

X3 = pluviosité d'automne (mois de septembre, octobre, novembre, décembre) variant de 550 à 250 mm;

X4 = régime pluviométrique ou rapport
 $\frac{\text{pluviosité mensuelle maximale de printemps}}{\text{pluviosité mensuelle maximale d'automne}} \times 100$,
variant de 60% (zone littorale ou ouest de la région) à 110% (zone la plus continentale ou est de la région);

X5 = insolation annuelle variant de 2 400 heures à 1 900 heures par an (sud-ouest de la région);

X6 = insolation de printemps;

X7 = insolation d'automne;

X8 = régime d'insolation.

Toujours en ce qui concerne le pays landais, on sait que l'élément physique constitutif principal du sol est le sable et que la nappe phréatique se rencontre à plus ou moins grande profondeur. Un élément nouveau (voir Gelpe, 1967) est que, dans certains sols, l'horizon B, par ses caractères physiques, provoque la formation d'une nappe superficielle temporaire distincte de la nappe phréatique seulement en période posthivernale. Les trois variables pédoclimatiques (pédoclimat considéré sous l'angle de l'eau) suivantes: P = profondeur de la nappe à la fin de l'hiver, V = indice de végétation (série hélianthème - callune ou (et) bruyère cendrée - fougère aigle - ajonc nain - molinie), He = humidité équivalente à la capacité de rétention, étant statistiquement liées entre elles, deux à deux, on peut considérer la variable suivante:

$$Y = 2,830 [\log (He - 10,0)] + 0,438 [\log V] - 1,390 [\log P] - 1,647$$

comme une évaluation du pédoclimat meilleure que la variable P, qui sera cependant prise en considération, car elle est la seule mesure qui ait porté sur tout le lot de nos placettes de production.

En définitive la variable X9 = pédoclimat sera exprimée par les variables Y ou P.

INFLUENCE DU CLIMAT ET DU PÉDOCLIMAT
SUR LA RELATION D'ALLOMÉTRIE [A]

Des calculs de corrélation simples et doubles nous ont permis de déceler des relations significatives entre E (écart à la relation d'allométrie moyenne A) et des variables climatiques. Parmi celles-ci, seules certaines sont susceptibles de recevoir une interprétation biologique; ce sont les relations suivantes:

$$E = f(X_3, X_2)$$

où X₃ = pluviosité d'automne (R positif) et X₂ = pluviosité de printemps (R négatif);

$$E = f(X_7, X_6)$$

où X₇ = insolation d'automne (R négatif) et X₆ = insolation de printemps (R positif);

$$E = f(X_4)$$

où X₄ = régime pluviométrique (R négatif);

$$E = f(X_8)$$

où X₈ = régime d'insolation (R positif).

On peut donc dire que la relation d'allométrie est liée au régime d'aridité. Statistiquement l'ensemble de la variation contrôlée est, compte tenu des liaisons entre certaines variables explicatives, absorbée entièrement par la relation $E = f(X_4)$ où X₄ = régime pluviométrique.

Nous avons déjà mis en évidence (voir Decourt et Lemoine, 1969) une variabilité d'ordre géographique de la relation d'allométrie; les peuplements de la zone littorale de dunes ont, pour une même hauteur moyenne $H\bar{g}$, un volume moyen $V\bar{g}$ supérieur de 10% au volume $V\bar{g}$ trouvé pour les peuplements de landes.

L'existence des relations $E = f(\text{régime climatique})$ ayant été vérifiée pour le lot de placettes de landes seules, ce n'est donc pas la mise en présence des données relatives aux dunes avec les données relatives aux landes qui la crée. La variation de la relation d'allométrie entre les dunes et les landes s'intègre par conséquent dans un cadre plus large de variations liées aux variations climatiques.

Une étude analytique a montré que la variable X9 = P ou Y n'expliquait aucune part du résidu de la variation de E subsistant après ajustement aux variables "régime climatique", ce qui nous permet de conclure que le pédoclimat, considéré dans ses caractéristiques non dynamiques¹, semble être sans action sur la relation d'allométrie [A].

1. Le terme de dynamique a trait à la notion de régime pédoclimatique.

Il nous reste à essayer d'interpréter sur le plan biologique l'existence de la relation

$$E = -0,001388 + 0,10733$$

(coefficient de corrélation $R = -0,401^{***}$) représentative de la liaison entre les variations de la relation d'allométrie [A] et le régime pluviométrique. Nous nous sommes reportés pour ce faire aux pages 197 à 202 de l'ouvrage de T. T. Kozlowski intitulé *Water metabolism in plants* (1964). Nous avons conclu en définitive que la dépendance statistique observée peut fort bien s'interpréter biologiquement, dans le contexte landais, comme étant une conséquence du fait que le rythme annuel de croissance en hauteur se déroule plus précocement que le rythme annuel de croissance en diamètre (au 31 juillet la hauteur a acquis 90% de son accroissement annuel, le diamètre seulement 70%).

Pour en revenir à la relation d'allométrie [A], il semblerait que le coefficient b d'allométrie ne soit pas modifié notablement par le climat, mais que ce soit seulement sur l'ordonnée à l'origine a que se répercutent les modifications d'origine climatique. Cependant nous n'affirmerons pas cela de manière catégorique, estimant qu'il nous faut disposer de plus de données pour conclure.

Cette dépendance vis-à-vis du climat est-elle directe ou indirecte? En d'autres termes, ces variations de relation d'allométrie sont-elles inscrites dans le patrimoine génétique par le jeu d'une pression de sélection (variations génécologiques)? Les tests de descendances de la Station d'amélioration génétique du pin maritime de Bordeaux permettront vraisemblablement de résoudre le problème d'ici quelques années.

Enfin, on constate que l'amplitude de variation de la relation [A] due aux variations climatiques est importante: à hauteur $H\bar{g}$ égale, le volume $V\bar{g}$ a une amplitude de variation contrôlée de 20%.

CONCLUSION

La conclusion sera double:

- (a) Sur le plan théorique, la relation d'allométrie dépend du climat;
- (b) Sur le plan pratique, il convient de construire des tables de production régionales, ce qui — nous l'espérons — pourra améliorer quelque peu un outil de gestion qui a déjà fait ses preuves.

Summary

Pinus pinaster in the "Landes de Gascogne"
(B. Lemoine)

The purpose of this study was to discover whether the allometric relation

$$V\bar{g} = a H\bar{g}^b$$

representative of the relation between the volume $V\bar{g}$ and the height $H\bar{g}$ of the mean stem of the stand depends upon climatic and pedoclimatic characteristics of the station.

The statistical calculation (double regression) gives for this relation the following logarithmic mean representation:

$$\log V\bar{g} = 3.419 \log H\bar{g} + 0.01458 s\% - 5,4486 \quad [A]$$

where the $s\%$ term (the Hart-Becking spacing factor) represents the effect of the stand's density. Previous computations made for different "Site Index" classes permit the conclusion that there exists a single allometric relation [A] of growth and dimension.

It has been found that the variations of the allometric relation [A] depend only on the relative distribution of the rainfalls during the growing period: it is observed that in the most Atlantic area, where the autumn rainfalls are double that of the spring rainfalls, the mean stem of the stand has, for the same height, a volume which is greater by 20 per cent than the volume in the most continental area, where the autumn rainfalls are equal to the spring rainfalls. This statistical dependence results from the fact that the height growth ends earlier in the year than the diameter growth.

Bibliographie / Bibliography

- ASSMAN, E. 1955. "Die Bedeutung des erweiterten Sichhorn" schon Gesetzes für die Konstruktion von Fichten—Ertrags-tafeln. *Forstwiss. Zbl.*, p. 321-330.
AUBERT, G.; BOULAIN, J. 1967. *La pédologie*, Paris, Presses

- universitaires de France. 128 p. (Collection Que sais-je?)
AUSSENAC, G. 1968. Interceptions des précipitations par le couvert forestier. *Ann. Sci. forest.*, vol. 25, n° 3, p. 135-156.
BECKING, J. M. 1953. Einige Gesichtspunkte für die Durch-

- führung von vergleichenden Durchforstungsversuchen in gleichältrigen Beständen. *Rapp. 11^e Congr. de l'IUFRO, Rome*, p. 580-582.
- BERNARD, F. 1956. Établissement d'un tarif de cubage: étude statistique; quelques résultats pour le Gabon. Nogent-sur-Marne (France), Centre technique forestier tropical. Notice multigraphiée, 36 p.
- DECOURT, N.; LEMOINE, B. 1969. Tables de production provisoires pour le pin maritime dans le sud-ouest de la France. *Ann. Sci. forest.*, n° 26.
- DELVAUX, J. 1965. Mélèze du Japon en Belgique. Production de 18 parcelles permanentes. *Trav. Sta. Rech. Eaux For. Groenendal*, série B., n° 31, 28 p.
- FREESE, F. 1964. Linear regression methods for forest research. *U.S. Forest Serv. Res. Pap. 17*, 138 p.
- GELPE, J. 1967. Relation entre les nappes, l'état hydrique des sols et le développement du pin maritime. *C. R. 86^e Congr. Ass. franç. Avanc. Sci., Bordeaux*.
- GUINAUDEAU, J. 1964. *La forêt landaise*. Bordeaux, Station de recherches forestières. 39 p.
- HUXLEY, J. S.; TESSIER, C. 1936. Zur Terminologie des relativen Grössenwachstums. *Biol. Zbl.*, n° 56, p. 381-383.
- JAMAGNE, M. 1967. Bases et techniques d'une cartographie des sols. *Ann. Agron.* (Paris), n° 18, p. 142.
- LANLY, J. P. 1966. Un inventaire forestier en République centrafricaine. *Bois For. trop.*, n° 105, p. 33-56.
- LEMOINE, B. 1963. Sylviculture, production et rentabilité du pin sylvestre dans les placettes d'expériences de la forêt de Roumare. *Ann. École nat. Eaux For.* (Nancy), t. 20, n° 2, p. 233-288.
- . 1969. Le pin maritime dans les Landes de Gascogne. Étude des relations d'allométrie concernant le volume des peuplements en liaison avec certaines caractéristiques de la station. *Ann. Sci. for.*, vol. 26, n° 4, p. 445-473.
- MEYER, H. A. 1957. *Forest mensuration*. Penns Valley Publishers. 357 p.
- MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE. 1947-1948. *Les Landes de Gascogne. Compte rendu sommaire des études et travaux effectués en application de l'ordonnance du 28 avril 1945*. Toulouse, Impr. Doulaouère.
- NANSON, A. 1964. Données complémentaires au sujet de l'expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa en Belgique. *Trav. Sta. Rech. Eaux For. Groenendal*, série B., n° 28, 38 p.
- PARDE, J. 1961a. *Dendrométrie*. Gap, Impr. Louis Jean. 350 p.
- . 1961b. Comment préciser l'intensité d'une éclaircie. *Rev. for. Fr.*, août-sept., p. 551-557.
- PRODAN, M. 1963. *Hölmesslehre*. Frankfurt am Main, J. O. Sauerländer. 644 p.
- SCHÖBER, R. 1955. Die Ertragsleistung der Nadelhölzer in Grossbritannien und in Deutschland. *Forstwiss. Zbl.*, vol. 1 et 2, p. 1-64.
- STOFFELS, A. 1953. *De Inhoudsbepaling van Grovedennen. Opstanden met behulp van standaardkrommen* [La détermination de la contenance des plantations de pins sylvestres à l'aide de diagrammes standardisés]. *Ned. Boschblijdschr.* Feb. p. 29-42.
- TESSIER, C. 1948. La relation d'allométrie: sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, t. 4, n° 2, p. 14-53.
- TOMASSONE, R. 1965. *L'analyse des composantes principales*. Nancy, Station biométrique, Centre national de recherches forestières. (Note scientifique n° 1.)

Le cycle du carbone dans les forêts de *Pinus halepensis*

P. Lossaint et M. Rapp

Centre d'études phytosociologiques et écologiques,
B. P. 1018, Route de Mende,
34 Montpellier (France)

SOMMAIRE

Productivité forestière du *Pinus*

halepensis en France, d'après J. Pardé (1957)

Production de litière dans un peuplement de pin d'Alep

Apport au sol d'éléments minéraux

Conclusions

Summary

Bibliographie / Bibliography

Le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) est l'essence résineuse la plus répandue dans le domaine climatique méditerranéen. On le rencontre, soit à l'état de peuplements naturels, soit à l'état de plantations, sur l'ensemble du pourtour méditerranéen, avec cependant une prédominance nette dans sa partie occidentale, notamment en Afrique du Nord, en Espagne et dans le sud de la France.

Dans la partie orientale du bassin, il est remplacé par *Pinus brutia*, espèce très proche de *Pinus halepensis* Mill.

J. Pardé (1957) évalue à 3 millions d'hectares le domaine occupé par le pin d'Alep et juge, de ce fait, qu'il mérite l'attention des chercheurs.

A ce jour, peu de travaux ont été consacrés à l'écosystème pin d'Alep. Signalons une étude d'ensemble de J. Nahal (1962), qui aborde les aspects taxinomiques, phytogéographiques, écologiques et sylvicoles concernant cette essence.

M. Rapp (1969) a étudié l'interception des pluies sous cette espèce ainsi que le cycle des éléments minéraux (1967).

Les bois de *Pinus Halepensis*

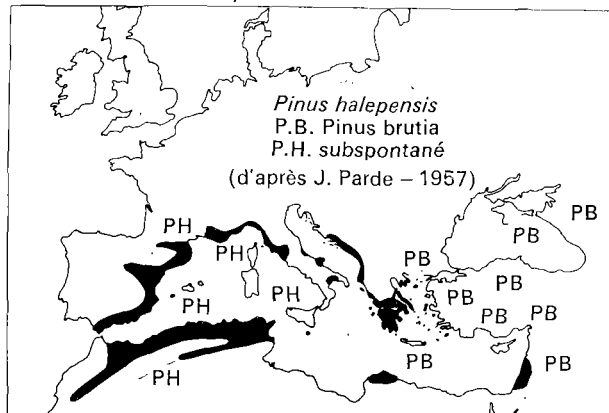


FIG. 1. Aire de répartition de *Pinus halepensis*.

En ce qui concerne le cycle du carbone, on dispose d'une première étude sur les relations entre les variations des anneaux ligneux, donc de la productivité du bois, et les variations du climat (Serre, Luck, Pons, 1966).

J. Pardé (1957) a fait une étude de la productivité forestière. Nous en donnerons ici les principaux résultats — à défaut de données sur la productivité biologique — et nous traiterons ensuite de nos propres observations sur les chutes de litière.

PRODUCTIVITÉ FORESTIÈRE DU *PINUS HALEPENSIS* L. EN FRANCE, D'APRÈS J. PARDÉ (1957)

Les observations ont été effectuées sur 9 placettes d'essai soumises ou non à des éclaircies.

1. Le pourcentage en volume d'écorce est très important: 23 à 24% du bois fort total (diamètres supérieurs à 7 cm).
2. Seules les éclaircies fortes — 190 tiges à l'hectare, à 70 ans — permettent d'obtenir à cet âge la dimension d'exploitabilité souhaitable (110-120 cm de circonférence à 1,30 mètre).
3. Les volumes en bois fort des peuplements sur pied des parcelles sont: à 25 ans, de 40 m³; à 50 ans, de 120 m³; à 75 ans, de 150 m³.
4. Les peuplements du type étudié atteignent 17 à 18 mètres de hauteur totale à 70-80 ans; ils ont produit depuis l'origine 3 m³ de bois fort par hectare et par an.
5. Trois classes de fertilité peuvent être retenues: une première classe exceptionnelle, qui a fourni à l'âge de

75 ans une moyenne de 4 m³/ha/an de bois fort; une deuxième classe, qui donne au même âge 3 m³/ha/an; une troisième classe, la plus répandue, dont la productivité annuelle moyenne de bois fort sur 75 ans est de 1,5 m³/ha/an.

À part ces données de productivité forestière, nous ne possédons pas à l'heure actuelle de chiffres sur la productivité primaire nette du pin d'Alep.

PRODUCTION DE LITIÈRE DANS UN PEUPEMENT DE PIN D'ALEP

Il s'agit d'un peuplement de 70 ans, très serré (660 pieds/ha), de hauteur faible pour cet âge (11 mètres), mais à surface terrière néanmoins élevée (24,6 m²). Il est situé à Grabels, à 10 km au nord-ouest de Montpellier, à une altitude de 100 mètres, sur une pente de 20% orientée vers l'est.

Le sous-bois herbacé est constitué par des espèces de la pelouse et du *Quercion ilicis*.

Les mesures ont été effectuées à deux endroits différents (que nous appellerons Grabels 1 et 2), distants d'une centaine de mètres l'un de l'autre. Nous avons utilisé 16 paniers collecteurs de litière (8 par sous-station).

La retombée de litière se produit tout au long de l'année avec un maximum important de juin à août, le maximum mensuel absolu se situant en juillet. La chute des aiguilles est donc plus tardive que celle des feuilles des chênes sempervirents de la région. Par contre, elle est plus précoce que chez le pin sylvestre, qui perd ses

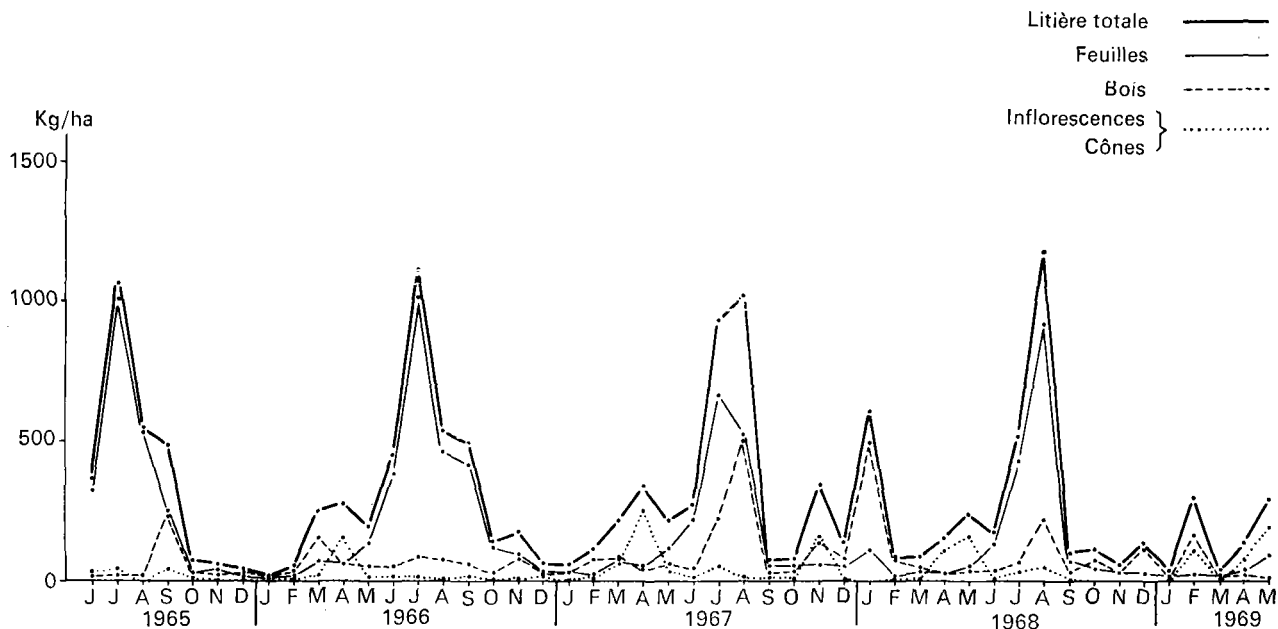


FIG. 2. Retombées de litières sous *Pinus halepensis*.

aiguilles en août et septembre (Bray et Gorham, 1964) ou même plus tard (Aussenac, 1969).

Dans la première sous-station, la quantité annuelle de litière varie entre 3 et 4 t/ha, avec une moyenne de 3,6 t/ha sur quatre années.

Dans la seconde, la variabilité d'une année à l'autre est plus importante puisqu'elle se situe entre 2,9 et 4,9 t/ha pour une moyenne de 4,2 t/ha.

Rappelons qu'après les deux premières années nous avons trouvé des moyennes annuelles respectives de 3,7 et 4,9 t/ha par sous-station (Rapp, 1967).

Par rapport à ces derniers résultats, nous remarquons surtout que la production d'aiguilles a sensiblement baissé au cours de la période 1967-1969, pour passer de 2,6 à 1,8 t/ha à Grabels 1, et de 3,0 à 1,9 t/ha à Grabels 2. Cette baisse pourrait s'expliquer par la sécheresse exceptionnelle de 1967 et du début de 1968.

Les chutes d'inflorescences et de fruits, par contre, ont été légèrement plus importantes, surtout pendant l'année 1967/68.

Cette diminution des retombées d'aiguilles a été masquée en 1967/68, en ce qui concerne la litière totale, par des retombées importantes de matériel ligneux. Elles ont été provoquées par deux perturbations atmosphériques: un violent orage en août 1967, une tempête en janvier 1968.

Au cours de ces deux mois, le retour au sol est de 996 et 1 492 kg/ha de bois contre 115 et 143 kg/ha en moyenne, pendant ces mêmes mois durant les trois autres années.

Les aiguilles représentent 60% de la litière, les débris de bois entre 25 et 30% et les inflorescences et fruits entre 10 et 15%.

APPORT AU SOL D'ÉLÉMENTS MINÉRAUX

RETOUR PAR L'INTERMÉDIAIRE DES LITIÈRES (Rapp, 1967)

Au cours des deux premières années d'observation, les litières ont été à l'origine d'un retour annuel au sol de 90 kg/ha d'éléments majeurs.

Le calcium et l'azote viennent encore en tête avec respectivement 41 et 33 kg/ha.

Ils sont suivis du potassium, du magnésium et du phosphore en quantités très voisines (5 kg/ha par élément).

Enfin le sodium ne représente qu'un kilogramme par hectare et par année.

APPORT PAR LES PRÉCIPITATIONS (Rapp, 1969a)

Les eaux de pluie ont été analysées durant les années 1966, 1967 et 1968. Sur cette période nous avons un apport annuel moyen de 50,2 kg/ha d'éléments majeurs, quantité légèrement inférieure à celle trouvée à Saint-Gély. Les six éléments analysés représentent respectivement: sodium, 19,1 kg/ha; potassium, 3,8; calcium, 10,2; magnésium, 1,7; phosphore, 0,8; azote, 14,6.

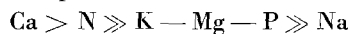
LE PLUVIOLESSIVAGE DE LA PINÈDE (Rapp, 1969a)

Pendant la même période de trois ans, les eaux de pluie récoltées sous les pins (égouttement seul) se sont enrichies en moyenne de 44,5 kg/ha d'éléments majeurs par an. Le sodium représente 20,2 kg. Le calcium, 11,6 kg, le potassium, 8 kg. En quantité beaucoup plus faible, on trouve du magnésium (2,7 kg), de l'azote (1,1 kg) et du phosphore (0,6 kg).

CONCLUSIONS

Il n'existe à l'heure actuelle aucune donnée sur la productivité biologique du pin d'Alep en France. Les forestiers accordent à cette essence une productivité annuelle en bois fort variant entre 4 et 1,5 m³. Cette dernière valeur, très faible, est la plus fréquemment observée. Les valeurs de bois fort des peuplements sur pied étudiés sont de: 40 m³ à 25 ans, 120 m³ à 50 ans et 150 m³ à 75 ans.

Les retombées de litière, mesurées pendant quatre ans, dans un peuplement dense de 70 ans, se situent entre 2,9 et 4,9 t/ha, soit en moyenne de 3,9 t/ha. Elles renferment 90 kg/ha d'éléments minéraux majeurs dans l'ordre d'importance suivant:



La litière est constituée de 60% d'aiguilles, 25 à 30% de bois et 10 à 15% d'organes reproducteurs.

La retombée maximale de litière a lieu en juin-juillet, donc au début de la sécheresse estivale. Dans cette espèce polycyclique, elle ne semble pas liée à la pousse des jeunes aiguilles, qui a lieu en avril.

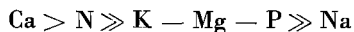
Summary

The carbon cycle in forests of Pinus halepensis
(P. Lossaint and M. Rapp)

As yet there are no data on the biological productivity of the Aleppo Pine in France. According to the forestry

experts its annual productivity in large timber varies between 4 and 1.5 m³. The latter value is the one most frequently noted. Large timber values for the standing populations studied are: 40 m³ at 25 years, 120 m³ at 50 years and 150 m³ at 75 years.

Production of dry matter, measured over four years, in a dense 70-year-old population, at Grabels, 10 km north-west of Montpellier, amounts to between 2.9 and 4.9 t/ha, that is, an average of 3.9 t/ha. It contains 90 kg/ha of "éléments moyens" in the following order of importance:



Of the dry matter, 60 per cent consists of needles, from 25 to 30 per cent of wood and from 10 to 15 per cent of reproductive organs.

Maximum dry matter production takes place in June-July, at the beginning of the rainless summer period; in this polycyclic species, it does not seem to be connected with the growth of young needles, which takes place in April.

Bibliographie / Bibliography

- AUSSENAC, G. 1969. Production de litière dans divers peuplements forestiers de l'est de la France. *Oecol. Plant.*, vol. 4, n° 3, p. 225-236.
- BRAY, J. P.; GORHAM, E. 1964. Litter production in forests of the world. *Adv. ecol. Res.*, n° 2, p. 101-157.
- MESSERI, A. 1948. L'evoluzione della cerchia lignosa in *Pinus halepensis* Mill. in Bari. *Nuovo. Giorn. Bot. Italiano*, n° 55, p. 111-132.
- NAHAL, J. 1962. Le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). Étude taxinomique, phytogéographique, écologique et sylvicole. *Ann. Éc. Eaux For.* (Nancy), p. 479-687. (Thèse Faculté des sciences de Montpellier.)
- OPPENHEIMER, H. B. 1945. Cambial wood production in stems of *Pinus halepensis* (with anatomical and sylvicultural notes). *Palest. J. Bot., Rehovot series*, n° 5, p. 22-51.
- PARDÉ, J. 1957. La productivité des forêts de pin d'Alep en France. *Ann. Éc. Eaux For.* (Nancy), vol. XV, n° 2, p. 369-414.
- RAPP, M. 1967. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux et d'azote dans un bois de pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). *Oecol. Plant.*, vol. 2, n° 4, p. 325-328.
- . 1969 a. Apports d'éléments minéraux au sol par les eaux de pluviolessivage sous des peuplements de *Quercus ilex* L., *Quercus lanuginosa* Lamk. et *Pinus halepensis* Mill. *Oecol. Plant.*, vol. 4, n° 1, p. 71-92.
- . 1969 b. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens: la forêt de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Oecol. Plant.*, vol. 4, n° 4, p. 377-410.
- SERRE, F.; LUCK, H. B.; PONS, A. 1966. Premières recherches sur les relations entre les variations des anneaux ligneux chez *Pinus halepensis* Mill. et les variations annuelles du climat. *Oecol. Plant.*, vol. 1, n° 1, p. 117-136.

Pinus radiata plantations in Chile: present situation and future possibilities

V. Matte
Universidad de Chile, Escuela
de Ingeniería Forestal,
Casilla 9206, Santiago (Chile)

CONTENTS

Introduction
General description of the region
Areas planted
Site classes
Volume
Growth
Management
General comments
Acknowledgements
Résumé
Bibliography / Bibliographie

INTRODUCTION

The natural distribution of *Pinus radiata* is restricted to three coastal localities of southern California (United States). These are: Swanton (lat. 37° N.), Monterey (lat. 36° 30' N.), Cambria (lat. 35° 30' N.). The range is mapped in detail by Critchfield and Little (1966). A related form, var. *binata*, with two slender leaves instead of the usual three thicker ones, is found on Guadalupe island (Mexico), 735 km SSE. of the nearest mainland population and 235 km W. of the coast of Baja California; this grows at elevations of 400 to 1,200 m instead of near sea level. The total area of the natural stands of *P. radiata* is about 5,000 hectares.

This interesting species of little importance in its native country has been intensively used since the last half of the nineteenth century in afforestation projects in New Zealand, Chile, Australia, Spain, and South Africa, and it is now considered the most widely planted of the pines of the world. The first three countries have the most successful plantations. The growth rate in the southern hemisphere is really astonishing.

Scott (1961) in his book on this pine has provided details for each of the countries just cited on the following aspects:

1. General policy;
2. The climate, the soils and the lands suitable for plantations;
3. The planted areas;
4. Potential future plantations;
5. The sites;
6. The results and possibilities.

In Chile, during the past twenty years various studies have been made in order to obtain a better understanding of the general behaviour of this pine. Publications have dealt with the following fields:

1. Germination: Cortes (1963), Llodra (1964), Matte and Kummerow (1963), and Toha (1964);

2. Agamic multiplication: Kummerow (1962), Matte (1965) and Schmidt (1965);
3. Planting practices: Larraguibel (1953) and anonymous (1956);
4. Inventory: Campos (1965);
5. Management: Astorga (1960), Espinoza *et al.* (1960), Instituto Forestal (1966), Hardee (1955), Rocuant (1965), Smith (1964), and Wotherspoon (1966).

All these contributions are related to silviculture and management. Several others deal with wood technology, wood pathology, marketing, etc.

Two principal plantation inventories of *Pinus radiata* and other species have been made in Chile. The first was in 1953-54 by the Corporación de Fomento de la Producción (CORFO) (1955), the second by the Instituto Forestal (1966) in 1963-65. I shall deal mainly with the latter one.

GENERAL DESCRIPTION OF THE REGION

The region described is located between 35° and 40° S. latitude and between 71° and 74° W. longitude. It is bounded on the north by the province of Talca, on the east by Argentina, on the south by the province of Valdivia and in the west lies the Pacific Ocean.

Geomorphologically and topographically it is possible to distinguish in the region three main subdivisions: the coastal ranges, the central plain, and the Andes mountains.

The soils of the region are relatively young and poorly developed.

The climate is typically mediterranean with relatively dry summers and with rainfall mostly during the winter months. The mean annual precipitation ranges from 1,000 mm in the north of Linares province to 2,000 mm on the coast of Cautín.

The mean annual temperature differs only 2°C between the northern and southern limits, from 14°C in Linares and Maule provinces to 12°C in Cautín province. The temperature means of July are remarkably uniform throughout the area, ranging between 8°C and 10°C. The summer temperature shows greater differences in the north, where the means of February range between 16°C and 24°C, but in the south the range is only between 15°C and 17°C.

Another important climatic factor to be considered is the number of dry months per year. This factor affects not only the tree growth but the forestry activities too. This number fluctuates from 5 to 6 dry months in the northern part to 1 to 2 dry months in the southern part.

It is supposed that *Pinus radiata* was introduced in Chile about 1885.

The largest plantations were made in the period 1935-49. The maximum hectares planted per year occur between 1947 and 1949. This species is at the moment the most important one and has had a basic significance

in the great development of the sawmill timber and paper industries.

Fortunately, the plantations have not been seriously affected by frost, snow, fungus or insects and their volume production potential is very high.

An analysis of the region shows that the plantations are concentrated in the coastal ranges and in the central plain over a great variety of topographic, edaphic and climatic conditions. In the inventory carried out by the Instituto Forestal (1966), two main zones were distinguished: (a) the sandy zone that embraces some localities of Nuble, Concepción and Bío-Bío provinces, and (b) the general zone that covers all the rest.

These soil zones influence the patterns of growth in the plantations.

AREAS PLANTED

The eight provinces surveyed during 1963-65 have a total area of 8,358,970 hectares. This figure represents 11 per cent of the area of the whole of Chile, exclusive of the Antarctic Territories. About 26 per cent of the Chilean population lives here.

The man-made forests of the surveyed provinces cover 277,944 hectares or about 33 per cent of the total area of the eight provinces, or 0.4 per cent of continental Chile. Only stands having an area of at least 10 hectares have been included in the survey, smaller are excluded unless they could be considered to constitute a true economic unit.

In order to determine the real significance of the plantation area in relation to the area suitable for afforestation per province, it is necessary to use the information given by the Instituto de Investigaciones de Recursos Naturales on the potential use capabilities of the soils (1966).

According to this publication, the provinces that have most closely approached the maximum limit of the area suitable to be planted are: Concepción, Bío-Bío and Maule. The province of Cautín has the largest suitable area still to be afforested.

TABLE 1. Total area of *Pinus radiata* plantations by province (1963-64-65)

Province	Hectares	Percentage
Arauco	30 393	11.7
Bío-Bío	37 494	14.4
Cautín	7 740	3.0
Concepción	79 228	30.4
Linares	3 331	1.3
Malleco	23 882	9.1
Maule	49 693	19.0
Nuble	28 924	11.1
TOTAL	260 685	100

TABLE 2. Areas of *Pinus radiata* plantations (in hectares) by age class and province (1963-64-65)¹

Province	1-5 years	6-10 years	11-15 years	16-20 years	21-25 years	26-30 years	30+ years	TOTALS (Province)
Arauco	70	3 743 (7.1)	12 645 (14.7)	11 108 (15.9)	1 820 (6.7)	851 (19.4)	156 (16.9)	30 393 (11.6)
Bío-Bío	4 561 (23.2)	9 479 (18.0)	8 788 (10.2)	7 968 (11.4)	6 327 (23.4)	321 (7.3)	50 (5.4)	37 494 (14.4)
Cautín	193 (0.9)	1 406 (2.7)	3 692 (4.3)	1 851 (2.7)	578 (2.2)	—	20 (2.2)	7 740 (3.0)
Concepción	7 908 (40.2)	12 954 (24.6)	20 143 (23.4)	25 101 (35.9)	11 229 (41.8)	1 521 (34.6)	302 (32.8)	79 228 (30.4)
Linares	—	599 (1.2)	1 931 (2.2)	645 (0.9)	156 (0.6)	—	—	3 331 (1.3)
Malleco	2 772 (14.1)	7 191 (13.7)	8 028 (9.3)	4 551 (6.5)	1 191 (4.4)	102 (2.3)	47 (5.1)	23 882 (9.1)
Maule	2 220 (11.3)	11 804 (22.4)	24 168 (28.0)	9 556 (13.7)	1 465 (5.4)	278 (6.3)	211 (22.9)	49 693 (19.1)
Nuble	1 939 (9.9)	5 436 (10.3)	6 838 (7.9)	9 078 (13.0)	4 176 (15.5)	1 322 (30.1)	135 (14.7)	28 924 (11.1)
TOTALS (age)	19 663 (100)	52 612 (100)	86 233 (100)	68 858 (100)	27 003 (100)	4 395 (100)	921 (100)	260 685 (100)
Percentage of total	7.5	20.2	33.1	26.8	10.4	1.7	0.3	100

1. Figures in parentheses are percentages.

The exotic species most planted is *Pinus radiata*. It covers 260,685 hectares, representing 93.8 per cent of the total plantation area.

The plantations have the distribution by province shown in Table 1.

The *Pinus radiata* plantation distribution by age classes is not uniform. About 8 per cent of the plantations are 1-5 years, 20 per cent are 6-10 years, 33 per cent are 11-15 years, 27 per cent are 17-20 years, and only 12 per cent are older than 20 years.

This type of distribution (represented in Table 2) shows how afforestation was carried out in the past and also shows the urgency to study very carefully an afforestation plan tending to normalize this age class distribution.

SITE CLASSES

The last inventory prepared by the Instituto Forestal (1966) shows that approximately 70 per cent of the *Pinus radiata* plantations are growing at present on sites that are equal to or better than the site II of New Zealand. Both countries have similar quality class distribution. Moreover, it is possible to appreciate an increase of 23.7 per cent of the plantation area included in site classes II and III from CORFO (1955).

However, the limited plantation percentage included in site classes I and II from CORFO (1955) shows that these site classes are very scarce and do not represent the conditions most frequently encountered in the Chilean plantations.

The distribution of site classes in the region studied reinforced the difference found between the two main zones. Applying the site classes from CORFO, it is possible to appreciate that 90.6 per cent of the stands of the sandy zone belong to site classes IV and V. In the general zone only 44 per cent are included in these classes.

VOLUME

A calculation of the total volume of commercially usable wood of *Pinus radiata* (based on a lower utilization limit of 10 cm trunk diameter, without bark, from trees larger than 11 cm DBH) indicates a total for the surveyed region of about 60 million cubic metres.

The distribution of this volume among the six surveyed provinces shows: Concepción 32.5 per cent, Maule 18 per cent, Arauco 14.9 per cent, and Bío-Bío 11.4 per

TABLE 3. Site classes of *Pinus radiata* plantations (CORFO)

Site classes	Height (m)	Area percentage of plantations by site classes for two inventories	
		1953-54	1963-65
I	40-46	0.2	1.6
II	33-40	1.7	12.3
III	26-33	18.0	31.1
IV	20-26	38.6	33.3
V	13-20	41.5	21.7

TABLE 4. Total cubic volumes, without bark, of *Pinus radiata* plantations 1963-64-65. Lower utilization limit: 10 cm diameter

Province	Volume (m ³)
Arauco	8 872 450
Bío-Bío	6 810 198
Cautín	1 900 225
Concepción	19 356 359
Linares	777 923
Malleco	4 670 221
Maule	10 748 106
Nuble	6 500 128
TOTAL	59 634 980

cent. It is of interest to note that although Bío-Bío has a lower standing crop of commercially utilizable wood volume, it has a larger area of plantations than does Arauco province. Cautín and Linares have still lower volumes, with only 4.5 per cent between them.

The volume distribution by age classes is not very uniform as a consequence of the uneven distribution of the plantations by age classes. At the present time the 11 to 15-year age class constitutes 29.3 per cent, the 16-20-year 38.5 per cent and the 21-25-year 19.8 per cent of the total volume. Considering the provinces

separately, the situation is about the same. The province of Bío-Bío has the most uniform volume distribution by age classes.

The volumes per hectare for the two physiographic zones are very different. The average volume per hectare for all age classes of the sandy zone is only 55 per cent of the corresponding figure for the general zone, as may be seen in Table 5.

The commercially usable biomass per hectare is also presented in this table. It was calculated using the figure 0.477 given by Scott (1961) for the basic specific gravity (green volume and oven-dry weight) of Chilean *Pinus radiata* wood. The cubic metre volumes per hectare were multiplied by this factor.

GROWTH

The mean annual growth per hectare from the *Pinus radiata* plantations has an average for the region studied of 24 cubic metres with a rotation of 27 years. It is very interesting to note the value of 31 cubic metres per hectare per year as an average for plantations of an age class of 26-30 from the general zone (Table 6). This significant value is about eight times higher than the mean annual growth of the native forests.

All these values are very similar, generally speaking, to the former inventory carried out by CORFO.

TABLE 5. Commercially usable volume and biomass per hectare in relation to age class and physiographic zone. Lower utilization limit: 10 cm diameter without bark

Age classes (years)	Sandy zone		General zone		General average	
	Volume (m ³ /ha)	Biomass (t/ha)	Volume (m ³ /ha)	Biomass (t/ha)	Volume (m ³ /ha)	Biomass (t/ha)
6-10	37	17.6	71	33.8	64	30.5
11-15	135	64.3	216	103.0	201	95.8
16-20	221	105.4	361	172.1	322	153.5
21-25	294	140.2	545	259.9	429	204.6
26-30	415	197.9	845	403.0	662	315.7
30+	466	222.2	—	—	—	—

TABLE 6. Commercially usable mean annual growth and productivity of *Pinus radiata* plantations by age classes and physiographic zone

Age classes (years)	Sandy zone			General zone			General average		
	Average age	Growth (m ³ /ha)	Productivity (t/ha)	Average age	Growth (m ³ /ha)	Productivity (t/ha)	Average age	Growth (m ³ /ha)	Productivity (t/ha)
1-5	4	—	—	3	—	—	4	—	—
6-10	9	4	1.9	9	8	3.8	9	7	3.3
11-15	13	10	4.7	13	17	8.1	13	15	7.1
16-20	18	12	5.7	18	20	9.5	18	18	8.5
21-25	23	13	6.2	22	24	11.4	22	19	9.0
26-30	27	15	7.1	27	31	14.7	27	24	11.4
30+	32	14	6.6	—	—	—	—	—	—

The CORFO results stated that the mean annual growth attained by a plantation of 29 years was 23.7 cubic metres per hectare.

Nevertheless, according to the same study, the maximum growth measured was about 45 cubic metres per hectare per year in some places of the total area. This value is extraordinary if we compared it with the value of 3.4 cubic metres per hectare per year of the native forests.

The growths attained by *Pinus radiata* in the regions into which it has been introduced are much higher than those attained in its natural distribution area of California (United States). Some authors have described this species as a growth miracle.

The whole area studied in the second inventory has local differences according to the method of making the division: sandy zone and general zone.

The total annual growth of *Pinus radiata* plantations is shown in Table 7.

TABLE 7

Age classes (years)	Area (ha)	Mean annual growth (m ³ /ha)	Total annual growth (m ³)
1-5	19 663	—	—
6-10	52 612	7	368 284
11-15	86 233	15	1 293 495
16-20	69 858	18	1 257 444
21-25	27 003	19	513 057
26-30	4 395	24	105 480
30+	921	22	20 262
TOTAL	260 685		3 558 022

The commercially usable mean annual productivity per hectare is also presented in Table 6. It was calculated using the figure 0.477 given by Scott (1961) for the basic specific gravity of Chilean *Pinus radiata* wood. The cubic metre volumes per hectare were multiplied by this factor.

MANAGEMENT

If we compare the results obtained in the present study with those obtained in the inventory carried out by CORFO in 1953-54, it is possible to appreciate that the initial tendency has continued for *Pinus radiata* to be of overwhelming importance in relation to other exotics in the artificial forests. Of the total area planted, *Pinus radiata* comprises 93.8 per cent. According to the CORFO publication, *Pinus radiata* has 91.6 per cent. Because of this fact, it is necessary to analyse the present management situation of these forests very carefully, as well as their accessibility and the future policy to be followed.

THINNINGS

Generally speaking, an interest has always existed among the private owners of the forests—especially the large owners and the forest companies—for thinning the plantations.

It is possible to say now that about 34 per cent of the plantations more than six years old have been thinned. The 16-year-old stands have received more attention.

TABLE 8

Age classes (years)	Thinned (percentage)	Pruned (percentage)
6-10	3	22
11-15	25	46
16-20	56	63
21-25	54	55
26-30	73	47
31+	50	100
WEIGHTED AVERAGE	34	47

This type of intervention has in general been carried out with many technical errors, relating to tree age, tree selection criteria and thinning intensity. The stand reaction after the intervention has not been uniformly satisfactory. The thinnings have been made too late in many cases.

PRUNINGS

There are no clear principles to govern this management operation. However, it has been stated that 47 per cent of the stands more than six years old were pruned (Table 8).

It is urgent to standardize certain aspects such as: (a) number of trees to be pruned, (b) quality of the trees to be pruned, (c) pruning age and techniques. Private companies have performed these operations best.

ACCESSIBILITY

Most of the plantations have good roads leading to them and they are conveniently located since they are concentrated near the population centres.

The present road types are: (a) graded earth 11,244 km, (b) gravelled 9,348 km, and (c) paved 973 km.

Secondary roads in the coastal region are scarce. In the central plain, secondary roads are more abundant because of their multiple use possibilities.

GENERAL COMMENTS

Generally speaking, there is evidence of a strong trend towards improvement in forest management practices in order to increase the annual yield.

The supremacy of *Pinus radiata* plantations involves many dangers from the silvicultural, management and commercial points of view. It will be important in future planting to use other species, perhaps including some native ones too, but it is likely to be difficult to find any other species which will closely approach the growth rate of *Pinus radiata*.

For the future, it is necessary to bear always in mind the best forestry techniques required to avoid the various errors mentioned in this report. There is enough

information accumulated now about the behaviour of this species and others to organize and carry on a sound afforestation programme in the future.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author thanks Professor Donald B. Lawrence of the University of Minnesota (United States) for his helpful review of this manuscript.

Résumé

Les plantations de Pinus radiata au Chili. Possibilités présentes et futures (V. Matte)

Pinus radiata Don., dont les stations naturelles sont réduites à quelques localités côtières de peu d'importance dans la Californie du Sud, a été introduit à partir du siècle dernier en Australie, en Nouvelle-Zélande, en Espagne, en Afrique du Sud et au Chili; son succès fut tel qu'il est aujourd'hui le pin le plus planté dans le monde; et il faut remarquer que sa vitesse de croissance dans l'hémisphère sud s'est montrée absolument étonnante.

La présente communication retrace l'histoire de l'introduction du *Pinus radiata* au Chili et sa situation actuelle dans ce pays, où ses plantations couvrent 260 685 ha (tableau 1 dans l'article original). Deux zones principales de sols sont à considérer, qui en influencent grandement la productivité: la zone sablonneuse, assez réduite, et la zone générale, qui comporte tout ce qui n'est pas sablonneux. Le détail par province et par classe d'âge est donné au tableau 2.

Les classes de sites sont définies (tableau 3), la classe I étant caractérisée par une hauteur de 40-46 mètres, la classe V par une hauteur de 13-20 mètres.

Le volume commercial utilisable (limite inférieure: 10 cm de diamètre de tronc sans écorce) est de 60×10^9 m³ (tableau 4); il est naturellement fort variable suivant la classe d'âge; à classe d'âge égale, le volume utilisable à l'hectare n'atteint, dans la zone sablonneuse, que 50%

de la valeur moyenne observée dans la zone générale (tableau 5).

En prenant 0,477 comme densité du bois de *Pinus radiata* au Chili, on peut établir aussi les biomasses de bois utilisable; on voit (tableau 5) que, pour des peuplements adultes de vingt-six à trente ans, cette biomasse moyenne est de 316 t/ha (198 t/ha dans la zone sablonneuse; 403 t/ha dans la zone générale).

La croissance de l'arbre est extrêmement rapide: la moyenne est de 24 m³/ha/an pour une rotation de vingt-sept ans; mais les plantations de vingt-six à trente ans de la zone générale ont un accroissement annuel de 31 m³ (14,7 t/ha/an), ce qui représente 8 fois l'accroissement annuel moyen des forêts naturelles (3-4 m³/ha/an); dans certaines situations favorables, l'accroissement annuel moyen atteint 45 m³/ha.

Une telle croissance, bien plus rapide que celle atteinte dans la Californie d'origine, fait de *Pinus radiata* un arbre miracle.

Au Chili, sa croissance annuelle totale en bois commercial est de 3 558 022 m³ (tableau 7); le détail par classe d'âge et par zone physiographique est donné au tableau 6, ainsi que les productivités en tonnes (poids sec): pour les forêts adultes de vingt-six à trente ans, la productivité moyenne annuelle de bois commerciale est de 11,4 t/ha, c'est-à-dire 14,7 t/ha sur sol normal et 7,1 t/ha sur sol sablonneux.

Des détails sont également donnés sur l'aménagement (éclaircies, élagage, accessibilité).

Bibliography / Bibliographie

- ANON. 1956. *Problemas de la plantación de pino insignne*. Bol. For., n° 6. Plan Chillan. 7 p.
 ASTORGA, E. 1960. *Plan de Podas para la Sociedad Agrícola y Forestal*, Colcura S. A. Tesis de la Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Santiago. 26 p.
 CAMPOS, D. 1965. *Construcción de tablas de volumen por hectarea*

- para pino insignne (Pinus radiata D. Don)*. Tesis de la Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Santiago. 70 p.
 CORFO, 1955. *Mensura de las plantaciones forestales de las provincias de Linares a malleco 1953 y su reactualización en el año 1954*. Informe. Santiago. Vol. I.

- CORTES, H. 1963. *Tamaño de conos y semillas de pino insigne (Pinus radiata D. Don) y sus efectos sobre el vigor de las plantulas*. Tesis de la Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Santiago. 115 p.
- CRITCHFIELD, W.; LITTLE, E. 1966. *Geographic distribution of the pines of the world*. Washington, U. S. Department of Agriculture. Forest Service. (Miscellaneous publication 991.) 97 p.
- ESPIÑOZA, F. et al. 1960. *Informe y Proyecto de Ordenación de la Hacienda la Leonera*. Tesis de la Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Santiago. 164 p.
- HARDEE, J. M. 1955. El raleo del pino insigne. *Circ. For.*, no. 4. Dirección Nacional de Agricultura. Departamento Técnico Interamericano de Cooperación Agrícola. Plan Chillan. 5 p.
- INSTITUTO FORESTAL 1966. *Inventario de las plantaciones de la zona centro sur de Chile*. (Informe Técnico nº 24.) Santiago. 93 p.
- IREN 1966. *Estudio de los terrenos de acuerdo, con su capacidad de uso. Arauco, Bio-Bío, Cautín, Concepción, Linares, Malleco, Maule y Nuble. Informe preliminar*. Santiago. 8 p.
- KUMMEROW, J. 1962. *Annual report of research conducted under grant authorized by U. S. Public Law 480*. Santiago. 20 p.
- LARRAGUIBEL, I. 1953. *Influencia de la distancia de plantación en crecimiento de pino insigne*. Concepción, Corporación de Fomento de la Producción. 21 p.
- LLODRA, J. M. 1964. *Aplicación de la temperatura, rayos X y peróxido de hidrogeno en el estudio de la germinación de las semillas de pino insigne (Pinus radiata D. Don)*. Tesis de la Facultad de Agronomía. Universidad de Chile, Santiago. 84 p.
- MATTE, V. 1965. Das Durchtreiben von *Pinus radiata* D. Don *Naturwissenschaften*, vol. 52, no. 4, p. 90-1.
- ; KUMMEROW, J. 1963. ¿Como influyen las altas temperaturas sobre las semillas de pino insigne? *El Maderero*. Vol. 6, p. 27-30.
- ROCUANT, L. 1965. *Raleos en un bosque de pino insigne en Constitución (Maule)*. (Circular Informativa nº 3.) Universidad de Concepción. 9 p.
- SCHMIDT, H. 1965. *Metodos de multiplicación vegetativa y formación de clones de pino insigne (Pinus radiata D. Don)*. Tesis de la Facultad de Agronomía. Universidad de Chile, Santiago. 40 p.
- SCOTT, C. W. 1961. *Pino insigne*. Rome, FAO. 340 p.
- SMITH, N. 1964. *Aspectos economicos del cultivo del pino insigne (Pinus radiata D. Don) en la zona de Malleco*. Tesis de la Facultad de Agronomía. Universidad de Chile, Santiago. 79 p.
- TOHA, J. 1964. *Vigor de las plantulas, capacidad y energia germinativa en relación a la edad de arboles padres en pino insigne (Pinus radiata D. Don)*. Tesis de la Facultad de Agronomía. Universidad de Chile, Santiago. 76 p.
- WOTHERSPOON, R. 1966. *Plan de Ordenación para plantaciones tributarias de una industria de papel y celulosa*. Tesis de la Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Santiago. 113 p.

4 **Primary productivity of
mixed forests**

4 **Productivité primaire des
forêts mixtes**

Primary production of mixed forests

N. Dylis

Laboratory of Biogeocoenology,

16 Goubkine Street, Moscow W 333 (U.S.S.R.)

In the European part of the U.S.S.R. the zone of mixed forests has the most favourable hydrothermic régimes for tree growth. Highly productive coniferous and broad-leaved forests are widely spread here, the only exception being oak and lime forests whose growth optimum occurs more to the south.

Until recent times the tree stand productivity was expressed in volume units of trunk wood produced per hectare. Many such determinations have been made in the U.S.S.R., and data concerning stock, increment and character of growth in diameter, height and volume (both in natural and artificial stands) are abundant. A considerable number of investigations of fruit and seed yields of trees have also been carried out. It is possible to enumerate the most important works on estimation of the foliar mass in coniferous and broad-leaved stands. Productivity of lower storeys in forest coenoses—shrubs, grasses, mosses and lichens—have also been determined.

However all these investigations on forestry, physiological, pedological and other problems, were not designed to determine the gross production of forest coenoses. The situation changed only with the advent of the International Biological Programme. Special studies of biomass stock in forests and its annual increment in weight units for various components were initiated in certain research stations.

In the mixed forest zone such works are now carried out near Moscow by the Sukachev Laboratory of Biogeocoenology of the Botanical Institute, Academy of Science, by the Forest Science Laboratory, by Timiriachev Agricultural Academy and by some other institutions. I should like to communicate the results of investigations on primary production in the forests of the Pakhra river basin to the south of Moscow. Here we have the largest and most southerly area occupied by broadleaf-coniferous forests. The first storey is represented by spruce (*Picea abies*), oak, lime, birch. Forests are mostly of middle age (60-80 years) and have been affected by human

activities for a long time. Predominant among these activities are main and intermediate fellings and grazing. Nevertheless, these forests reflect correctly the modern peculiarities of arboreous vegetation and its environment and may serve as a standard for mixed forests of a broad belt stretching from the Dnieper to the Volga.

The research station to which I refer is a biogeocoenotic one, and is mainly engaged in analysing the forest biogeocoenotic systems, that is relations between living and dead natural components, based on biomass and energy measurements. Consequently, studies of forest coenoses production are not the main and the only trends of research but are, in fact completely subordinated to the solution of biogeocoenotic problems—in particular problems concerning the structural-functional organization of forest biogeocoenoses. That is why we have certain methodological and programme peculiarities in our production researches.

First of all, we are convinced of the irrelevancy of evaluating the forest biomass and its increment in weight units. Measurements expressed in dry-weight units alone reflect only a very small part of the demands of forests as systems receiving and transforming (in various ways) the incoming radiant energy, air, water and mineral resources of their sites. Along with weight, the biomass of forest plants is characterized by a certain volume, surface, inner structure, chemical composition and calorific value. In some cases data on biomass weight proves to be the more necessary, while in others, data on its surface, etc., are required. For example, for the calculation of energy (stored in the stock or in its increment) weight characteristics are required as they are also for the estimation of biological turnover, where they should be completed by figures reflecting elementary chemical composition. However, for calculations of photosynthesis and respiration or radiant balance, estimations of plant body surfaces are, of course, more

essential. Hence we have tried to embrace all the aspects of the biomass investigations, that is volume, weight, surface, etc. At the same time it was realized that gross indications for any biomass property were inadequate in biogeocoenotic analysis. The explanation lies in the heterogeneity of the forest biomass in its structure, chemical composition, water content calorific value, availability for animals and micro-organisms and also in the conditions and effect of the biogeochemical activities of different components. That is why we distinguished between many fractions of the biomass according to their participation in weight-energy relationships. Among the above-ground parts we distinguish the following:

1. Trunk biomass of tree species, separated into bark and wood, the annual increment for the last five years being determined. Characteristics are given in volume, weight and surface units.
2. Skeletal biomass of the crown, divided into fractions according to size, the increment of the last 2-3 years being determined. Skeletal biomass is estimated in weight and surface units.
3. Foliar mass in weight and surface units, with the determination of chlorophyll and ash element content and subdivision into light and shade components.
4. Mass of the buds in weight units.
5. Mass of generative parts of plants in weight units, distinguishing male and female flowers whenever possible.
6. Mass of seeds and fruits in weight units.

Grass biomass is evaluated in weight and surface units, while only weight units are used for mosses and lichens.

Estimation of the biomass of the underground plant organs is a costly effort, but the results obtained are not adequate either in detail or precision. At present roots are grouped mainly according to their dimensions. It would however be far more useful to subdivide them according to their physiology to estimate separately, for example, the sucking roots, which play the main role in the mineral uptake from the soil. Unfortunately, methods for separating them are not yet satisfactory, and the mass of sucking roots is included in the total mass of small roots with a diameter less than 0.5 mm.

From the point of view of these general biogeocoenotic tasks the study of vertical distribution of biomass (weight, volume, surface) is essential. The most serious attention must be given to relationships between the vertical distribution of biomass, biomass fractions and plant canopies as well as the biogeocoenotic strata or horizons which effect exchange with adjoining air layers and radiant energy. A very efficient way of demonstrating the spatial distribution of all the biomass components is the graphical method developed by Japanese investigators. We frequently use this method for all species and associations. The analysis of vertical distribution of different phytomass fractions is both important and rewarding, particularly in relation to such aspects as the radiant régime in the forest and fluctua-

tions of certain meteorological elements (temperature, humidity, wind), photosynthesis, transpiration, etc. It is also important for clarifying relationships between the phytocoenosis and its fauna. As an illustration of this, instance can be made of the results of a detailed investigation of the extent of injury to birch leaves caused by various phytophages. Table 1 shows that injury to birch leaves is different at various levels in the crown. The lower leaves, with their large, thin, soft and shaded foliar surfaces are injured more than other leaves. The same pattern is seen in other leafy species.

The estimation of all the biomass properties is made on "model" trees, having average height, diameter and, if possible, dimensions and form of the crown. The number of model trees does not usually exceed three, since the forests under investigation are situated in the green belt zone around Moscow, where the felling of healthy trees is strictly limited. Of course, this number of models cannot give precise figures for biomass calculations per unit area, because of considerable variations in weight, especially of the crown fractions. Volume indices are more reliable. Nevertheless we have to work with weight indices, assuming that our models give a correct general evaluation.

The biomass stored in the shrub canopy is also estimated with the help of model shrubs for each species. The model shrubs are determined after calculation of all the shrubs in the sample area according to dimensional groups. The biomass of shrubs is proportioned in the same way as the tree biomass, evaluated in weight, volume and space units. The results are then expressed graphically in vertical profiles of one-metre sections. The biomass of the grass cover is estimated on small plots, 50 × 50 cm. Twenty-five is the minimum number of samples taken. Because of strong variation in density and species composition of the grass cover, model plots are situated on quite definite synusia in order to be able to consider the mean figures for each synusium respective to its abundance in the grass cover of the total area. Smaller plots are used for estimation of mosses. Unlike

TABLE 1. Degree of leaf injury by phytophages in relation to vertical distribution (in percentage of weight)

Elevation of the crown layer above the ground (m)	Leaf injury			
	Strong	Moderate	Slight	None
24	3	17	72	8
23	3	26	53	18
22	2	35	50	13
21	5	38	49	8
20	20	56	24	—
19	30	53	17	—
18	38	30	32	—
17	29	43	28	—
16	48	52	—	—

moss in boreal (taiga) forests, the mosses in the broad-leaved-spruce forest do not for many considerable biomass, being suppressed by grasses and litter-fall of leafy species.

Biomass of roots and of other underground organs is measured with the help of monoliths (after Kachinsky) of the following dimensions: for trees and shrubs, 50 × 50 × 100 cm, for grasses, 20 × 20 × 20 cm. These monoliths are leached and roots are divided according to size and to the soil horizon, where they occur.

It is not possible at the present time to communicate all the results of our work. First, investigations are still under way, even for the most widely distributed forest types. Secondly, the field data already obtained require detailed statistical treatment and analysis. I can therefore only speak about the results from one of the most common forest types, namely, *Querceto-Picetum pilosae caricosum*. It occurs on even, but well-drained, plots on watersheds with moderately sod-weak, podzolic soils. The stand-forming species is spruce with a mixture of *Betula pubescens*, oak and aspen in the first canopy; the second canopy, which is very sparse, is composed of lime-trees and *Acer platanoides*. The age of the tree stand is 85 years. The medium tree height is 24 m, the medium diameter 24 cm. The undergrowth is fairly well developed and represented by isolated large shrubs of *Corylus*

avellana, with shadowy umbrella-like crowns and by some small shrubs—*Lonicera xylosteum*, *Evonymus verrucosa*, *Rhamnus frangula* and others.

The grass cover is abundant and consists of many species, with a predominance of *Carex pilosa*, *Oxalis acetosella*, *Galeobdolon luteum*, *Ranunculus cassubicus*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*.

Table 2 shows that the total stock of the above-ground phytomass is equal to 218.5 t/ha (abs. dry weight); of this total, trees are responsible for 217.4 t/ha. Leafy species give 50.6 t/ha, or 23 per cent; this is 5 per cent more than the biomass of leafy species calculated on the basis of volume and number of trunks. The biomass in grass, shrub and moss canopies is low (1.1). The underground biomass of these biogeocoenoses is estimated as 63.5 t/ha for trees and shrubs and 3.09 t/ha for grasses. Annual increment is estimated to be 12.37 t/ha of abs. dry weight. As indicated in Table 3, trunks store 50 per cent of this increment, skeletal components of the crown, 18 per cent. The parts of plants engaged in photosynthesis make up only 30 per cent of the increment. The contribution of lower canopies in the total production of the coenosis is estimated to be 5.0-5.5 per cent. Contrary to the accumulation of phytomass, by weight and volume, in the lower horizons of the phytocoenosis, the annual increment reaches its highest values

TABLE 2. The phytomass stock in the above-ground part of the association *Querceto-Picetum pilosae caricosum*, 85 years old, and its distribution among canopies (in t/ha of ABS. Dry weight)

Canopy	Phytomass not engaged in photosynthesis					Phytomass engaged in photosynthesis					Totals
	Trunks		Dead and living branches		Total	Needles	Leaves, stems of grasses and mosses	Auxiblasts		Total	
	Spruce (<i>Picea</i>)	Leafy species	Spruce (<i>Picea</i>)	Leafy species				Spruce (<i>Picea</i>)	Leafy species		
I. Tree	131.85	44.21	18.14	5.75	199.95	16.06	0.654	0.687	0.025	17.425	217.4
II. Undergrowth	—	—	0.012	0.361	0.373	0.002	0.053	—	0.015	0.070	0.443
III. Grass cover	—	—	—	—	—	—	0.582	—	—	0.582	0.582
IV. Moss cover	—	—	—	—	—	—	0.128	—	—	0.128	0.128
TOTALS	131.85	44.21	18.152	6.111	200.323	16.062	1.417	0.687	0.040	18.205	218.553

TABLE 3. Annual increment of the overground phytomass in the association *Querceto-Picetum pilosae-caricosum*, 85 years old, (in t/ha of ABS. Dry weight)

Canopy	Phytomass not engaged in photosynthesis			Phytomass engaged in photosynthesis			Totals
	Trunks	Branches	Young sprouts	Needles	Leaves, stems of grasses and mosses	Cones	
I. Tree	6.193	1.469	0.702	2.421	0.656	0.234	11.675
II. Undergrowth	—	0.036	0.015	—	0.053	—	0.104
III. Grass cover	—	—	—	—	0.524	—	0.524
IV. Moss cover	—	—	—	—	0.051	—	0.051
TOTAL							12.354

in the upper part of the tree canopy, constituting here almost a half of the total increment weight and 70 per cent of the foliar and branch increment of all canopies.

The surface of the biomass of the producers, especially important in the analysis and estimation of biogeocoenotic activities, displays other regularities. This reaches 220,000 m² per hectare for the whole coenosis. Highest values are observed in the upper tree storeys. They become lower towards the undergrowth canopy and rise again slightly in the grass canopy. The phytomass engaged in photosynthesis—the needles and leaves of all the plants—have the largest surface area among all biomass components, comprising up to 84 per cent of the total surface area. The leaf area index for the whole phytocoenosis (but omitting leaves of mosses) is equal to 15.55; for trees 13.85, for undergrowth 0.21, and for grasses 1.46.

Data concerning the surface of various biomass components are used for the calculation of radiation balance, photosynthesis, transpiration, respiration, as well as for the quantitative determination of the living places of the phytophages and their various carnivores.

Of particular importance is the length of different plant components which serve as paths of migration for animals into their feeding zones and for caterpillars of certain phytophages into the litter for pupation. The total length of trunks, branches and sprouts of arboreal plants for the investigated biogeocoenosis is about 1,600 km per hectare, with a predominance of skeletal fractions of the tree crowns. Needle-bearing branches and sprouts alone total 530 km per ha.

If the calorific value of 1 g of plant tissue is taken to equal 4,500 cal, the amount of energy stored in the spruce forest during a period of 85 years reaches $10,000 \times 10^8$ gcal per 1 ha in the above-ground phyto-

mass (excluding cut and dead trunks). The annual increment equals 550×10^8 gcal per 1 ha.

Unfortunately, I cannot give detailed information about the structure, distribution, stock and increment of the biomass in other types of forests, because the investigations are not yet completed and the data obtained have not yet been treated sufficiently. But it is nevertheless possible to compare the biomass increments in our mixed forest with those of secondary broad-leaved stands and oak-lime forests. In the 55-year-old aspen forest, with second canopy of small oak and a rather dense undergrowth of *Corylus avellana*, the annual increment is estimated as 8.14 t/ha, proportioned as follows between the different canopies:

- I Canopy of aspen, 6.8 t/ha
- II Canopy of oak, 0.2 t/ha
- III Canopy of *Corylus avellana*, 0.65 t/ha
- IV Canopy of grasses, 0.36 t/ha.

In the 85-year-old oak-lime forest, the annual increment is estimated as 6.5 t/ha with the following distribution between canopies:

- I Canopy of lime (85 years) and oak (120 years), 6.2 t/ha
- II Canopy of the shoot undergrowth of lime and *Corylus avellana* shrubs, 0.15 t/ha
- III Canopy of grasses, 0.15 t/ha.

To summarize, the production of biomass in secondary broad-leaved stands is 1.5-2.0 times lower than that of primary mixed broadleaved-spruce forests. In the former, however, the biomass is more useful to men. The predominant part of the increment is stored in the trunks, while in the broadleaved-spruce forest the proportion of wood to total increment is about 50 per cent.

Résumé

La productivité primaire des forêts mixtes (N. Dylis)

Les résultats exposés ici portent principalement sur la productivité primaire d'une forêt mixte située dans le bassin de la rivière Pakbra, au sud de Moscou. Les forêts de cette région, mélange d'épicéa, de chêne, de tilleul et de bouleau, ont subi une action humaine prolongée, mais constituent un type caractérisant bien la grande ceinture forestière s'étendant du Dniepr à la Volga.

Les concepts et méthodes concernant l'étude des biocénoses forestières sont exposés d'une manière critique et justifient la grande variété des données qu'il convient de recueillir; cette variété est liée à l'hétérogénéité des biomasses forestières et à leur stratification très poussée. Il ne convient pas seulement de mesurer des poids, mais encore des surfaces, des volumes, des structures internes,

des compositions chimiques, des valeurs calorifiques ("caloricité").

Aux fins de comparaison avec ce qui se fait ailleurs, il n'est pas sans intérêt d'énumérer les mesures réalisées au niveau des parties aériennes des arbres par les chercheurs soviétiques:

1. Biomasse des troncs (bois et écorce séparés) et increment annuel pour les cinq dernières années (exprimés en unités de volume, poids et surface);
2. Biomasse des branches (biomasse squelettale des houppiers), découpées et classées en catégories de dimensions définies et increment des deux ou trois dernières années (exprimés en unités de poids et de surface);
3. Masse foliaire, séparée en fractions selon la structure de lumière ou d'ombre, et exprimée en unités de poids

et de surface; détermination de la chlorophylle et éléments des cendres;

4. Masse des bourgeons;
5. Masse des fleurs ou inflorescences;
6. Masse des fruits et graines.

Les mêmes mesures sont effectuées sur les arbustes.

La biomasse des herbes est évaluée en unités de poids et surface, celle des mousses et lichens uniquement en poids.

L'étude des racines est très imprécise, basée sur un classement d'après les dimensions, alors que ce classement devrait être fait d'après la fonction physiologique, la biomasse des racines absorbantes étant un facteur capital dans le fonctionnement de la phytocénose.

Une importance particulière est donnée à la distribution verticale de la biomasse (poids, volume, surface), et la méthode graphique japonaise est utilisée avec succès; en dehors de l'intérêt que présente chaque fraction horizontale de biomasse pour ses interactions avec le microclimat où elle baigne (téléoclimat), on y découvre aussi des relations importantes avec la faune; on voit par exemple (tableau 1) que les feuilles de *Betula* sont attaquées très différemment par les phytophages suivant le niveau qu'elles occupent dans la couronne.

Du point de vue technique, l'étude des arbres est réalisée sur un maximum de trois arbres moyens, la forêt étudiée se trouvant dans la zone verte sanitaire entourant Moscou, où l'abattage d'arbres sains est strictement limité; des arbustes moyens sont également choisis; le choix se fait sur un inventaire total du peuplement étudié. La strate au sol est récoltée sur au moins 25 plots de 50 × 50 cm. Les racines et autres organes souterrains sont mesurés sur monolithes de 50 × 50 × 100 cm pour les arbres, et de 20 × 20 × 20 cm pour les herbes (méthode de Kachinsky).

La forêt étudiée est du type *Querceto-Picetum-Caricocum pilosae*, sur sol bien drainé du type podzolique. La strate arborée est à dominance de *Picea abies*, avec admission de *Betula pubescens*, *Quercus* et *Populus tremula*; elle est âgée de 85 ans, avec une hauteur moyenne de 24 mètres et un diamètre moyen de 24 cm; à quelques

Tilia et *Acer platanoides* dominés s'ajoute une strate arbustive dispersée à *Corylus avellana*; dans la strate au sol riche en espèces dominant *Carex pilosa*, *Oxalis acetosella*, *Galeobdolon luteum* et *Ranunculus cassubicus*.

La phytomasse des organes aériens est de 218,5 t/ha; le détail en est donné au tableau 2; la phytomasse des organes souterrains est évaluée à 66,6 t/ha, dont 63,5 tonnes de racines d'arbres et arbustes.

La phytomasse totale est donc de 285,1 t/ha. Sa surface est de 220 000 m²/ha (22 ha par hectare), l'index foliaire étant à lui seul de 15,55 ha pour les arbres et arbustes, et de 1,46 ha pour les herbes. La longueur totale des axes (troncs, branches et rameaux) atteint 1 600 km/ha, dont 530 km de branches portant des aiguilles.

L'incrément annuel¹ de la phytomasse aérienne est estimé à 12,37 tonnes de matière sèche; le détail est donné au tableau 3; les principaux postes sont 6,2 tonnes de troncs, 1,5 tonne de branches et 2,4 tonnes d'aiguilles; la moitié de cette production est formée dans la partie supérieure des houppiers des arbres.

Si la calorificité moyenne d'un gramme de tissu végétal est estimée à 4 500 cal, on peut calculer que la quantité d'énergie stockée pendant 85 ans dans la biomasse aérienne est de 10 000 × 10⁸ cal/ha, soit un incrément annuel moyen de 550 × 10⁸ cal/ha.

La forêt mixte primaire ci-dessus décrite peut être transformée en forêt secondaire de feuillus riche en chêne, tilleul et tremble. L'incrément annuel des organes aériens de deux de ces forêts s'élève à 8,14 t/ha pour une forêt de *Populus tremula* et *Corylus* de 55 ans; 6,5 t/ha pour une forêt de *Tilia* (85 ans) et *Quercus* (120 ans). (Voir détails importants dans le texte original.)

Ainsi, la productivité de la forêt secondaire est de 1,5 à 2 fois inférieure à celle de la forêt primaire. Cependant, dans la forêt secondaire, la part prédominante de l'incrément annuel affecte les troncs (seulement 50% dans la forêt primaire), ce qui est économiquement plus profitable.

1. Productivité nette au sens du programme PT du PBI. (Note de P. Duvigneaud.)

Discussion

D. E. REICHLÉ. Estimates of net primary production should be adjusted by "adding back" that amount of plant biomass consumed by phytophages during the growing season. Our data from deciduous forests from south-eastern United States indicate that between 5 and 10 per cent of the foliage biomass is consumed by herbivorous insects. There appears to be some preference of insects as to whether sun or shade leaves are eaten. Summer feeding forms take shade leaves generally; most consumption of *Liriodendron tulipifera* foliage in our forests is due to early spring weevils, and, hence, sun leaves show the greatest insect damage. This, however, is misleading,

since these sun leaves are eaten very early in the growing season when they are physically (and presumably chemically) more similar to shade leaves.

Professor Rafe has previously summarized such Russian data which show the impact of different phenological groups of foliage-feeding insects on the increment growth of forests over several seasons. These data also include effects of different intensities of insect infestation. These, and other related studies, are published in the proceedings of the 1968 IBP Temperate Forest Working Meeting in Gatlinburg, Tennessee, United States. (Reference: *Analysis of Temperate Forest*

Ecosystems, D. E. Reichle (editor), Berlin, Heidelberg, Springer Verlag, 1970.)

P. DUVIGNEAUD. Ce qui, dans cette communication, est appelé *incrément annuel* comporte les feuilles d'arbres et les herbes au sol. Il s'agit donc plutôt de *productivité primaire nette*, au sens de la section PT du PBI (*IBP news*, 1965, n° 2), compte tenu de la remarque de Reichle.

Si Dylis ne donne que la productivité de la partie aérienne de la phytocénose, on considère que l'accroissement annuel des racines, en pourcentage de la biomasse, est le même que celui des organes ligneux aériens (environ 4%); on peut estimer à environ 2,5 tonnes la productivité des racines et, de là, à environ 15 t/ha la productivité primaire nette totale de l'écosystème forêt mixte.

Bibliography / Bibliographie

УТКИН, А. И. 1970. Issledovaniya po pervichnoy produktivnosti lesov SSSR (Investigations on the primary productivity of forests of the USSR). *Lesovedeniye*, no. 3.

5 Primary productivity of
deciduous broad-leaved
forests

5 Productivité primaire des
forêts d'essences feuillues
caducifoliées

Primary productivity: temperate forests, especially American deciduous types¹

J. S. Olson
Ecological Sciences Division,
Oak Ridge National Laboratory,
Oak Ridge, Tennessee 37830
(United States of America)

CONTENTS

Introduction
A parable
Regional ecosystems
Local stand production
Productivity processes
Conclusion
Résumé
Bibliography / Bibliographie

INTRODUCTION

When rates of interest on financial investment are near all-time high percentages, it is natural to examine how the "compound interest" growth of a forest ecosystem is managed by Nature—and by man. My theme is a simple one. Ecosystems need to be studied on at least four sides, shown in Figs. 1-4. This can be done on the scale of (1) our world (biosphere), (2) regional landscape complexes, (3) a system including a local woodland plus its surroundings, such as local watersheds, and (4) special components (sub-systems) of the forest or the trees. My carbon cycle paper in the previous IBP Woodland Working Group Meeting (Olson 1970) treated scale (1). This need not be discussed (see Fig. 1).

An old saying reminds us not to "lose sight of the forest" (on any of the three larger scales), by narrowing all of our attention on "trees" considered by themselves. Yet I have agreed very fully with Professors Duvingneaud, Ellenberg and Ovington and others—since long before the first IBP Terrestrial Productivity meeting in Brussels in September 1963—that a quantitative ecological *synthesis* on scales (2) to (4) will require an altogether more fundamental level of analysis of ecosystems processes in more detail. This must cover not only primary producers, consumers (in the broadest sense, including man), plus their environment, but also the most significant *interactions* and causal controls of all three. All are needed for a synthesis of greater depth and breadth than was possible in 1963.

A PARABLE

But how can this synthesis be made when some generalists start only at the broadest scale—many steps removed

1. Research sponsored by the United States Atomic Energy Commission under contract with the Union Carbide Corporation.

Atmospheric sub-model

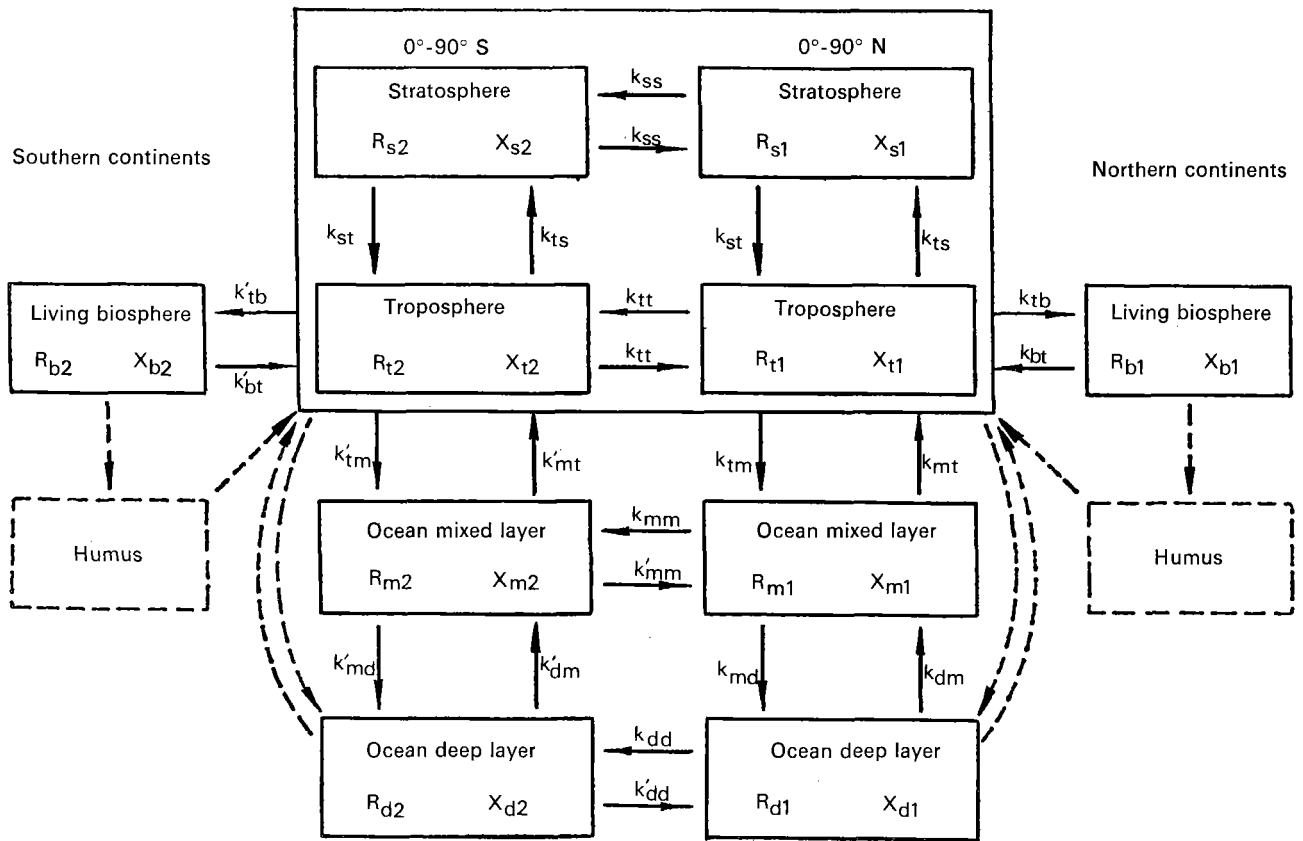


FIG. 1. Four scales of box models ecosystems: world scale of biosphere, partitioned by hemisphere and by living and dead organic matter of the continents, exchanging material or energy with the atmosphere and hydrosphere. R is reservoir or carrier mass; X is an absolute or relative concentration depending on the element or variable which is being exchanged at rates described by coefficients k . Coefficients are variables, depending on season and other factors. (From Olson 1970, after Nydal 1968.)

from the details of process? When some specialists reduce their respective processes to the finest point of resolution, purposely using experimental control to avoid complications of interaction with other processes at the expense of delaying almost for ever the first or second look at the interactions having greatest interest?

Of course, the generalist and the specialist both fill very important places in the world of resource management and science. Many of each would declare there is much need for connecting their perspectives of breadth and depth. They do share satisfactions, like a mountain climber, who can shift focus far over a grand vista, or else down closely on the parts of alpine flowers and on the Collembola which jump around on them in almost the coldest weather.

In another analogy, the generalist and specialist may be imagined as chief engineers of large construction teams, boring a tunnel from two sides of the same mountain. Society spends heavily on manpower, machinery and fuels so their tunnel can be completed—finished in time to save great expense of a long and

perhaps dangerous transportation route over the mountain passes.

If a miscalculation of the surveyors of the mountain should prevent a meeting of the tunnels of the two construction teams, we can imagine the consequence for the poor surveyors, their bosses, the society which awaited completion, and perhaps the governments of the states on both sides of the mountain. What if the tunnels do meet, but the miscalculation leaves an awkward and dangerous kink at the joining interface? The anticipated celebration might give way to recrimination on every side. Nobody wants to take the blame! To avoid such a mistake requires examination at several scales, coupled with one another before IBP ends.

REGIONAL ECOSYSTEMS (Fig. 2)

In North America since about the turn of the century, forest services and forest economists have helped to shift the pattern of woodland use from timber mining to

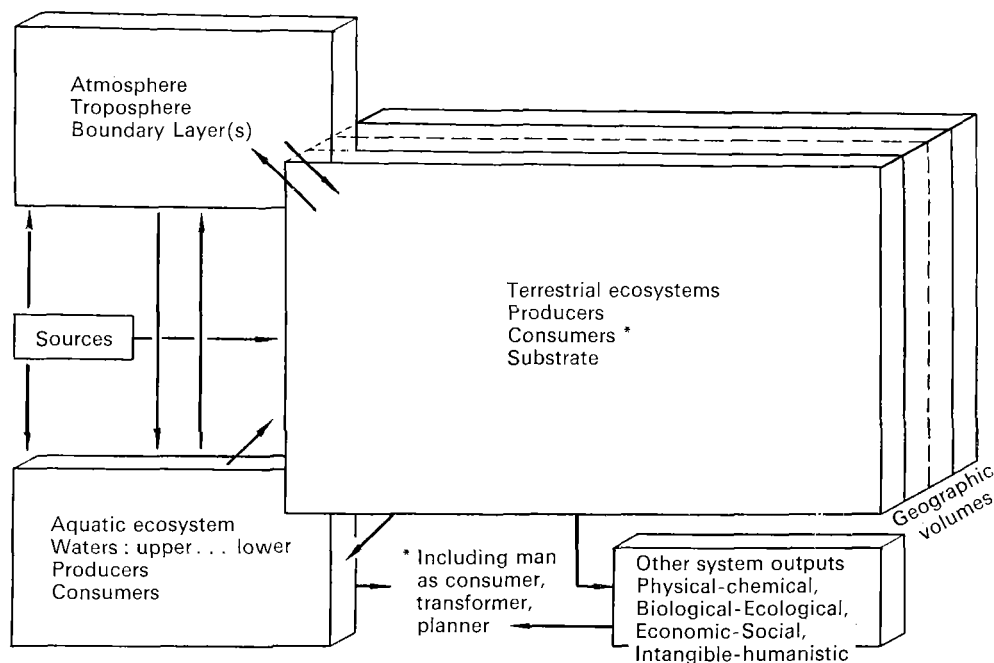


FIG. 2. Four scales of box models ecosystems: regional scale of partitioning several terrestrial ecosystems and their exchanges with atmospheric layers and pertinent aquatic ecosystem(s). On this scale, human values regarding tangible outputs and other qualities of ecosystems can be considered with particular attention to "target" organisms as distinct from "others". (Adapted from Olson 1970.)

regular harvest. Raup (1964) reminds us of many surveys showing the supply of fibre and lumber is actually increasing. Yet average quality of many species and products is still diminishing, and so are many well-publicized aspects of *environmental quality*.

Multiple use has been accepted as guiding principle instead of productivity alone. The difficulty of avoiding conflicting uses for the *same* area, which essentially cancel each other in value, has been recognized but hardly solved on a level of public policy. Clarifying alternative choices for a locality or region, in the context of man's own ecology, is far from resolved on the level of working management and proper education for public voters. This task certainly needs to be considered as a larger context for study of productivity itself, and the processes which prevent deterioration of either production rates or quality of products and appearances.

Harvest of timber from the United States in 1962 was estimated by the U.S. Department of Agriculture (1967) as 290×10^6 cubic metres: half of this sawlogs, one-quarter pulpwood and one-quarter ranging from such premium products as veneer wood to miscellaneous industrial and fuel supplies. Standard tables in forest survey work will help show (a) quantitative land area changes which have been widely recognized on a qualitative basis; also (b) details of change per unit area.

For one example, Connecticut (Fig. 5) had almost two-thirds of its area in forest (almost all potentially commercial) when I moved there in 1952—double the forest area of 1850, as a result of abandonment of agricultural fields as people migrated west. What I called the "Suburban Forest" was already changing rapidly, as

workers from the towns took up residence in forest land. Residential and aesthetic values have increasingly outweighed the traditional forest economic ones in the trends of private land use, and of public regulation to control it.

In Connecticut's case (Griswold and Ferguson 1957), almost two-thirds of the cut timber was for fuel. Perhaps because of such uses, 31 per cent of the cut was possible from deciduous limbs and "cull trees" that would not even be included in "growing stock" by the traditional economic surveys; much was from so-called "non-commercial" land. Such points are noted early here, as they need to be allowed for in converting commercial production summaries to biomass and to indirect estimates of rates of biological production and hence of carbon fixation (either gross or net; Olson 1964, 1967, 1970). Growing stock (from 30 cm stump height up to heights with 10 cm top diameter) was 37 million cubic metres—88 per cent deciduous, and 50 per cent oak (mostly *Quercus rubra*, other red oaks, *Quercus alba* and *Quercus prinus*). Net increment of growing stock was estimated as 1.9 ± 0.23 million cubic metres, but this was an algebraic sum estimated to include:

Growth on inventory	
(4 per cent compound interest)	$1.5 \times 10^6 \text{ m}^3$
Ingrowth to "pole" class	
(10 or 12.5 cm dia. at 1.37 m height)	+0.6
Estimated mortality due to	
wind, fire, insects and disease	-0.2
Change of inventory	
(5 per cent compound interest)	$1.9 \times 10^6 \text{ m}^3$

Removal of 0.25 harvest out of the "growing stock" (0.7 per cent) was only slightly greater than losses by mortality. This could have been increased by salvage cutting and by better selection for quality trees—and still provided substantial increase on the capital base remaining to gain future yields.

While Connecticut is a small state, chosen here first because its land use pattern is changing rapidly for social-economic reasons, a mapping of productivity is needed to convert such volume estimates to carbon inventories and budgets. Regional carbon biogeochemistry needs to allow for significant carbon storage in forests, as compared with the prodigious releases of carbon from fossil fuels by the very technology which supports suburban and "ex-urban" life. Whether started in IBP, or merely planned now for a larger post-IBP effort, it seems essential that we analyse carbon budgets for large resource areas.

A second and larger example which typifies the Appalachian part of the Central Forest Zone is Pennsylvania. As in New England, *Tsuga canadensis*, *Pinus strobus* and *P. rigida* are locally important conifers. Yet 92 per cent of the state's growing stock is nevertheless deciduous, including 20 per cent *Quercus rubra*. "Northern Forest" with large *Prunus serotina* dominates northern counties and some mountains. The growing stock was about 340 million cubic metres in 1955, increasing at a "net" rate of 16.5 million cubic metres—again about 5 per cent interest on capital, not counting removal by harvest. Timber cut (including 16 per cent wastage of damaged trees left in the forest!) was 4.4 million cubic metres or a removal of "dividends" at a rate near 1.4 per cent, or twice the fractional rate compared with Connecticut's. Significant forest and mining industries account for this difference, but these are changing too.

Continuing westward (Fig. 5) in the Central Forest into the Central Lowland and Corn Belt, topography no longer constituted such common clearing obstacle for agriculture. Land managed for prime purposes of forest products gives way to relatively more rough or wet farm woodlots—many of them grazed so that domestic as well as wild vertebrates are significant outputs. A vast belt from Indiana north-westward through Minnesota, and south-westward past Missouri to Texas was originally a mosaic of frequently burned grassland (tallgrass prairie) plus "oak openings"—best typified by *Quercus macrocarpa*, *Q. ellipsoidalis* (north and westward from Chicago), *Q. stellata* (far to the south and west) and others. While historically important for fuel and shelter, and aesthetically distinctive along the margins of higher quality oak-hickory and mixed deciduous forest of slopes and river bottoms, such types commonly are used and valued (or often eliminated mechanically) for the sake of artificial pasture.

Both the Northern Forest (up to the true Boreal zone) and the Southern Forest zone (with evergreen broad-leaved species as well as several southern pines) clearly involve increased prominence of nearly pure conifer

types (mostly successional stages). Mixed wood here (and in transitional zones of Fig. 5) may have temporary or permanent status on the landscape mosaic. Adequate treatment and integration of productivity estimates on a zonal basis cannot well be done by taking one "typical" production value and multiplying by area figures, even though we are obliged to use this short-cut procedure for very preliminary calculation on the broadest geochemical scale. It is a matter of time, and of methods yet to be discussed, to determine both quantity and the quality of biological production in every forest zone.

Speaking again of forest quality (in species and potential use) this varies greatly over the Eastern Deciduous Biome region; the economically oriented estimates of quantitative growth and use vary much less. A randomly chosen area, well within the Northern Forest (Menominee, Delta, Schoolcraft and Alger counties in the Central Upper Peninsula of Michigan), was estimated as having an "annual net growth" (in the sense of Connecticut's total given above) of 4.5 per cent, of which foresters recommended 3.8 per cent as "allowable cut" for permitting increase and shifting quality of growing stock. Current cut in an area primarily noted for a forestry economy was only 1.8 per cent of volume, and presumably a very similar percentage yield if these volume data could be converted to units of carbon or organically bound energy in the surveyed portion of the total ecosystem. Estimated percentages of deciduous over total were 61 per cent for volume and 55 per cent for "periodic annual net growth".

A final and larger sample area in the south-central part of our Biome region is Mississippi's nearly identical ratio in 1957: 57 per cent deciduous growing stock, but already decreasing in all sections through management policy that is oriented toward favouring pine or agriculture. Stronger prevalence of deciduous species in the north and (especially) the delta or western fringe of Mississippi was offset by distinct and increasing prevalence of pine forest in central, south-west and south sections. After deducting for 1.8 million cubic metres of mortality (most deciduous), growth is 9.4 million for pine and 7.1 million for broad-leaved species (almost all deciduous). An average of 2.3 cubic metres per hectare per year constituted a growth rate of 8 per cent. Not only was this percentage larger than in the Central and Northern Forest; the annual cut exceeded growth for deciduous species and approached 60 per cent of the growth estimated for pine.

Such estimates of course are being updated continuously by the Forest Service, state and private surveyors. They are available in summaries which already bulk hundreds of times as great as this symposium's total proceedings. Yet the few examples chosen do serve well to emphasize a few main points:

1. On a biome-wide basis, forests of the eastern United States are "earning" a relative growth rate (not counting mortality and much throughput of mass in any year) average well below intensively managed

forests, but similar to interest formerly considered reasonable for various kinds of economic investment: 4.5 per cent in mixed glaciated and boggy terrain in northern Michigan to 8 per cent averaging over Mississippi.

2. Variations between zones and their transitions, and within local resource regions (like blocks of counties) are important, and probably can be explained rationally by research, and improved considerably by wiser management.
3. All the preceding figures apply only to a fraction of the above-ground stemwood, and thus constitute only a fraction of the total biological productivity (carbon fixation and energy throughput) required to attain such yields or better ones.

LOCAL STAND PRODUCTION

The whole biosphere or resource region consists of a number of geographic volumes (Fig. 2) whose boundaries may be delimited, for purposes of analysis, according to "natural" areas of rapid transition or convenient places for measuring input or output (Olson 1970, Fig. 2; also Smith 1970). Consumers (including man) depend on the (primary) producers in important ways besides energy, protein and other nutrients. Both exchange carbon with the atmosphere, through a coupled chain of boundary layers: leaf or "skin" layers, stand layers, shear layers

above (and perhaps within) a stand, and the topographic and planetary boundary layers, which are by definition, influence of the *local* ecosystem's conditions (Eckardt 1968, Gates 1968).

Aside from products and other useful outputs of the system for man, there is normally a drainage of surface or subsurface waters to aquatic ecosystems. Because these influences of land on water (and some return influence of water on land in the case of ground-water influences and "fishing" consumers), the U.S. IBP Committees on Terrestrial Productivity and Freshwater Productivity (PT, PF) decided to focus joint major investment of *new* research (as distinct from hundreds of miscellaneous "IBP-related studies") on the scale of local watersheds (Fig. 3). In both the Eastern (mainly deciduous) and Western (mainly coniferous) forest or woodland regions, considerable attention has been given to organizing existing information that is available on land-water interactions, in planning new studies that are required for filling gaps in our understanding of such land-water interactions.

Clearly, any site proposed for combining both systems must give some attention to the main components in each one. The amount of subdivision required on the level of species or other appropriate groups of producers and consumers may be fairly detailed at the stage of system inventory, as suggested by "decks" of cards in Figure 3. Yet clearly some regrouping can and must be done when research comes to the stage of comparison and

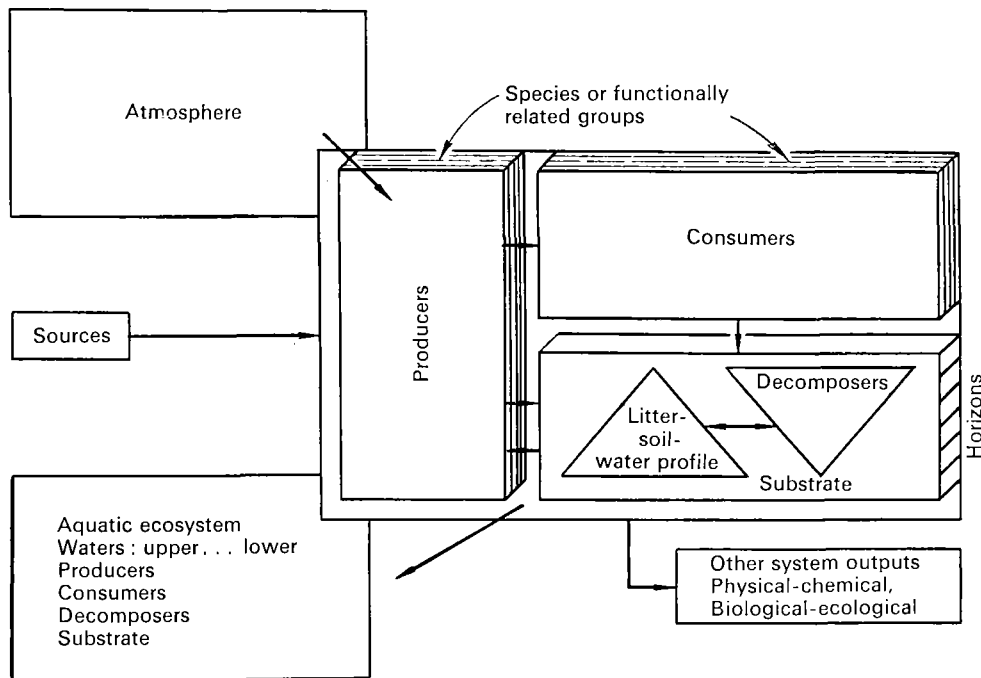


FIG. 3. Watershed module. Four scales of box models ecosystems: local scale of modelling natural processes of a small catchment or watershed. Producers and consumers (represented like decks of cards) may be considered in detail by species or other taxa, but some pooling of functionally similar sets is anticipated early. (Adapted from Olson 1970.)

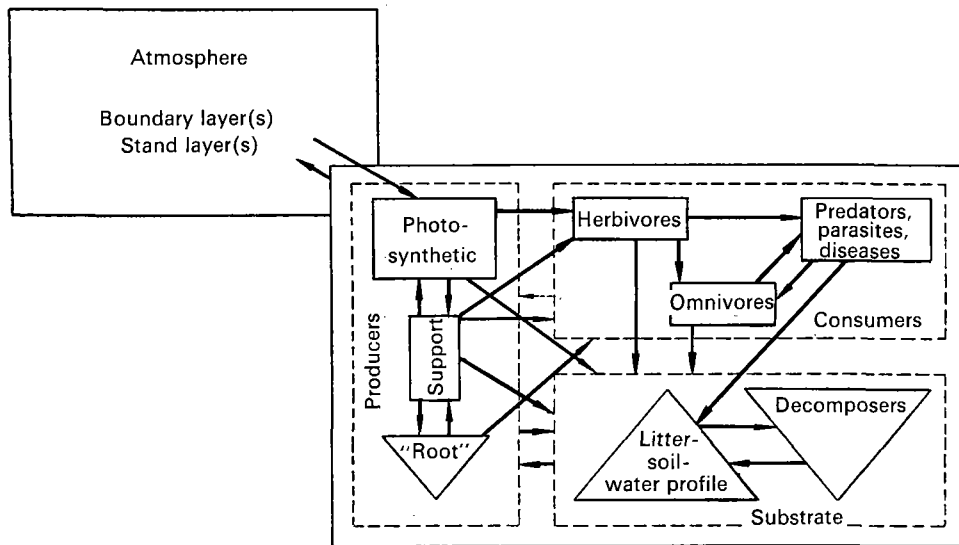


FIG. 4. Four scales of box models ecosystems: an ecosystem module (either terrestrial or aquatic) within a stand watershed, region or biosphere is here partitioned by functionally distinct parts—of producers, populations (where pertinent for producers, consumers or decomposers), and substrate components (solid or liquid). Process models may focus prime attention on one or a few transfers or other kinds of dependence implied by arrows in this picture, or on internal components of a box or subsystem—but may express these relations as dependent on other parts of the system(s) shown here or in Figs. 1-3. (Adapted from Olson 1970.)

synthesis in terms of functional components (Fig. 4). Desirable guide-lines for analysis and synthesis were sought already at the first Brussels and Gatlinburg meetings of the IBP working groups, but the format for making comparisons between sites, biome groups and nations still requires careful checking in the light of previous and new work.

As a rapporteur, requested to bring together results of others, I have found it helpful now to focus in some detail on studies of two leading ecological analysts of woodland productivity. Along with other new summaries and previous publications, these illustrate the degree of resolution in *primary* productivity studies which seems rather appropriate and feasible for a fairly detailed stand study, or a sampling of stand conditions which differ regarding vegetation structure or position in a climatic-topographic gradient.

MINNESOTA SAND HILLS

Ovington, Heitkamp and Lawrence (1963) reported studies made in 1959 on outwash sand and dune soils of the Cedar Lake Reserve (not far from the classic aquatic ecosystem studies of Lindemann 1942), on the Anoka Sand Plain north of Minneapolis-St. Paul. We are most concerned here with the closed 60-year-old oakwood dominated by *Quercus rubra* var. *borealis* (terminology after Fernald 1950), *Q. ellipsoidalis* and few other species (Table 1). Seasonal changes are shown for it, and also for comparison with rather unproductive

prairie, and a "savanna type" stand of open, intermittently burned *Quercus ellipsoidalis* (Tables 2, 3). The authors noted the extremely high variance shown between cores that were driven through the sand to collect roots—biased on the low side by failure to cut through roots which exceeded some unspecified diameter. Clearly taproots underneath the trees could not be sampled. This was attempted in another study by Ovington and Olson, in press, for a tropical montaine rainforest in Puerto Rico. (Additional methodological questions on roots were discussed by us and especially by Soviet, Japanese, German and other investigators in the IBP Root Symposium Proceedings edited by Ghilarov, *et al.*, 1968 and will not be reviewed here except for a few approximate adjustments to total mass.)

Treating above-ground biomass 207 minus 25 gives a change of 182 grammes, which must be an underestimate of herb productivity. Presumably some photosynthesized materials produced before 15 September were already dropped, decayed or consumed by animals before that date. In addition, any later photosynthate would not be accounted for because loss rates exceeded production rates after mid-September. For these reasons, a "plus" sign in Table 1 indicates that the production between 15 April and 4 November is larger than the biomass change and production divided by maximum biomass (207 on 15 September) is greater than 0.88. I do not know whether live herbage decreases to zero and undergoes significant growth to 25 kg/hectare before 15 April. This is possible even in the cold Minnesota climate, but

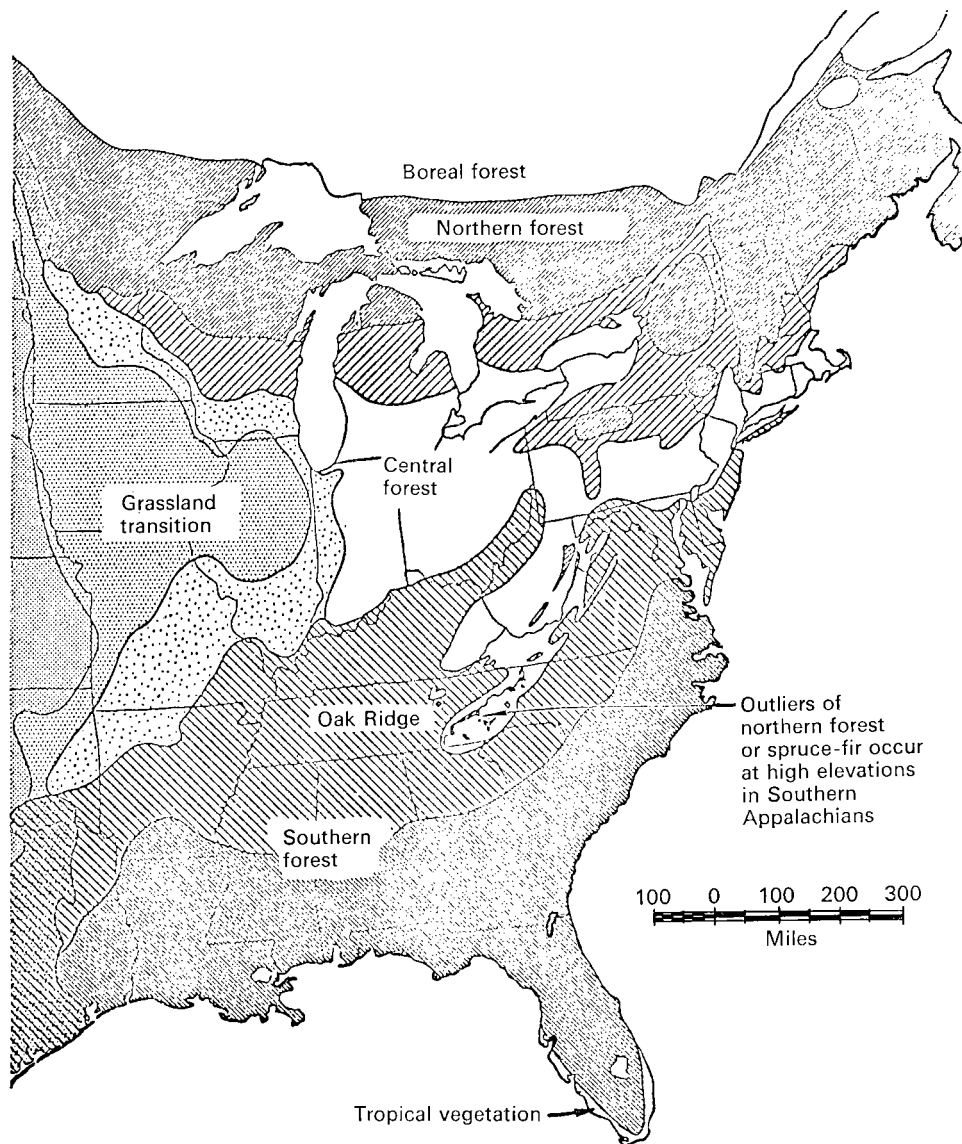


FIG. 5. Four scales of box models ecosystems: main zones (northern, central and southern) of the eastern deciduous forest. Transitions between these (open cross-hatching), and between prairies (left) and forest (dots in the "prairie peninsula"). (After colour map showing also superposition of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*) by countries and stands, in Olson, Stearns and Nienstaedt, 1959.)

offsetting a further adjustment for this would be the possibility of upward translocation from underground organs.

For similar reasons, the estimated 389 kg/ha of shrub growth (and estimated turnover fraction of this number over a maximum biomass, 638 kg/ha, giving 0.61) are probably *lower bounds* on the true values. Likewise only a conservative lower bound was indicated for annual above-ground stem growth (bole plus old branch production) by dividing total biomass by stem age. This estimate, divided by total biomass, is merely another

ratio of the same numbers indicating an average lifetime growth (after various losses from tree pruning) of slightly over 0.02, i.e., 2 per cent of the value at the stands age around 50 years. Dead stems on trees equal 8 per cent of live stem. Allowing for pruning losses would significantly raise the branch growth estimates, since pruning losses would have continued over many years and much of the attached dead material would have previously fallen to woody litter and decomposed. Hence an addition of what *is left* of this fraction would give only the roughest (low) indication of one upward correction for true stem wood

TABLE 1. Oven-dry weight of vegetation in the oakwood type (kg per hectare)

Vegetation sample	Sampling date								Summed positive increments	Sum/Max.
	15 April	13 May	15 June	10 July	12 August	15 September	13 October	4 November		
Living vegetation										
Herb layer	25	37	91	81	159	207	66	41	182+	0.88
Shrub layer										
Flowers and fruit										
Leaves	} 2	} 67	} 152	} 218	} 184	} 140	} 33	} 57		
Stems formed in 1959					22	40	58		389+	0.70
Older stems	319	244	368	371	407	458	464	490		
Total for shrub layer	321	311	520	589	613	638	555	547		
Tree layer										
Flowers and fruit	0	0	3	7	11	20	0	0		
Leaves	0	853	2 389	2 626	2 848	3 543	975	1 274	4 046	1.0
Branches formed in 1959	0	53	115	172	292	483	220	280		
Older branches ¹	(49 019)	(49 019)	(49 019)	(49 019)	(49 019)	49 019	(49 019)	(49 019)	3 575+	0.02
Boles ¹	(111 888)	(111 888)	(111 888)	(111 888)	(111 888)	111 888	(111 888)	(111 888)		
Total for tree layer	(160 907)	(161 813)	(163 414)	(163 712)	(164 058)	164 953	(163 297)	(162 461)		
Subterranean stems	74	51	48	114	126	122	90	192	?	
Roots	12 881	15 409	19 249	20 630	13 517	15 738	11 844	9 889		
Roots and subterranean stems	12 955	15 460	19 297	20 744	13 643	15 860	11 934	10 081	8 192+	
Total for living vegetation	(174 208)	(177 621)	(183 322)	(185 126)	(178 473)	181 658	(175 852)	(173 130)		
Dead vegetation										
Dead stems on trees ¹	(21 838)	(21 838)	(21 838)	(21 838)	(21 838)	21 838	(21 838)	(21 838)		
Litter	34 226	37 122	51 944	38 622	23 917	31 511	41 249	35 279		
Total for dead vegetation	(56 064)	(58 960)	(73 782)	(60 460)	(45 755)	53 349	(63 087)	(57 117)		
Total weight of vegetation	(230 272)	(236 581)	(257 104)	(245 586)	(224 228)	235 007	(238 939)	(230 247)		

1. Sampled only 23-24 September when trees were felled. Data in parentheses are based on these values in the 14 September column.

Source: J. D. Ovington, *et al.*, 1963.

TABLE 2. Oven-dry weight of vegetation in the prairie type (kg per hectare)

Vegetation sample	Sampling date										Production/Maximum pool
	13 April	12 May	10 June	10 July	10 August	9 September	12 October	2 November	Production	Maximum pool	
Living vegetation	24	59	488	642	944	900	358	178	920+	1.0	
Herb layer											
Shrub layer											
Flowers and fruit											
Leaves											
Stems formed in 1959											
Older stems											
Total for shrub layer											
Subterranean stems											
Roots											
Roots and subterranean stems											
Total for living vegetation											
Dead vegetation											
Litter											
Total weight of vegetation											

growth. We need estimates of the mean effective lifetime of what IBP tundra group also has agreed to call "attached dead" components of plant material, and could use model calculations to raise Ovington's estimates nearer the true values for any stand age.

Similar problems are posed by Tables 2 (Prairie) and 3 (Savanna-type open woodland). Annual production in herbs and current shrub growth probably exceeds the amount present at one time. It is not clear whether the decline in Savanna leaves from a June sample maximum of 1,570 to 1,277, returning up to 1,480 kg/ha, shows two real flushes of growth (instead of being a statistical artifact); however, even adding the positive biomass changes for both growth periods could again represent an underestimate of leaf production. Some real losses were surely continuing concurrently with production in addition to the conspicuous apparent loss in the one sampling interval between 11 June and 9 July.

It was and still is valuable to get such lower bounds on productivity by harvest methods. These and other results of Ovington served well to clarify problems of making adjustments by adding terms into the production budget for all the concurrent losses of current seasons growth, as recommended by IBP News 2 and 9. The Minnesota study has further interest in providing (see Table 4) one of the early consistent sets of values for energy and chlorophyll for the contrasting terrestrial ecosystems. The range of energy contents of material, especially when recalculated on an ash-free basis, showed relatively small variability in caloric contents. Many later results also suggest that application of limited caloric data based on similar materials taken over different times and places might introduce much less error than the errors due to sample variance (and the low bias!) in field estimates of dry weight production.

Since the earliest IBP discussions, the desirability of better measures of incoming radiation (and its spectral fractions in a few places) has been strongly advocated. There is reason to believe that the historic United States network of old "lightbulb style" Eppley pyroheliometer results will require some recalibration. Ovington and Lawrence (1967) regretted not having such data on energy income to the research site, but borrowed estimates from St. Cloud, Minnesota, 75 km away. (This also is not likely to be a source of error as great as the discrepancies already noted.) The maize field retains most of its produced organic material for the 92-day growing period. Yet the estimates for this period of 0.84 per cent conversion of solar energy (0.94 per cent including weed production) seem likely to be low because of the material losses that were not accounted for. Errors in radiometry and caloric content seem less likely to make comparable errors in either direction. Potential errors through neglect of reproductive parts are obvious in a grain crop, and were shown to be potentially significant for woody vegetation also especially in *Populus* (Ovington 1963).

TABLE 3. Oven-dry weight of vegetation in the savanna type (kg per hectare)

Vegetation sample	Sampling date								Production	Production/ Maximum/ pool
	14 April	12 May	11 June	9 July	11 August	14 September	12 October	3 November		
Living vegetation										
Herb layer	30	120	564	1 188	1 916	1 574	462	304	1 886+	0.
Shrub layer										
Flowers and fruit	0	}3	}25	}41	5	1	1	1	41+	1.0
Leaves	0				28	22	4	0		
Stems formed in 1959	0				7	4	4	4		
Older stems	30	24	25	35	28	29	25	28		
Total for shrub layer	30	27	50	76	68	56	34	33		
Tree layer										
Flowers and fruit	0	0	15	21	1 090	0	0	0	} 2 915+	1.02+
Leaves	0	76	1 570	1 277	1 480	1 469	86	88		
Branches formed in 1959	0	20	139	135	263	241	250	312		
Older branches ¹	(13 511)	(13 511)	(13 511)	(13 511)	(13 511)	13 511	(13 511)	(13 511)		
Boles ¹	(16 645)	(16 645)	(16 645)	(16 645)	(16 615)	16 645	(16 645)	(16 645)	503+	
Total for tree layer	(30 156)	(30 252)	(31 880)	(31 589)	(32 989)	31 866	(30,492)	(30 556)		
Subterranean stems	1 061	915	1 083	1 563	1 807	1 023	1 004	1 627		
Roots	12 010	12 048	11 785	10 335	6 317	13 878	7 807	10 049	?	
Roots and subterranean stems	13 071	12 963	12 868	11 898	8 124	14 901	8 811	11 676		
Total for living vegetation	(43 287)	(43 362)	(45 362)	(44 751)	(43 097)	48 397	(39 799)	(42 569)		
Dead vegetation										
Dead stems on trees ¹	(4 024)	(4 024)	(4 024)	(4 024)	(4 024)	4 024	(4 024)	(4 024)		
Litter	7 060	8 169	6 884	8 848	10 280	10 767	12 527	12 469		
Total for dead vegetation	(11 084)	(12 193)	(10 908)	(12 872)	(14 304)	14 791	(16 551)	(16 493)		
Total weight of vegetation	(54 371)	(55 555)	(56 270)	(57 623)	(57 401)	63 188	(56 350)	(59 062)		

1. Sampled only 31 August-3 September when trees were felled. Data in parentheses are based on these values in the 14 September column.

Source: J. D. Ovington, *et al.*, 1963.

TABLE 4. Summarized data for heath balds and forest heaths, Great Smoky Mountains. Clipping values are in dry grammes per square metre of ground surface

	Rock surface, <i>Deschampsia- Leicophyllum</i>	<i>Leicophyllum lyoni</i>	<i>Rhododendron carolinianum</i>	<i>Rhododendron catawbiense</i>	Open mixed heath, Brushy Mtn.	Mixed heath, Peregrine Pk.	Mixed heath, Brushy Mtn.	Mixed heath, Rocky Spur	High mixed heath, Brushy Mtn.	Pine forest, Cades Cove	Pine forest, Pittman Center	Pine heath, Brushy Mtn.	Pine heath, Greenbrier Pinnacle	Chestnut oak heath	Hemlock-beech Cove forest	Hemlock-rhodo- dendron forest	Spruce-rhododeu- dron forest
A. Sample number ¹	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
B. Environment																	
Elevation (m)	2010	2010	2010	2010	1500	1430	1500	1560	1490	610	550	1070	1340	970	430	1280	1740
Exposure	SW	SW	S	NE	SE	SW	NE	SW	SE	SW	SW	S	SW	W ravine	NNE	ESE	
Inclination degrees	30	20	32	20	15	35	15	20	14	15	26	30	22	32	30	30	40
C. Community description																	
Canopy height (m)																	
Trees										20	17	18	12	10	29	34	23
Shrubs		.5	1.3	2.5	.7	1.5	1.8	1.7	4.7		3.0			3.5	7.6	5.2	4.5
Coverage ² (per cent)																	
Trees										196	182	116	96	38	224	166	126
Shrubs, arborescent									276					212	62	66	118
Shrubs, lower	20	100 +	190	230	136	168	234	246	12	42	43	132	196	60	38	50	24
Herb	30	0	0	2	40	2	4	0	0	0	6	58	68	16	4	0	0
Lichen and moss	30	2	5	45	34	40	2	20	12	4	0	0	0	30	14	22	58
Light penetration (per cent)																	
To low shrubs										5.3	0.6	20.7	21.3	2.3	.42	.55	2.0
To herbs		9.0	6.4	6.9	10.3	5.1	2.3	1.1	.42	3.5	3.5	4.3	4.9	1.4	.26	.41	1.3
Through herbs										3.3		2.9	1.9			.40	
Clipping weights (g/m ²)																	
Tree seedlings										1.3	4.9	2.6	1.7	.1	.1	.1	.3
Shrubs ³	7.9	307	212	264	120	171	267	279	397	23.1	17.7	77.8	82.9	145	78.6	58.5	72.2
Herbs	10.7	0	0	0	25.5	0	.4	0	0	7.9	1.7	7.1	35.7	1.4	2.1	0	0
Thallophyte ⁴	24.1	2.3	10.3	51.8	8.6	97.7	2.0	42.3	11.8	3.6	2.3	1.5	3.5	24.5	13.3	12.3	74.9
D. Shrub production relations																	
Estimated total shrub shoot production (g/m ² /yr)	12.3	460	409	491	234	380	592	629	983	46.8	39.6	161	173	318	231	172	202
Leaf blade area/ground surface, (m ² /m ²)	.080	3.10	2.00	2.80	1.97	2.63	4.52	4.75	6.08	.51	.30	1.30	1.47	3.03	3.55	2.14	2.05
Leaf blade chlorophyll/ground surface (g/m ²)	.025	.923	.810	.869	.685	1.087	1.520	1.957	2.461	.172	.117	.531	.562	1.225	1.694	1.026	.905
Shoot production/leaf blade weight (g/g)	1.07	1.00	2.09	1.45	1.35	1.01	.99	.97	1.27	1.60	1.51	1.42	1.41	1.08	.62	.72	1.15
Shoot production/leaf blade area, (g/m ²)	166	148	205	175	119	145	131	132	161	92	131	118	117	105	65	80	99
Shoot production/leaf blade chlorophyll, (g/g)		498	506	565	342	350	389	322	399	272	339	303	308	259	136	162	224
Biomass accumulation ratio		2.5	4.3	5.1	3.6	5.2	4.7	5.9	11.0	2.9	3.0	3.6	3.3	7.6	10.0	12.0	10.5

1. Stands corresponding to sampling stations of Whittaker (1952): 7 = D, 12 = J, 14 = C, 16 = E.

2. Records of foliage of individuals of a stratum per 100 points of observation. Arborescent and lower shrub coverages were not separately recorded in samples 10-13.

3. Includes estimated clipping production of arborescent shrubs.

4. Moss, lichen and liverwort (see table IID); ferns and lycophytes are grouped with herbs.

Source: Whittaker 1963, Table I.

TABLE 5. Tree-stratum data for forest heaths, Great Smoky Mountains

	High heath, Brushy Mtn.	Pine forest, Cades Cove	Pine forest, Pittman Center	Pine heath, Brushy Mtn.	Pine heath, Greenbrier Pinn.	Chestnut oak heath	Hemlock- beech cove forest	Hemlock- rhodo- dendron forest	Spruce- rhodo- dendron forest
Sample number	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Stem numbers ¹ (per 0.1 ha)									
Trees		346	228	263	231	141	130	23	64
Arborescent shrubs	4270	48	39	50	228	1 729	381	273	372
Basal area ² (m ² /ha)									
Trees		34.4	25.4	25.6	19.1	10.3	24.6	56.3	50.5
Arborescent shrubs	35.0	.32	.19	.25	1.51	9.60	4.49	4.35	5.38
Basal area increment ³ (m ² /ha)									
Trees		.557	.647	.414	.119	.165	.598	.307	.314
Arborescent shrubs	1.334	.009	.014	.027	.077	.308	.223	.249	.228
Parabolic volume ⁴ (m ² /ha)									
Trees		227	162	165	74.2	44.1	252	805	514
Arborescent shrubs	60.1	0.46	0.24	0.24	1.78	15.9	14.3	19.1	10.5
Estimated volume increment ⁵ (cm ³ /m ²)									
Trees		393	454	201	72.8	61.9	541	533	340
Arborescent shrubs	227.3	1.5	1.9	2.9	8.8	55.9	14.9	45.7	50.7
Estimated volume increments of species (cm ³ /m ²)									
Trees									
<i>Abies fraseri</i>									8.2
<i>Acer pensylvanicum</i>							.3		
<i>rubrum</i>		26.6	5.5	.6	2.8	5.9	7.8		
<i>saccharum</i>							1.1		
<i>Amelanchier laevis</i>						.2			7.6
<i>Betula allegheniensis</i>								23.0	
<i>lenta</i>							19.7		
<i>Carya ovalis</i>							1.0		
<i>Castanea dentata</i>				.1	1.4	1.7			
<i>Cornus florida</i>			.6				10.5		
<i>Fagus grandifolia</i>							152.9		
<i>Fraxinus americana</i>							20.3		
<i>Kalesia carolina</i> var. <i>monticola</i>							3.7		
<i>Hamamelis virginiana</i>					2.8				
<i>Ilex opaca</i>		.1							
<i>Juglans cinerea</i>							1.0		
<i>Liriodendron tulipifera</i>							4.8		
<i>Magnolia fraseri</i>						.8	12.7	4.5	

GREAT SMOKY MOUNTAINS

Now shift attention from a cool, Great Smoky Mountains prairie border region to the rainy Great Smoky Mountains (Figs. 6-8). Whittaker 1956, 1961, 1962, 1963, 1965) and collaborators discuss more fully elsewhere the results for a range of climates changing with altitude—from warm temperate and “rain-forest” to “near-boreal” (more maritime, like the Acadian forest, according to Shanks 1954). At several altitudinal levels it was possible to sample stands ranging from exposed ridges, through various slopes to ravines, flats, canyons and coves (Fig. 6). Tables 5 onward summarize descriptive details and production estimates, essentially in order of

increasing stature. Footnotes define many useful coefficients for evaluating the whole sequence of data in various instructive ways.

Stands 1-8 (Table 4) are broadleaf evergreen “heath balds” from 0.5 to 2.5 metres in height. Estimated new shoot production by clipping ranged from 234 to 629 g/m² of ground area per year. The arborescent “mixed heath” (4.7 metres high) on Brushy Mountain had 983 g/m² (stand 9). Stands 10-17 with varying overstorey tree species included an ericaceous undercover whose portion of net production estimates ranges from 47 to 318 g/m². Table 5 gives details on arboreal species in this series, which are characteristic of the most contrasting habitats and site qualities.

TABLE 5 (Continued)

	High heath, Brushy Mtn.	Pine forest, Cades Cove	Pine forest, Pittman Center	Pine heath, Brushy Mtn.	Pine heath Greenbrier Pinn.	Chestnut oak heath	Hemlock- beech cove forest	Hemlock- rhodo- dendron forest	Spruce- rhodo- dendron forest
<i>Nyssa sylvatica</i>		3.1	4.0	4.5	2.8	17.9			
<i>Ostrya virginiana</i>							2.7		
<i>Oxydendrum arboreum</i>		8.0	19.4				2.1		
<i>Picea rubens</i>									324.0
<i>Pinus pungens</i>				195.2	59.5	3.3			
<i>rigida</i>		45.0	196.7			6.9			
<i>strobus</i>		110.3							
<i>virginiana</i>		151.0	142.2						
<i>Prunus serotina</i>							1.8		
<i>Quercus alba</i>		18.3	.0						
<i>borealis</i> var. <i>maxima</i>							1.8		
<i>coccinea</i>		28.7	20.6						
<i>falcata</i>			39.4						
<i>prinus</i>		.7	22.2		3.1	22.7			
<i>stellata</i>			1.0						
<i>velutina</i>			1.3						
<i>Robinia pseudoacacia</i>				.1					
<i>Sassafras albidum</i>				.3	.4	2.5			
<i>Tilia heterophylla</i>									
<i>Tsuga canadensis</i>		.4	.2				76.4	504.8	
Arborescent shrubs							220.5		
<i>Clethra acuminata</i>	2.1			.2		2.4			
<i>Ilex montana</i>									5.7
<i>Kalmia latifolia</i>	67.2	1.4	1.9	1.4	4.0	27.4	.7		
<i>Lyonia ligustrina</i>						.3			
<i>Pyrus melanocarpa</i>	2.6								
<i>Rhododendron catawlicense</i>	99.3								43.3
<i>maximum</i>	31.7			1.2	4.1	24.5	14.2	45.7	
<i>Vaccinium constablaei</i>	0.1			.1	.7	1.3			1.7
<i>stamineum</i>		.1							
<i>Viburnum cassinoides</i>	15.3								

1. Tree and shrub stems of the 2-cm class or larger (over 0.5 inch at breast height).
2. Area of wood plus bark at breast height. Multiply by 4.35 for ft²/acre.
3. Area of wood only at breast height.
4. One-half wood basal area times height. Multiply by 14.20 for ft³/acre.
5. One-half wood basal area increment times height. Multiply by 0.01 for m³/ha, by 0.143 for ft³/acre.

Source: Whittaker, 1963, Table III.

Table 6 expresses above-ground biomass and net production. Estimates for tree production (col. 8) range from 210 g/m²/yr for pine heath (stand 13) to 1,100 g/m²/hr (stand 15) for the highest of three mesophytic forests having mixed tall rhododendron undercover. Foliage production (trees plus shrubs) among the same nine stands as in Table 6 was estimated as 160 to 370 g/m²/yr, respectively for stands 13 and 15. Correspondingly, above-ground net production totals ranged from 419 to 1,333 g/m²/hr. I have added col. 15 (the reciprocal of col. 12) as a "production/biomass" ratio estimate for ease of comparison with other relative growth data mentioned earlier in economic terms.

Shrub and also herb production were generally less for

the remaining large forests in the Smoky Mountains (stands 18-33). Higher nutrient content and the rapid turnover of this material (especially spring annuals) in richer stands means that the contribution in terms of mineral cycling might not be so small as the low undercover biomass might suggest at first. Whittaker's highest estimated tree production was for a massive but immature stand of tulip "poplar" *Liriodendron tulipifera* (2,400 g/m²/yr) which constituted almost all the above-ground net production total (2,408 g/m²/yr). More mature and mixed stands in a variety of habitats ranged from 465 to 1,400 g/m²/yr in the cool, moist spruce-fir zone, and from 500 to 1,900 g/m²/yr at lower elevations. The estimates in the preceding sentence are restricted to

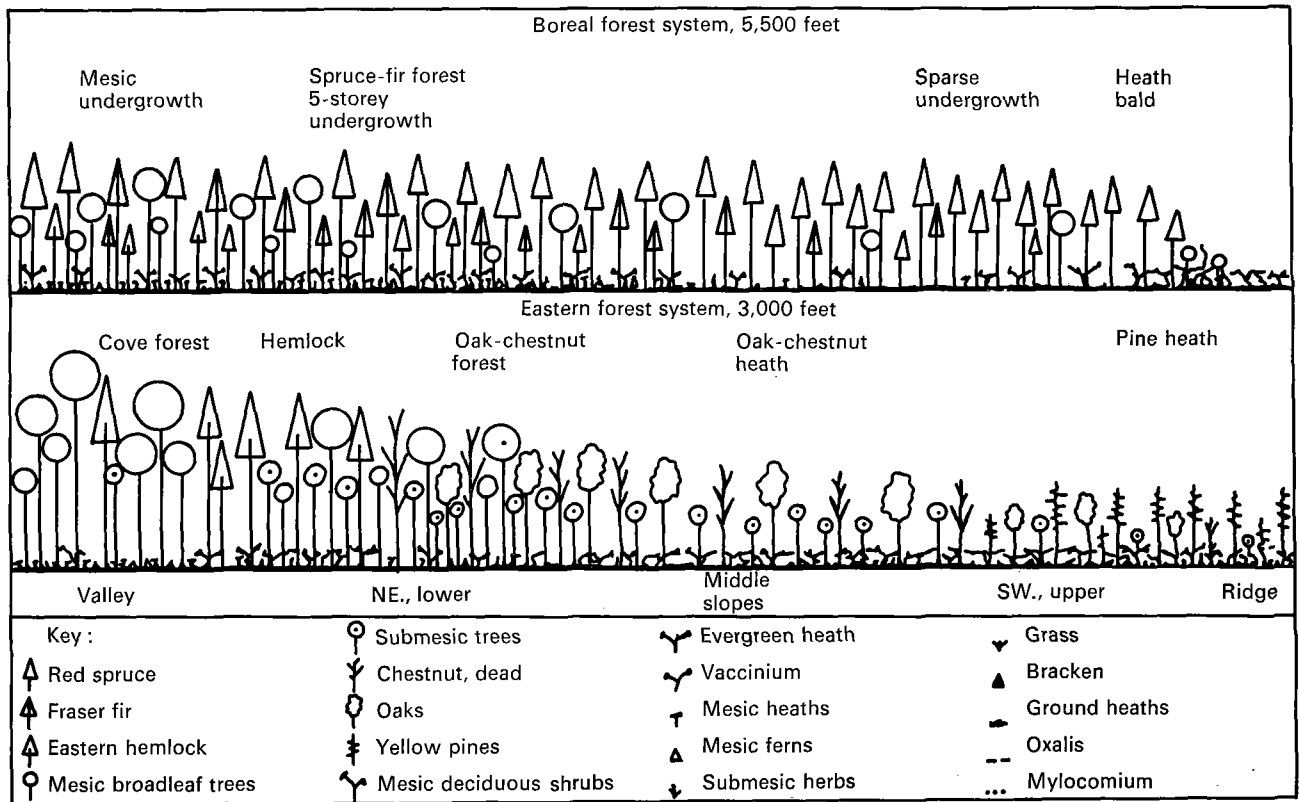


FIG. 6. Vegetation patterns typical of Tennessee-North Carolina mountains: physiognomic structure for high and mid-elevations (temperate rainforest zones), ranging from moist (left) to dry (right) with decreasing productivity. (From Whittaker 1956.)

trees for convenience in comparing with other data where ground cover results are missing. However, addition of ground cover leads to slight change in most cases (566 to 1,402 g/m²/yr and 568 to 1,911 g/m²/yr, especially for the denser and hence shadier stands.

Detailed explanation of how these results were obtained requires closer discussion of the papers cited (also Whittaker and Garfine 1962). Detailed tree studies were made only for three of the major species (*Liriodendron tulipifera*, *Quercus alba*, *Pinus echinata*) growing at low elevations outside the National Park, at Oak Ridge National Laboratory (Whittaker, Cohen and Olson 1963). Allometric regressions of biomass (Rothacker, Blow and Potts 1954) and chemical content by Ralston and Prince (1965), Newbould (1968), Clebsh and Shanks (1969) and Madgwick (1970) are still being improved. Their results will modify some details of the absolute values on a stand and regional basis. A number of dissertations on particular aspects of the Appalachian environment will clarify relations of the vegetation to the generally acid soils noted already in the broad view of Smoky Mountain ecosystems by Cain (1931) and King and Stupka (1950). Studies of zoology, especially from

the production standpoint, have been quite unequal for different groups in the Smokies proper, but Dr. Reichle will add to what Edwards, Reichle and Crossley (1970) and Franklin (1970) have already summarized for Oak Ridge, the general Appalachian area and elsewhere.

PRODUCTIVITY PROCESSES

The ecosystem scale of productivity study of course cannot be placed on a foundation of mechanistic explanation until we know more about process of the major linkages—either flows or other kinds of mutual dependence. Baskerville (1962), Satoo (1968, 1970), Ogino *et al.* (1967) and Olson (1964, 1967) cite some of the additional voluminous literature on primary production. Gates (1968) and many other contributions in Eckardt (1968) and the recent issues of *Photosynthetica* go into important details on carbon assimilation (Olson 1970). Jahnke and Lawrence (1965) treat some geometric relations of crown structure and changing solar position. A good linkage remains to be established between many studies of these kinds and the more meteorological kind

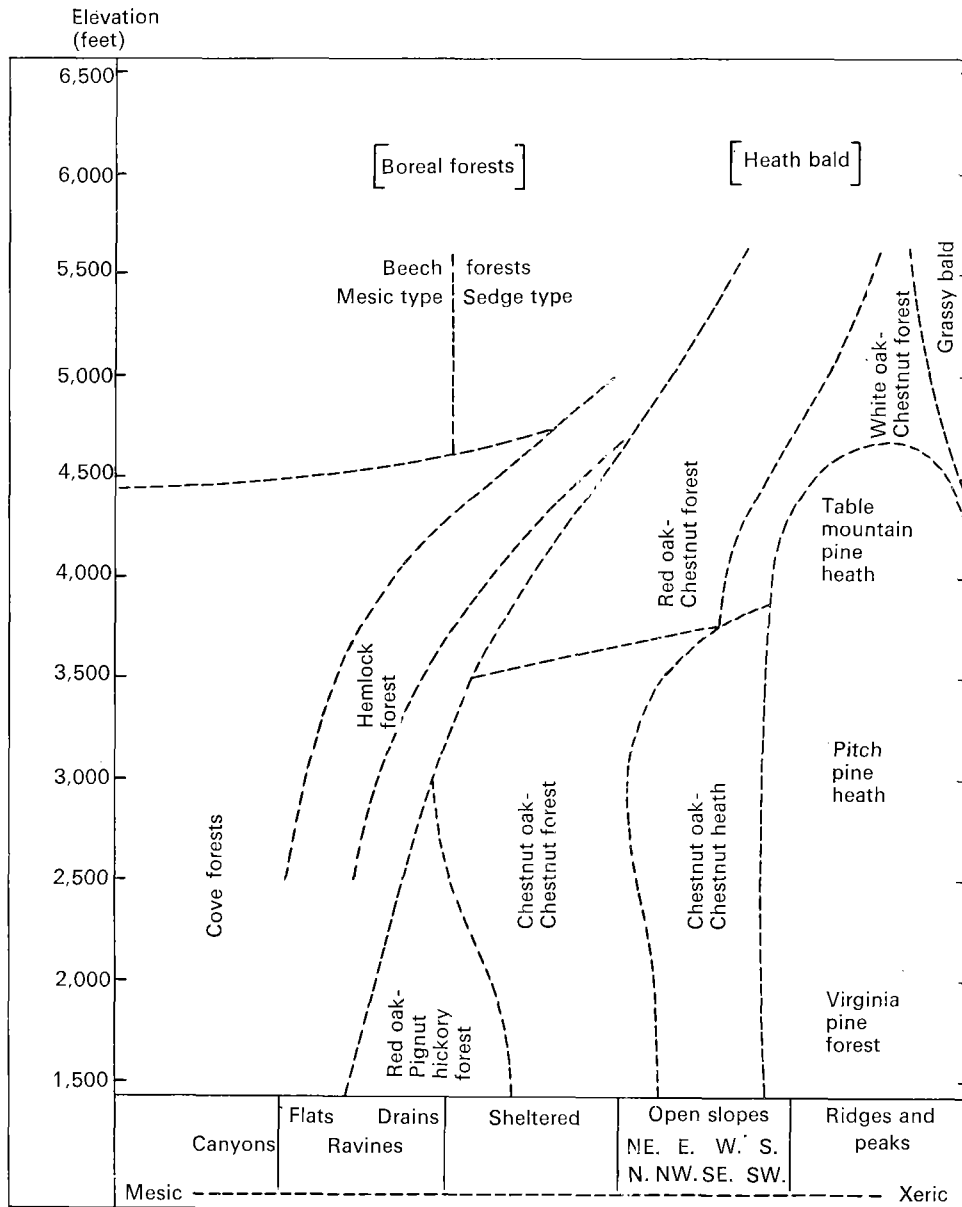


FIG. 7. Vegetation patterns typical of Tennessee-North Carolina mountains: altitudinal gradients and transitions (dotted lines) between typical forests of central and transition zones, and woodlands or unstable grassy balds (far right). (From Whittaker 1956.)

of abiotic studies (e.g., Allen 1968, on turbulence structure; Kuroiwa 1968, and many Japanese and other studies of light penetration; frequency response studies of photosynthesis on light fleck patterns and periodic environmental variation). The possibilities and some limitations of cuvettes and related techniques have been illustrated by Woodwell and Botkin (1970), Krueger and Ferrell (1965) and discussed by many other authors. So much attention has been given to net assimilation that

we need better approaches to integrating the comparatively large "tax" of respiration (cf. Kira 1968, Olson 1964, Woodwell and Botkin 1970), so that gross photosynthetic rates can be estimated and validity integrated over time for a few favourable situations.

While all the foregoing areas of investigation might fall within the broad guidelines of the IBP/Production Processes/Photosynthesis research, it has been clear since the earliest IBP discussions that much investiga-

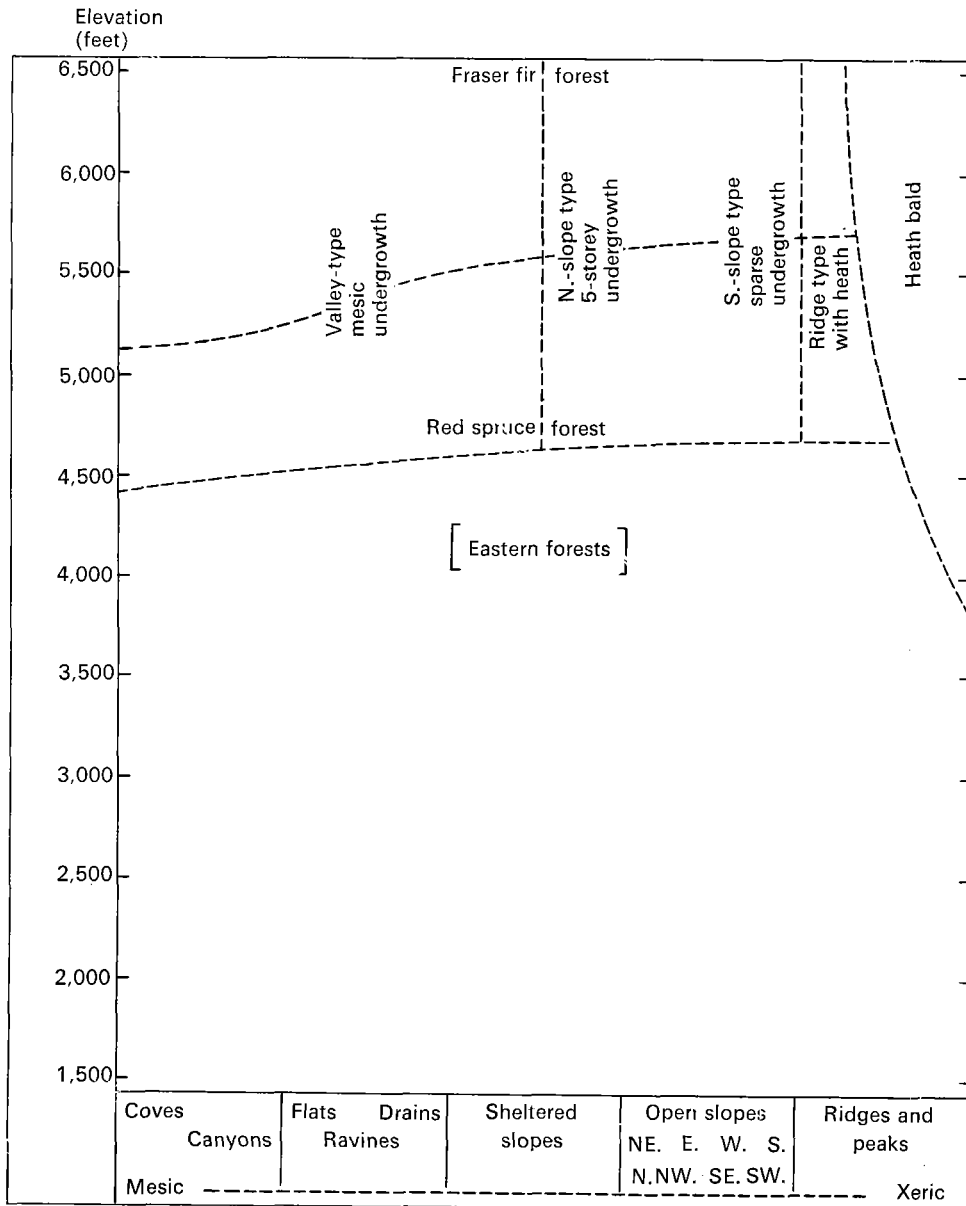


FIG. 8. Vegetation patterns typical of Tennessee-North Carolina mountains: *Picea rubens-Abies fraseri* mixtures, grading to ericaceous scrub and dwarf scrub on nutrient-poor ridges—all normally leached by heavy rains, but ridges dried (rarely burned). (From Whittaker 1956.)

tion of process on woody plants as well as on crops and other herbaceous vegetation would only be getting well under way by the 1972 termination date first envisaged for the SCIBP programme. Similarly, the international focus on nitrogen *fixation* as distinct from the broader nitrogen *budgets and relations* would leave much to be done for woodlands (cf. Zinke 1961, 1969, Cole, Gessel and Dice 1967, White and Leaf 1956, Watt and Heinsel-

man 1965, Madgwick 1970) and ecosystems in general (Dahlman, Olson and Doxtader 1969).

Other aspects of ecophysiology must be brought into the explanatory models of plant growth, but it is not quite clear which of these are ripe for coupling into stand-scale ecosystem models. Seasonal growth patterns of ring and apical and organs (Bormann 1965, Bormann and Kozlowski 1962, Kozlowski, T. T. 1958, Duff and

TABLE 6. Summary of estimated net production and related stand characteristics for forest heaths and forests, Great Smoky Mountains

Sample number and description	Bark basal area/ stem basal area ¹	Wood annual area incr./ wood basal area	Weighted mean height ²	Conic stem wood surface ³	Weighted mean radial increment ⁴	Above-ground biomass, tree stratum ⁵	Above-ground biomass, shrub stratum	Above-ground net production, tree ⁵	Above-ground net production, shrub	Foliage produc- tion, tree and shrub	Above-ground net production, total	Biomass accu- mulation ratio ⁶	Site moisture index ⁷	Predicted above- ground net pro- duction
Units:	(%)	(%)	(m)	(m ² /m ²)	(mm/yr)	(t/ha)	(t/ha)	(g/m ² /yr)	(g/m ² /yr)	(g/m ² /yr)	(g/m ² /yr)	(g/g/yr)		(g/m ² /yr)
Column:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
9 High heath	10.1	4.23	3.8	.62	.37		108.		983	350	983	11.0	1.2	746
10 Pine forest	15.5	1.93	15.5	.50	.64	180	1.4	820	47	260	875	20.7	1.90	914
11 Pine forest	13.6	2.99	14.1	.39	.98	130	1.2	950	40	270	991	13.2	2.41	833
12 Pine heath	15.5	2.02	15.0	.26	.96	86	5.8	400	161	180	578	15.9	2.76	578
13 Pine heath	17.7	1.16	5.9	.17	.33	52	5.7	210	173	160	419	13.8	2.08	618
14 Chestnut oak heath	13.0	2.73	7.0	.30	.32	40	24.	220	318	230	539	11.9	1.70	825
15 Hemlock-beech cove forest	13.5	3.18	21.1	.41	1.17	170	23.	1 100	231	370	1 333	14.5	.30	1 352
16 Hemlock-rhododendron forest	11.5	1.03	30.3	.45	.93	490	21.	850	172	320	1 022	50.0	.10	1 035
17 Spruce-rhododendron forest	6.5	1.06	20.2	.64	.56	300	21.	610	202	260	812	39.5	1.50	591
18 Deciduous cove forest	6.9	.76	30.9	.45	.97	500	.01	1 150	.2	380	1 221	41.0	.01	1 249
19 Cove forest transition	15.0	5.09	17.9	.37	2.10	170	.25	1 900	8.	360	1 911	8.9	.68	1 085
20 Oak-hickory forest	9.1	1.37	24.1	.29	1.23	370	.05	1 200	2.	350	1 203	30.7	1.85	1 034
21 Chestnut oak forest	9.9	2.06	25.1	.43	1.16	420	2.5	1 400	64.	420	1 465	28.7	1.16	987
22 Tulip tree forest	9.9	4.29	22.4	.51	2.28	220	.2	2 400	7.	410	2 408	9.1	.94	1 077
23 Upper cove forest	7.5	.89	34.0	.50	.73	500	.07	1 050	1.5	360	1 097	45.6	.08	1 029
24 Hemlock-mixed forest	8.9	.87	30.6	.54	.96	610	.06	1 150	1.2	350	1 183	51.5	.02	1 197
25 Gray beech forest, north	5.9	1.35	13.4	.50	.46	130	.01	600	.2	270	668	19.5	.63	823
26 Gray beech forest, south	5.7	1.50	15.6	.40	.62	170	.1	875	4.	320	906	18.8	.99	751
27 Red oak forest	11.0	2.51	12.6	.23	.97	135	2.0	750	40.	280	828	16.6	1.09	777
28 Red oak-white oak forest	13.1	2.20	7.5	.16	.79	86	1.7	500	57.	230	568	15.5	1.53	710
29 Spruce-fir forest, north	8.0	1.07	21.3	.52	.96	340	.96	980	22.	270	1 024	33.3	.3	810
30 Spruce-fir forest, south	9.1	1.35	21.4	.47	1.04	310	.1	920	4.	280	944	32.9	1.0	734
31 Spruce-fir forest, young	9.3	1.78	17.5	.75	1.05	300	—	1 400	—	340	1 402	21.4	1.0	734
32 Fir forest, north	10.6	.90	16.1	.39	.61	210	.01	465	.6	180	566	37.0	.3	767
33 Fir forest, south	11.7	1.28	8.4	.71	.36	200	.1	650	2.6	240	653	30.8	.8	675
34 Coast redwood forest (Calif.)	22.2	.21	70.0	1.96	.83									

1. All "basal" measurements are at breast height, 1.4 m (except the high heath, at 0.25 m, and the redwood forest, at 2.0 m for larger trees).

2. (Wood parabolic volume) × 2/wood basal area.

3. One-half wood basal circumference times height.

4. Wood basal area increment/wood basal circumference.

5. All biomasses are estimated above-ground dry weights of all plants parts including dead heartwood; all productions are estimated above-ground dry-weight growth (after respiration) of all plant parts. One t (metric ton) = 10³ kg; one t/ha = 100 g/m² = 892 lb/acre.

6. Above-ground biomass/above-ground net annual production, combining all vascular plant strata.

7. Weighted average (Whittaker 1956) of tree-stratum composition (and estimated by topographic position of corresponding values for spruce-fir forests). Low values are mesic, high values xeric.

Source: Whittaker 1966, Table VI.

TABLE 7. Summarized data for forests without evergreen heath strata, Great Smoky Mountains. For parallel data on heath balds and forest heaths, see Whittaker 1963, Tables I and III

	Cove forest, Porter Creek Flats	Cove forest transition, Cherokee Orchard	Oak-hickory forest, Oak Ridge	Chestnut oak forest, Greenbrier Cove	Tulip tree forest, Greenbrier Cove	Upper cove forest, Trillium Gap	Hemlock-mixed forest, Surrey Fork Flats	North-slope gray beech forest, Newfound Gap	South-slope gray beech forest, Newfound Gap	Red oak forest, Gregory Bald	Red oak-white oak forest, Parson Bald	North-slope spruce-fir forest, Mt. Collins	South-slope spruce-fir forest, Mt. Mingus	Young south-slope spruce-fir forest, Mt. Mingus	North-slope Fraser fir forest, Mt. LeConte	South-slope Fraser fir forest, Mt. LeConte	California coast redwood forest
A. Sample number ¹	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
B. Environment																	
Elevation (m)	730	820	300	820	700	1 310	870	1 580	1 580	1 450	1 390	1 800	1 620	1 620	1 920	1 900	100
Exposure	NW	N	W	ENE	NE	NNW	N	N	S	E	SW	NE	SW	SW	NNW	SSW	
Inclination, degrees	17	17	8	10	10	25	7	25	32	16	15	7	25	24	11	35	flat
C. Community description																	
Canopy height (m)	32	21	29	30	27	35	33	16	16	14	9	25	26	21	17	10	80
Coverage ² (per cent)																	
Trees	278	266	154	268	216	268	232	142	222	136	156	168	174	144	108	106	
Shrubs	26	38	8	148	40	16	12	12	4	30	88	34	22	2	16	10	
Herbs	138	6	4	2	4	128	58	146	96	80	24	110	58	8	216	4	
Lichen and moss	2	16	0	0	8	18	2	0	2	4	0	44	28	4	58	86	
Light penetration (per cent)																	
To low shrubs	.31	1.11	3.23	1.46	.92	.85	.39	7.5	5.8	6.6	7.3	3.76	2.28	2.14	5.0	7.6	
To herbs			3.09	.49	.74		.36	6.8	5.6	5.6	3.60	2.57	2.04		4.60	7.2	
Through herbs	.15	.80				.20	.27	1.37	2.26	2.85	3.34	1.41	1.58	2.02	1.06		
Stand data summary																	
Stems ³ (per 0.1 ha)																	
Trees	111	224	66	213	182	145	121	217	214	266	260	84	141	147	71	558	31
Arborescent shrubs				77		2		1		78	9	26				13	
Basal area ⁴ (m ² /ha)																	
Trees	53.2	26.9	31.4	35.0	34.2	54.2	64.0	22.2	27.7	24.2	22.0	55.6	50.2	59.7	40.0	56.3	228
Arborescent shrubs				.58		.013		.006		.44	.045	.14				.068	
Basal area increment ⁵ (m ² /ha/yr)																	
Trees	.376	1.155	.391	.624	1.325	.445	.504	.281	.391	.505	.417	.544	.616	.963	.321	.630	.374
Arborescent shrubs				.039		.0008		.0002		.045	.004	.005				.005	
Parabolic volume ⁶ (m ² /ha)																	
Trees	764	203	350	401	346	851	890	135	204	136	72	547	488	472	276	209	6 950
Arborescent shrubs				.98		.011		.007		.67	.068	.162				.12	
Est. vol. increment ⁷ (cm ³ /m ² /yr)																	
Trees	532	900	455	616	1444	547	591	162	277	226	116	534	528	850	239	268	1 314
Arborescent shrubs				6.7		.11		.03		7.3	.61	.7				1.03	
Clipping weights (dry g/m ² /yr)																	
Tree seedlings	5.7	1.9	6.3	2.7	1.6	.67	2.1	1.2	1.9	13.2	24.4	4.5	1.7	.47	1.0	.86	
Shrubs	.07	4.1	1.1	21.0	3.7	.49	.58	—	2.2	2.8	37.0	10.1	1.7	—	.29	.11	.06
Herbs	34.6	3.2	.78	.81	1.5	37.5	31.8	47.6	17.2	38.5	10.6	22.1	20.0	1.8	100.6	.12	9.0
Cryptogams	13.2	8.6	—	3.4	4.9	20.3	.60	1.5	.21	.20	—	40.4	22.9	2.6	61.9	315.7	15.1

1. Stands corresponding to sampling stations of Whittaker (1952): 18 = B, 29 = H, 30 = H'; 21 is similar to C', 23 to M, 25 to L', and 26 to L.
2. Records of foliage of individuals of a stratum per 100 points of observation.
3. Stems of the 2-cm class or larger (over 0.5 inch diameter at breast height, 1.4 m above ground).
4. Area of wood plus bark at breast height. Multiply by 4.35 for ft²/acre.
5. Wood only at breast height.
6. One-half wood basal area times height. Multiply by 14.29 for ft²/acre.
7. Estimated volume increment is one-half wood basal area increment times height. Multiply by 0.01 for m³/ha, by 0.143 for ft³/acre.

Source: Whittaker 1966, Table II.

Nolan 1953, Forward and Nolan 1961, Farrar 1961, Goodall 1970, Madgwick 1969, 1970, Newhouse and Madgwick 1968) and many others will suggest cyclic and random fluctuations that should both be taken into account in some models of growth resolved onto a time scale of months or days. Many studies by Fritts have considered the environmental control of ring growth, the hypothesis of moisture deficiency as a controlling factor seems to warrant quantitative expression (Zahner and Stage 1965, Zahner and Donnelly 1967). Seasonal growth in basal area depends also on competition (Winget and Kozlowski 1965) and feeding by insects (Rafes 1970, Franklin 1970) and even browsing for small trees (McCullough 1970). Photoperiodic and thermoperiodic control (Olson, Stearns and Nienstaedt, 1959) are closer to the biochemical alternations of growth and dormancy, both in seeds and seedlings, of important species of the region. Temperature limits production (and hence belongs in models of the ecosystem) not only by consistent and predictable influences on average rates, but on various disturbances, such as those due to frost on various genotypes (Egberg 1963) and in contrasting topographic situations. Weather influences seasonal timing of litter fall just as climate influences trends of litter amount in major world zones (Bray and Gorham 1964), and chemical quality of species and litter (Scott 1955).

Aside from considerations of macronutrients, nutrition and also the processes of recycling micronutrients (Fortescue and Marten 1970) need to be related more closely to primary production. Reviews by Duvigneaud and Denaeyer-De Smet (1970) provided an excellent starting point for modeling suggestions of the Gatlinburg Woodland Working Group Meeting. The framework which Smith (1970) provided simply in abstract terms would apply as well (if not better) for modeling a subsystem within a stand or drainage basin, as it would for a whole ecosystem, region or landscape.

Processes governing landscape-water relations as such (e.g., Dreibelbis and Post 1941) and a huge number of hydrologic studies not reviewed here fall into the area of overlapping interest between PT and PF sections of IBP which are emphasized in both eastern and western Forest Biome programmes in the United States. Land-water interactions and the processes governing chemical quality of water are clearly of major importance in chemical cycling on the watershed scale (Bormann 1965, Johnson and Needham 1966, Likens, Bormann, Johnson and Pierce 1967, Miller 1961, Whitehead and Feth 1964, Forest Service, U.S.D.A. 1964).

CONCLUSION

There seems to be a huge gap between the summaries of world or regional economic or biogeochemical carbon fixation, and studies of small ecosystem components and processes which must become integrated for under-

TABLE 8. Clipping weights of woody undergrowth species in forests, Great Smoky Mountains, dry grammes per square metre of ground surface. For parallel data on forest heaths see Whittaker 1963, Table II

	Cove forest, Porter Creek Flats	Cove forest transition, Cherokee Orchard	Oak-hickory forest, Oak Ridge	Chestnut oak forest, Greenbrier Cove	Tulip tree forest, Greenbrier Cove	Upper cove forest Trillium Gap	Hemlock-mixed forest, Surrey Fork Flats	North-slope gray beech forest, Newfound Gap	South-slope gray beech forest, Newfound Gap	Red oak forest, Gregory Bald	Red oak-white oak forest, Parson Bald	North-slope spruce-fir forest, Mt. Collins	South-slope spruce-fir forest, Mt. Mings	Young south-slope spruce-fir forest, Mt. Mings	North-slope Fraser fir forest, Mt. LeConte	South-slope Fraser fir forest, Mt. LeConte
Sample number	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
Tree seedlings, current twigs ¹																
<i>Abies fraseri</i>												3.06	.57	.23	1.04	.81
<i>Acer rubrum</i>	.33	.14	1.35	.075	.47		.14									
<i>Acer saccharum</i>	.54	.805			.05	.515	.06									
<i>Acer spicatum</i>						.06						.87	.605			
<i>Aesculus octandra</i>	2.09															
<i>Betula allegheniensis</i>												.535	.13	.01		
<i>Carya oralis</i>		.005	1.0								.017					
<i>Castanea dentata</i>		.09		.23						2.98	5.70					
<i>Fagus grandifolia</i>	.45						.06	1.22	1.88				.25	.23		
<i>Halesia carolina</i> var. <i>monticola</i>	1.46			.08	.36		.47									
<i>Quercus alba</i>			2.17													
<i>Quercus borealis</i>										9.86	9.45					
<i>Quercus borealis</i> var. <i>maxima</i>	.12	.605		.20			.07									
<i>Quercus prinus</i>		.07		2.04												
<i>Sassafras albidum</i>			.04		.21						5.40					
Shrubs, current twigs ²																
<i>Euonymus americanus</i>	.03				.42	.49										
<i>Gaylussacia teccata</i>											.765					
<i>Gaylussacia ursina</i>		.15		19.15												
<i>Kalmia latifolia</i>				.745												
<i>Parthenocissus quinque- folia</i>	.035	.28	.945		1.75											
<i>Pyrrularia pubera</i>		.79														
<i>Rhododendron calendu- laceum</i>											6.50					
<i>Rubus canadensis</i>								.025	2.51			x	.58	x	.22	
<i>Salix humilis</i>											1.44					
<i>Smilax glauca</i>			.09	.005	1.24											
<i>Smilax rotundifolia</i>		1.33		1.02	.005		.42			x						
<i>Vaccinium constablaei</i>										.30	.11					.02
<i>Vaccinium erythrocarpum</i>												3.49	.20	x	.065	.09
<i>Vaccinium hirsutum</i>											4.76					
<i>Vaccinium pallidum</i>					x						4.71					
<i>Vaccinium stamineum</i>											18.6					
<i>Viburnum alnifolium</i>									2.18			6.64	.91	x	x	

1. Minor species in tree seedling samples by sample number and current twig clipping weight (dry g/m²): *Acer pennsylvanicum* 19, 0.055; *Amdanohier laevis* 30, 0.13; *Betula lenta* 19, x; *Carya cordiformis* 18, 0.63, and 19, 0.12; *Celtis occidentalis* 20, x; *Cladrasia latea* 18, x; *Cornus florida* 18, x, 20, 0.44, and 22, 0.02; *Fraxinus americana* 18, 0.12, and 24, 0.66; *F. pennsylvanica* 22, 0.00; *Hamamelis virginiana* 27, 0.33; *Ilex opaca* 22, 0.05; *Liriodendron tulipifera* 21, x, and 22, 0.085; *Magnolia acuminata* 21, 0.075; *M. fraseri* 21, 0.01, and 22, 0.005; *Morus rubra* 20, 0.65; *Nyssa sylvatica* 20, 0.795, and 21, 0.015; *Oxydendrum arboreum* 22, 0.23; *Picea rubens* 29, x, 31, x, and 33, 0.02; *Prunus serotina* 19, x; *Pyrus americana* 30, 0.03, 32, x, and 33, 0.03; *Quercus velutina* 30, 0.44, and 22, 0.02; *Tilia heterophylla* 18, 0.02 and 24, 0.42; *Tsuga canadensis* 23, 0.09, and 24, 0.24, (x = present, less than 0.01 g/m²).
2. Minor shrub species by sample number and current twig clipping weight: *Aristolochia durior* 19, x; *Calycanthus fertilis* 19, 0.40 and 21, 0.075; *Clethra acuminata* 19, 0.055, and 21, 0.02; *Cornus alternifolia* 18, x, 23, x, and 26, x; *Dioscorea* sp. 19, 0.48; *D. quaternata* 24, x, and 27, 0.015; *Hydrangea arborescens* 18, x, and 23, x; *Ilex montana* 21, 0.15; *Lindera benzoin* 22, 0.19; *Lyonia ligustrina* 19, x, and 28, 0.14; *Menziesia pilosa* 32, x; *Rhamnus caroliniana* 20, 0.015; *Rhododendron maximum* 19, x; *Rhus radicans* 22, 0.13; *Ribes cynosbati* 23, x; *Rubus* sp. 22, x; *Sambucus pubens* 30, x; *Vaccinium vacillans* 19, 0.065, and 20, x; *Viburnum acerifolium* 19, 0.48, and 22, x; *Viburnum cassinoides* 30, x; *Vitis tulpina* 19, 0.10, and 20, x.

Source: Whittaker 1966, Table IV.

standing “why” productivity attains a certain level, and “how” this level can be changed. The investigators aiming toward fundamental understanding of ecosystems, starting so far apart, sometimes remind us of the two crews of tunnel borers—hopefully aiming toward one another seeking a union inside the mountain—which is the ecosystem or watershed divide in our parable. As in the parable, a better survey of the ecosystem itself may be needed to assure the joining of regionally and mechanistically oriented specialists. The landscape survey, in both cases, may have to depend on mathematics to join their pieces, in ways which Smith (1970) and Goodall (1970) have explained.

We cannot bore a tunnel through a mountain by starting in the middle and working in both directions. However, IBP and any subsequent programmes for human environment can include one feasible strategy for ecosystem research which starts at an intermediate degree of size and detail (Fig. 3). This helps to focus everyone’s attention sharply on an ecosystem the size of a stand or small watershed. At least periodically, if not constantly, the process-oriented specialist can see where his own results will have significance for this system, beyond their importance for his own sub-discipline (Fig. 4). Also, the geochemist, or resource manager responsible for large regions, can cite balanced but localized case studies for seeing principles, general magnitudes, inter-relations and controls which apply more widely but which could not be investigated in equal detail over the whole earth (Fig. 1) or diversified landscapes (Fig. 2).

Résumé

La productivité primaire des forêts tempérées et principalement des types américains d'essences feuillues caducifoliées (J. S. Olson)

La région du biome des forêts caducifoliées orientales de l'Amérique du Nord possède de larges surfaces de forêts dont la biomasse, le rendement économique et le bilan de production devraient être mieux compris grâce à l'analyse des données fournies par des enquêtes forestières.

Les vieilles forêts sont limitées mais ont été étudiées dans quelques réserves étendues, comme les montagnes du sud des Appalaches. Leur production au-dessus du sol a été estimée par Whittaker et d'autres chercheurs; dans les sites peu favorables, la productivité primaire nette atteint 420-670 g/m²/an (4,2-6,7 t/ha/an); dans les sites très favorables (forêts de vallons humides), cette productivité des forêts mûres atteint 900-1 200 g/m²/an (9-12 t/ha/an).

Les forêts jeunes en pleine croissance ont une productivité beaucoup plus forte, et la valeur de 2 400 g/m²/an (24 t/ha/an) trouvée pour une forêt jeune de *Liriodendron tulipifera* pourrait bien être en dessous du potentiel maximal de la productivité primaire nette.

Les recherches effectuées à Oak Ridge sur un tel type de forêt (avec utilisation des radio-isotopes) incluent les cycles annuels des bioéléments et la biomasse des racines. Les relations avec la production secondaire et le contrôle par l'environnement et par l'homme d'écosystèmes choisis sont les objectifs principaux des programmes d'analyse des écosystèmes qui se développent dans les deux Amériques.

Il existe un drainage des eaux superficielles ou sub-superficielles vers les écosystèmes aquatiques qui en sont fortement influencés; c'est pourquoi les comités américains du PBI "Productivité terrestre" et "Eaux douces" ont décidé de concentrer leurs efforts communs sur les ensembles d'écosystèmes formant un bassin, et spécialement sur les interactions terre-eau et les processus déterminant la qualité chimique des eaux.

L'étude de la situation forestière d'un certain nombre d'États de l'est, montre que la forêt dans l'est des États-Unis a un accroissement annuel (en volume) de 4,5% (Connecticut) à 8% (Mississippi).

L'auteur, utilisant la parabole de deux groupes qui creuseraient un tunnel sous une montagne en commençant par les deux bouts et qui à cause d'une erreur de direction ne se rejoindraient pas, plaide en faveur de la collaboration, aujourd'hui inexistante, entre ceux qu'il appelle les généralistes, qui étudient la biosphère (le cycle du carbone par exemple) ou des paysages complexes, pour des raisons économiques, et les spécialistes, qui étudient la productivité, les cycles biogéochimiques et ses mécanismes au niveau des petites unités comme les écosystèmes; il faut à la fois des recherches en profondeur, et des enquêtes régionales de plus en plus larges, les premières étant nécessaires aux secondes.

C'est probablement parce que l'étude des écosystèmes forestiers des principales zones climatiques du globe est trop peu poussée que le cycle du carbone à la surface des continents a été sous-estimé. Les terres peuvent être aussi importantes que les mers dans la régulation de l'augmentation du CO₂ de la biosphère dans les prochaines décades.

Bibliography / Bibliographie

- ALLEN, L. H., Jr. 1968. Turbulence and wind speed spectra within a Japanese larch plantation. *J. appl. Met.*, vol. 7, no. 13, p. 73-8.
- BASKERVILLE, G. L. 1962. *Production in forests*. Dep. of Forestry, Forest Research Branch Fredericton, N. B. MD-322-62. 83 p. Mimeographed.
- BORMANN, F. H. 1965. Changes in the growth pattern of white pine trees undergoing suppression. *Ecology*, vol. 46, no. 3, p. 269-77.
- ; KOZLOWSKI, T. T. 1962. Measurements of tree ring growth with dial gage dendrometers and vernier tree ring bands. *Ecology*, vol. 43, no. 2, p. 289-94.
- ; LIKENS, G. E. 1967. Nutrient cycling. *Science*, vol. 155, no. 3761, p. 424-9.
- BRAY, J. R.; GORHAM, E. 1964. Litter production in forests of the world. In: Cragg, J. E. (ed.), *Adv. ecol. Res.*, vol. 2, p. 101-57, New York, Academic Press.
- BUELL, M. F.; BUELL, H. F.; SMALL, J. A.; MONK, C. D. 1961. Drought effect on radial growth of trees in the William L. Hutcheson Memorial Forest. *Bull. Torrey bot. Club*, vol. 88, p. 176-80.
- CAIN, S. A. 1931. Ecological studies of the vegetation of the Great Smoky Mountains of North Carolina and Tennessee. 1. Soil Reaction and Plant Distribution. *Bot. Gaz.*, vol. 91, p. 22-41.
- CLEBSH, E. C. C.; SHANKS, R. E. 1969. Circulation of dry matter, calcium, potassium, phosphorus, and magnesium in Southern Appalachian ecosystems. *XI Int. Bot. Congr. Aug. 24-Sept. 2, 1969, Seattle, Washington*.
- COLE, D. W.; GESSEL, S. P.; DICE, S. F. 1967. Distribution and cycling of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium in a second-growth Douglas-Fir. In: Young, H. E. (ed.), *Primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, Orono, University of Maine Press.

- DAHLMAN, R. C.; OLSON, J. S.; DOXTADER, Kenneth. 1969. The nitrogen economy of grassland and dune soils. p. 54-82. *National Academy of Science, Biology and Ecology of Nitrogen Proc. of Conference, Univ. of California, Davis, Nov. 28-Dec. 1, 1967*. Washington, D.C., Nat. Acad. Sci.
- DREIBELBIS, F. R.; POST, F. A. 1941. An inventory of soil water relationships on woodland, pasture and cultivated soils. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.*, vol. 6, p. 462-73.
- DUFF, G. H.; NOLAN, Norah J. 1953. Growth and morphogenesis in the Canadian forest species. I. The controls of cambial and apical activity in *Pinus resinosa* Ait. *Canad. J. Bot.*, vol. 31, p. 471-513.
- DUVIGNEAUD, P.; DENAEYER-DE SMET, S. 1970. Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. In: Reichle, D. E. (ed.), *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- ECKARDT, F. E. (ed.) 1968. *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*. Paris, Unesco (Natural resources research, V).
- EDWARDS, C. A.; REICHLER, D. E.; CROSSLEY, D. A., Jr. 1970. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In: Reichle, D. E. (ed.) *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- EGBERG, Roger, Jr. 1963. Inherent variations in the response of aspen to frost damage. *Ecology*, vol. 44, no. 1, p. 153-5.
- FARRAR, J. L. 1961. Longitudinal variation in the thickness of the annual ring. *For. Chron.*, vol. 37, p. 323-31.
- FERNALD, M. L. 1950. *Gray's manual of botany*. 8th ed. New York, American Book Co.
- FORTESCUE, J. A. C.; MARTEN, G. G. 1970. Micronutrients—Forest ecology and systems analysis. In: Reichle, D. E. (ed.) *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- FORWARD, Dorothy F.; NOLAN, Norah J. 1961. Growth and morphogenesis in the Canadian forest species. V. Further studies of wood growth in branches and main axis of *Pinus resinosa* Ait. under conditions of open growth, suppression and release. *Canad. J. Bot.*, vol. 39, p. 411-36.
- FRANKLIN, R. T. 1970. Insect influences on the forest canopy. In: Reichle, D. E. (ed.) *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- GATES, D. M. 1968. Fundamental aspects. In: Eckardt, F. E. (ed.), *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 33-43. Paris, Unesco (Natural resources research, V).
- GILAROV, M. S.; KOVDA, V. A.; RODIN, L. E.; NOVICHKOVA-IVANOVA, L. N.; SVESHNIKOVA, V. M. (eds.) 1968. *Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms*. IBP, International Symposium, U.S.S.R. Academy of Science, Leningrad. 240 p.
- GOODALL, D. W. 1970. Studying the effects of environmental factors on ecosystems. In: Reichle, D. E. (ed.) *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- GRISWOLD, Norman B.; FERGUSON, Roland H. 1957. *The timber resources of Connecticut*. Northeastern Forest Exp. Sta., Forest Service, U.S. Dept. of Agr., Upper Darby, Pa.
- JAHNKE, Leland S.; LAWRENCE, Donald B. 1965. Influence of photosynthetic crown structure on potential productivity of vegetation, based primarily on mathematical models. *Ecology*, vol. 46, no. 3, p. 319-26.
- JOHNSON, C. M.; NEEDHAM, P. R. 1966. Ionic composition of Sagehen Creek, California, following an adjacent fire. *Ecology*, vol. 47, no. 4, p. 636-9.
- KING, P. B.; STUPKA, A. 1950. The Great Smoky Mountains—their geology and natural history. *Sci. Mon. N.Y.*, no. 71, p. 31-43.
- KIRA, T. 1968. A rational method for estimating total respiration of trees and forest stands. In: Eckardt, F. E. (ed.), *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 399-408. Paris, Unesco (Natural resources research, V).
- KOZLOWSKI, T. T. 1958. *Tree physiology bibliography*. U.S. Forest Service.
- KRUEGER, Kenneth W.; FERRELL, William K. 1965. Comparative photosynthetic and respiratory responses to temperature and light by *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* and var. *glauca* Seedlings. *Ecology*, vol. 46, no. 6, p. 794-801.
- KUROIWA, S. 1968. A new calculation method for total photosynthesis of a plant community under illumination consisting of direct and diffused light. In: Eckardt, F. E. (ed.), *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 391-8. Paris, Unesco (Natural resources research, V).
- LAUTZENHEISER, R. E. 1959. *Climatology of the United States*. U.S. Weather Bureau (Series 60, No. 60-27).
- LIKENS, G. E.; BORMANN, F. H.; JOHNSON, N. M.; PIERCE, R. S. 1967. The calcium, magnesium, potassium and sodium budgets for a small forested ecosystem. *Ecology*, vol. 48, no. 5, p. 772-84.
- LINDEMANN, R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, vol. 23, p. 399-418.
- MCCULLOUGH, D. R. 1970. Secondary production of birds and mammals. In: Reichle, D. E. (ed.), *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- MADGWICK, H. A. I. 1969. A test of a mathematical model for describing foliage distribution within canopies of *Pinus* spp. *XI Int. Bot. Congr. Aug. 24-Sept. 2, 1969, Seattle, Washington*, p. 137.
- . 1970. Biomass and productivity models of forest canopies. In: Reichle, D. E. (ed.), *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- MILLER, J. P. 1961. *Solutes in small streams draining single rock types, sangre de cristo range, New Mexico*. (Geol. Sur. Water-Supply Paper 1535F), p. 1-23.
- NEWBOULD, P. J. 1968. Methods of estimating root production. p. 187-190. In: Eckardt, F. E. (ed.), *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*, p. 187-90. Paris, Unesco (Natural resources research, V).
- NEWHOUSE, M. E.; MADGWICK, H. A. I. 1968. Comparative seedling growth of four hardwood species. *For. Sci.*, vol. 14, no. 1, p. 27-30.
- OGINO, K.; RATANAWONGS, D.; TSUTSUMI, T.; SHIDEI, T. 1967. The primary production of tropical forests in Thailand. *The S. E. Asian Studies*, vol. 5, no. 1, p. 121-54.
- OLSON, Jerry S.; STEARNS, Forest W.; NIENSTAEDT, Hans. 1959. Eastern hemlock seeds and seedlings—response to photoperiod and temperature. *Bull. Conn. Agric. Exp. Sta.*, no. 620.
- . 1964. Gross and net production of terrestrial vegetation. In: MacFadyen, A. and Newbould, P. J. (ed.), *British*

- Ecological Society, Jubilee Symposium*, p. 99-118. Supplement to *J. Ecol.*, vol. 52 and *J. Anim. Ecol.*, vol. 33.
- . 1967. Productivity, balance and turnover in major world ecosystems. Presented at Amer. Ass. Advance. Sci., 13th Annual Meeting, New York, N.Y. 27 December 1967.
- . 1970. Carbon and temperate woodlands. In: Reichle, D. E. (ed.), *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- OVINGTON, J. D. 1963. Flower and seed production. A source of error in estimation woodland production, energy flow and mineral cycling. *Oikos*, vol. 14, p. 148-53.
- ; HEITKAMP, D.; LAWRENCE, D. B. 1963. Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oakwood, and maize field ecosystems in Central Minnesota. *Ecology*, vol. 44, no. 1, p. 52-62.
- ; LAWRENCE, D. B. 1967. Comparative chlorophyll and energy studies of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystems. *Ecology*, vol. 48, no. 4, p. 515-24.
- RAFES, P. M. 1970. Estimation of the effects of phytophagous insects on forest production. In: Reichle, D. E. (ed.), *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- RALSTON, C. W.; PRINCE, A. B. 1965. Accumulation of dry matter and nutrients by pine and hardwood forests in the Lower Piedmont of North Carolina. p. 77-94. In: Youngberg, C. T. (ed.), *Forest soil relationships in North America*. Corvallis, Oregon State University Press.
- RAUP, Hugh M. 1964. Some problems in ecological theory and their relation to conservation. p. 19-28. In: MacFadyen, A. and Newbould, P. J. (eds.), *British Ecological Society, Jubilee Symposium*, p. 19-28. Supplement to *J. Ecol.*, vol. 52, and *J. Anim. Ecol.* vol. 33.
- ROTHACKER, J. S.; BLOW, F. E.; POTTS, Sara M. 1954. Estimating the quantity of tree foliage in oak stands in the Tennessee Valley. *J. For.*, vol. 52, p. 169-73.
- SATOO, 1968. Primary production and distribution of produced dry matter in a plantation of *Cinnamomum camphora*. Materials for the studies of growth in stands. *Bull. Tokyo Univ. For.*, no. 64.
- . 1970. Asynthesis of studies by the harvest method. In: Reichle, D. E. (ed.), *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- SCOTT, D. R. M. 1955. Amount and chemical composition of the organic matter contributed by the overstory and understorey vegetation to forest soil. *Yale Sch. For. Bull.*, vol. 62.
- SHANKS, R. E. 1954. Climates of the Great Smoky Mountains. *Ecology*, vol. 35, no. 3, p. 354-61.
- SMITH, F. E. 1970. Analysis of ecosystems. In: Reichle, D. E. (ed.), *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. 1967. A national program of research for forestry. USDA, Research Development and Evaluation Staff, Room 318-E, Administration Bldg., USDA, Washington, D.C. 20250.
- UNITED STATES FOREST SERVICE. Northeastern Forest Experiment Station. 1964. *Hubbard Brook Experimental Forest*. Upper Darby, Penn., Northeast. For. Exp. Sta. 13 p.
- WATT, Richard F.; HEINSELMAN, M. L. 1965. Foliar nitrogen and phosphorous level related to site quality in a northern Minnesota spruce bog. *Ecology*, vol. 46, no. 3, p. 357-60.
- WHITE, D. P.; LEAF, A. L. 1956. *Forest fertilization*. New York, State Univ. Coll. Forestry, Syracuse, New York (Ser. Bull. I). 305 p.
- WHITEHEAD, H. C.; FETH, J. H. 1964. Chemical composition of rain, dry fallout and bulk precipitation at Menlo Park, California, 1957-1959. *J. geophys. Res.*, vol. 69, no. 16, p. 3319-33.
- WHITTAKER, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, vol. 26, p. 1-80.
- . 1961. Estimation of net primary production of forest and shrub communities. *Ecology*, vol. 42, no. 1, p. 177-80.
- . 1962. Net production relations of shrubs in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, vol. 43, no. 3, p. 357-77.
- . 1963. Net production of heath balds and forest heaths in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, vol. 44, no. 1, p. 176-82.
- . 1965. Branch dimensions and estimation of branch production. *Ecology*, vol. 46, no. 3, p. 365-70.
- ; COHEN, N.; OLSON, J. S. 1963. Net production relations of three tree species at Oak Ridge, Tennessee. *Ecology*, vol. 44, no. 4, p. 806-10.
- ; GARFINE, Violet. 1962. Leaf characteristics and chlorophyll in relation to exposure and production in *Rhododendron maximum*. *Ecology*, vol. 43, no. 1, p. 120-5.
- WINGET, C. H.; KOZLOWSKI, T. T. 1965. Seasonal basal growth area as an expression of competition in northern hardwoods. *Ecology*, vol. 46, no. 6, p. 786-93.
- WOODWELL, G. M.; BOTKIN, D. B. 1970. Metabolism of terrestrial ecosystems by gas exchange techniques. In: Reichle, D. E. (ed.), *Ecological studies. 1. Analysis of temperate forest ecosystems*. Heidelberg and New York, Springer.
- ZAHNER, R.; DONNELLY, John R. 1967. Refining correlations of water deficits and radial growth in young red pine. *Ecology*, vol. 48, no. 4, p. 1967.
- ; STAGE, Albert R. 1965. A procedure for calculating daily moisture stress and its utility in regressions of tree growth on weather. *Ecology*, vol. 47, no. 1, p. 64-74.
- ZINKE, P. J. 1961. Forest site quality as related to soil nitrogen content, p. 411-18. In: *Trans. 7th Int. Congr. Soil Sci., Madison 1960*. Berkeley, University of California, vol. 3.
- . 1969. Nitrogen storage of several California Forest Soil-Vegetation Systems, p. 40-53. National Academy of Science, *Biology and Ecology of Nitrogen, Proc. of Conference Univ. of California, Davis, Nov. 28-Dec. 1, 1967*. Washington, D.C., Nat. Acad. Sci.

Productivité primaire des forêts tempérées d'essences feuillues caducifoliées en Europe occidentale

P. Duvigneaud, P. Kestemont et P. Ambroes
Laboratoire de botanique systématique et d'écologie,
Université libre de Bruxelles,
28, avenue Paul-Héger, Bruxelles 5 (Belgique)

SOMMAIRE

Introduction
Sites étudiés
Biomasse et productivité
 Détails techniques
 Résultats
 Discussion des résultats
Comparaison des productivités de forêts caducifoliées
 d'Europe occidentale
Summary
Discussion
Bibliographie / Bibliography

INTRODUCTION

En Belgique, le Centre national d'écologie générale (CNEG) poursuit, depuis 1963, l'étude de l'écosystème "forêt tempérée caducifoliée" selon de nombreux points de vue et en des sites divers. Le site de Virelles-Blaimont a été et continue d'être le siège d'un programme maximal de recherches; le site de Ferage-Houyet l'a été également jusqu'en 1970.

A côté de ces deux sites, un certain nombre de stations forestières de référence distribuées dans la même région (Duvigneaud et Froment, 1969) abritent un programme mésologique.

La plupart des forêts étudiées sont des chênaies (*Querceta*); elles couvrent, sous un climatope à peu près identique, les édaphotopes les plus variés; la roche mère va des calcaires compacts aux quartzophyllades ou aux schistes ardennais les plus pauvres en calcium; les types d'humus vont du mull calcique au mor, en passant par le mull forestier et le moder.

Les modes d'exploitation et les classes d'âge varient tout autant.

Il s'agit donc d'une enquête écologique qui doit donner un aperçu général des problèmes, en vue d'études ultérieures plus approfondies sur les écosystèmes et surtout sur les paysages qu'ils forment.

A noter que le comité national belge du PBI a entrepris, à Mirwart, l'étude intégrée d'une forêt naturelle ardennaise de *Fagus sylvatica*, d'une plantation de *Picea* sur même sol, d'une prairie marécageuse et d'étangs s'intégrant dans ce paysage forestier, ce qui complète la collection d'écosystèmes étudiés par le CNEG.

Le présent travail fait le point des résultats déjà obtenus pour six chênaies, dont celles de Virelles et de Ferage, en ce qui concerne les biomasses et la productivité primaire. Ces résultats sont comparés à ce que l'on connaît des forêts caducifoliées de l'Europe occidentale.

SITES ÉTUDIÉS

1. *Ferage*. Chênaie à *Corylus* (*Querceto - Coryletum ficario-oxalidosum*), située en haute Famenne, sur plateau de schistes noduleux calcarifère du dévonien supérieur; exploitée en futaie (hauteur, 24-30 mètres) de *Quercus petraea*, sur taillis dense de *Corylus* (fig. 1).

Strate au sol composée d'un mélange des groupes écosociologiques du mull actif (*Ranunculus ficaria*, *Adoxa moschatellina*, etc.), du mull forestier (*Lamium galeobdolon*; *Anemone nemorosa*, *Viola reichenbachiana*, *Milium effusum*, *Melica uniflora*, etc.) et de l'humidité de l'air ambiant (*Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*).

Le sol limoneux est du type sol brun légèrement lessivé, et sa teneur en bases est excellente; les quantités totales de celles-ci dans l'édaphotope (tableau 1) sont importantes.

2. *Wavreille*. Chênaie-frênaie à *Corylus* et *Carpinus* (*Querceto - Fraxinetum ornithogalo-geosum rivalis*), située en basse Famenne, dans une plaine schisteuse de schistes et calcaires du dévonien moyen (couvinien); exploitée en futaie (hauteur, 24-27 mètres) de *Quercus robur*, sur taillis dense de *Corylus* et *Carpinus*, avec important recrû de *Fraxinus excelsior*. Strate au sol composée d'un mélange des groupes écosociologiques du mull actif (*Ranunculus ficaria*, *Primula elatior*, etc.), du mull forestier (*Lamium galeobdolon*, *Viola reichenbachiana*, *Anemone nemorosa*, *Pulmonaria officinalis*, etc.), des bryophytes de la fraîcheur riche, d'un groupe de sarcogéophytes (*Narcissus pseudonarcissus*, *Allium ursinum*, *Ornithogalum pyrenaicum*, etc.) et d'une espèce des sols argileux frais et riches rare en Belgique: *Geum rivale*.

Une microtopographie ondulante y conditionne d'ailleurs une mosaïque de tesseras très distinctes mais intimement entremêlées (voir Duvigneaud, dans ce volume).

Le sol argileux est pseudogleyfié et porte pendant une partie de l'année une nappe perchée; les teneurs en bases échangeables sont très élevées, comme les quantités totales de ces bases à l'hectare (tableau 1).

3. *Virelles*. Forêt mélangée de chênes, charmes, merisiers, hêtres, frênes et tilleuls (*Quercetum mixtum mercurialo-primulosum veris*), située en Famenne occidentale, sur plateau de calcaire compact du dévonien supérieur (frasnien); jeune futaie provenant de la reconversion simple d'un taillis sous futaie (hauteur 8-23 mètres); composée essentiellement, dans la placette ici étudiée, de *Quercus robur*, *Fagus*, *Carpinus*, *Acer campestre*.

Strate au sol composée d'un mélange des groupes écosociologiques du mull forestier (*Lamium galeobdolon*, *Anemone nemorosa*, *Viola reichenbachiana*, etc.) et du mull calcique (*Mercurialis perennis*, *Primula veris*, *Orchis mascula*, etc.) et souvent envahie par les tapis sempervirents de *Hedera helix*; les sarcogéophytes *Scilla bifolia* et *Narcissus pseudonarcissus* sont plus ou moins abondants.

Le sol, du type rendzinoïde, est très peu profond, composé d'argile de décalcification riche en humus et encombré de cailloux calcaires; il est saturé en Ca, mais remarquablement pauvre en Mg et K (tableau 1).

4-5. *Villers*. Chênaie à *Crataegus* (*Querceto - Crataegatum succiso - brachypodiosum sylvatici*), située en basse Famenne, dans une plaine schisteuse de schistes du dévonien supérieur (famennien inférieur); exploitée en

TABLEAU 1. Teneurs et quantités totales des bases échangeables de l'édaphotope, dans les six écosystèmes étudiés.

	pH	Horizon	Bases échangeables					
			Teneurs (méq/100 g)			Quantités à l'ha (kg/ha)		
			Ca	Mg	K	Ca	Mg	K
Ferage (mull forestier)	5,4	A ₁	7,00	2,19	0,70	5 900	1 003	771
		A ₂	1,00	0,36	0,20			
		B	5,50	1,46	0,22			
Wavreille (mull sur pseudogley)	6,2	A ₁	18,1	3,24	1,00	10 850	1 007	767
		A ₂	9,6	1,21	0,36			
		Bg	12,5	1,44	0,25			
Virelles (mull calcique)	6,4-7,4	A ₁	(50)	1,51	0,35	13 600	151	157
		A/C	(50)	0,40	0,25			
Villers (moder sur pseudogley)	5,2	A ₁	3,75	4,20	0,57	2 462	2 418	802
		A ₂	1,60	1,80	0,30			
		Bg	1,50	2,85	0,24			
Vonêche (mor sur pseudogley)	3,5	A _o	0,55	0,54	0,44	128	214	333
		A _{2g}	0,03	0,04	0,05			
		Bg	0,03	0,18	0,06			
Orchimont (mull forestier acide)	4,5	A _o	19,0	9,12	1,55	1 362	613	210
		A ₁	1,26	3,03	0,40			
		A ₂	0,45	0,66	0,05			
		(B)	2,72	0,42	0,05			

futaie (hauteur, 20 mètres) de *Quercus robur*, *Q. petraea* et hybrides, sur taillis de *Quercus* (fig. 2).

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

Le sol argileux est pseudogleyfié, et porte pendant une partie de l'année une nappe perchée; en été, il peut se dessécher et devenir dur comme brique; très voisin du sol de 2. Wavreille, il s'en distingue par une moins grande richesse en Ca et K échangeables; il est caractérisé de ce point de vue par une nette abondance magnésienne (tableau 1).

6. Vonèche. Chênaie à *Betula* (*Querceto - Betuletum pubescentis molinio-luzulosum sylvaticae*) située en Ardenne occidentale, sur plateau de quartzophyllades du dévonien inférieur (gédinien supérieur), exploitée en futaie jardinée, la futaie composée de *Quercus petraea* et *Q. robur* (hauteur, 24 mètres), les clairières peuplées de *Quercus* plus petits et de longs baliveaux de *Betula pubescens* (fig. 3).

Strate au sol en populations mosaïquées de *Vaccinium myrtillus* (mor), *Sphagnum palustre* (mor), *Molinia coerulea* (enantiométrique) et *Luzula sylvatica* (moder); semée des hydrophytes *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, et *Athyrium filix-femina*.

Le sol est un podzol à pseudogley, avec, en surface, une couche de mor épaisse de 10-15 cm; grande pauvreté en bases échangeables (tableau 1).

7. Orchimont. Chênaie à *Betula* (*Querceto - Betuletum stellario-violosum riviniana*) située en Ardenne occidentale, sur plateau de schistes et quartzophyllades du dévonien inférieur (gédinien inférieur), exploitée en taillis simple, composée de *Quercus robur* et *Betula pendula* (hauteur, 8 mètres).

Strate au sol composée des groupes écosociologiques du mull acide (*Viola riviniana* et *Stellaria holostea*) et du moder (*Holcus mollis*, *Pteridium aquilinum*, *Teucrium scorodonia*).

Le sol du type brun acide possède un humus de type intermédiaire entre le mull forestier et le moder; grande pauvreté en bases échangeables (tableau 1).

BIOMASSE ET PRODUCTIVITÉ

DÉTAILS TECHNIQUES

Les techniques utilisées pour estimer la biomasse et la productivité dans les forêts de Virelles et Ferage qui font l'objet d'un programme maximal ont été expliquées en

détail dans Duvigneaud (1967) et Duvigneaud et Denaeyer-De Smet (1970).

Rappelons en bref que pour les strates arborescentes et arbustives, la biomasse a été mesurée sur la base d'inventaires non destructifs et à l'aide d'abaque de biomasses totales ou partielles établies par l'abattage, le débitage et la pesée d'un certain nombre d'arbres échantillons pris en dehors du site étudié.

Les troncs ont été soit pesés entièrement (stations de programme maximal), soit mesurés et leur poids calculé par volume et densité (programme minimal).

Dans les forêts à programme maximal, la limite supérieure du tronc a été définie par un diamètre égal à celui de la plus grosse branche. Dans les autres stations, il s'arrêtait à un diamètre approximativement égal à la moitié du diamètre à 1,5 mètre (norme du bûcheron).

Les houppiers ont été débités en catégories. Ces catégories (d'après le diamètre) sont constituées comme suit:

1. Menu bois. Rameaux de 0 à 1 cm; branches de 1 à 3 cm, de 3 à 5 cm, de 5 à 7 cm.

2. Bois fort. Branches de 7 à 10 cm, de 10 à 15 cm, de 15 à 20 cm, de 20 à 25 cm, de plus de 25 cm.

Ce débitage en catégories est rendu nécessaire pour le calcul de la minéralomasse et l'étude du cycle des éléments biogènes.

Les poids secs des troncs et différentes catégories de houppiers ont été extrapolés à l'hectare par des méthodes d'analyses de dimensions.

Les productivités ont été mesurées sur les cernes d'accroissement produits pendant les dix dernières années.

Dans les stations à programme minimal, seule la rondelle du haut du fût, quelquefois celle de la base, ou des tarières à mi-hauteur étaient disponibles pour les mesures des accroissements des troncs.

La productivité des branches est basée également sur la mesure des cernes d'accroissement.

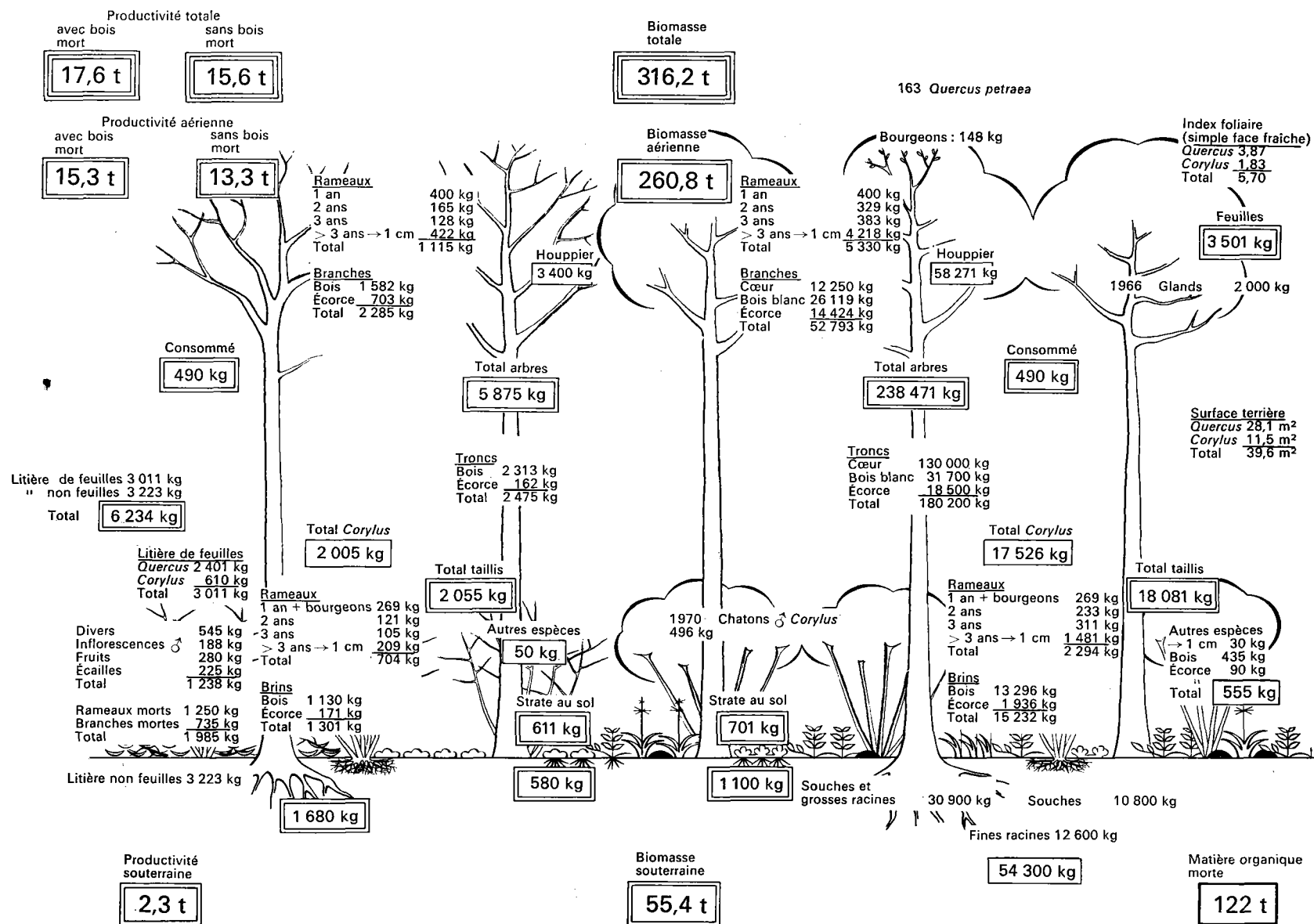
Des rameaux de diamètre inférieur à 1 cm, on a séparé les rameaux d'un an, sur des fagots échantillons; la productivité du reste de ces rameaux a été obtenue par division par leur âge moyen.

Les biomasses et la productivité des taillis ont été estimées par les mêmes procédés.

En ce qui concerne les organes souterrains des arbres, la biomasse a été estimée très grossièrement en 3 postes distincts:

1. Les souches d'arbres et les grosses racines (diamètre supérieur à 5 cm), évaluées à 12% de la biomasse aérienne et occupant un cercle de 5 mètres de diamètre autour de chaque tronc;
2. Les souches du taillis, estimées à 20% de sa biomasse aérienne et occupant une surface de 1 m² autour de chaque souche;
3. Les racines de diamètre < 5 cm, récoltées dans des tranchées en carré et extrapolées à la surface restante de l'hectare choisi.

La strate au sol (parties aériennes et souterraines) a été récoltée et pesée sur de nombreux "plots" de 1 m² de



surface et les valeurs obtenues ont été extrapolées à l'hectare, grâce à une cartographie fine de la végétation.

La litière de feuilles, les écaïlles, inflorescences, fruits et rameaux morts ont été récoltés dans des trappes à litière tout au long de la période d'observation (voir Duvigneaud, dans ce volume.)

Les branches mortes ont été récoltées à intervalles réguliers sur des surfaces connues, mais uniquement dans les forêts à programme maximal.

Les valeurs renseignées pour les autres stations proviennent d'extrapolations.

RÉSULTATS

Les résultats obtenus en ce qui concerne la biomasse et la productivité sont rassemblés au tableau 2, et groupés par compartiments de l'écosystème (fig. 1, 2 et 3). Susceptibles d'amélioration, ils sont le condensé d'un très



FIG. 1. Chênaie à *Corylus* de Ferage. Biomasses et productivités aériennes et souterraines et matière organique morte, à l'hectare, des divers compartiments de la phytocénose.

Biomasses (à droite et en caractères romains)

A. Aérienne

Arbres. Biomasses partielles (kg/ha): des bourgeons; des rameaux de 1 an, 2 ans, 3 ans et de plus de 3 ans jusqu'à 1 cm de diamètre; des bois et écorces des branches; des bois et écorces des troncs.

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

Taillis. Biomasses partielles (kg/ha): des rameaux de 1 an et bourgeons; des rameaux de 2 ans, 3 ans et plus de 3 ans jusqu'à 1 cm de diamètre; des bois et écorces du reste des brins.

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

Strate au sol. Seul le total est indiqué, en grands caractères encadrés de deux traits.

Feuilles vertes. La biomasse a été calculée à partir de la masse de litière foliaire fraîchement tombée et d'un coefficient (rapport poids de 1 000 feuilles vertes/poids de 1 000 feuilles mortes).

B. Souterraine

La biomasse des organes ligneux souterrains a été estimée en 3 postes distincts, à partir de récoltes et d'extrapolations (pour explications, voir texte).

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

Productivités (à gauche et en caractères italiques)

A. Aérienne

Pour les arbres et le taillis, les productivités partielles comportent les mêmes compartiments que les biomasses,

grand nombre de mesures dont les détails seront publiés ailleurs.

Les valeurs des parties aériennes sont le résultat de mesures et de pesées, et, partant, sont plus précises que les valeurs données pour les parties souterraines; les grosses racines et souches d'arbres ont, en effet, été estimées grossièrement.

Les fines racines annuelles n'ont pas été évaluées; on pourrait, en suivant Orlov, ajouter 0,5 tonne à la productivité.

Certaines valeurs (fruits, inflorescences, écaïlles) ont été extrapolées à partir de résultats obtenus dans les stations à programme maximal.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

1. Les 7 sites étudiés, correspondant à des conditions climatiques assez semblables, peuvent être classés en

à l'exception des bourgeons. A ces productivités ligneuses (incrément) il convient d'ajouter:

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

B. Souterraine

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

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

La figure renseigne également sur: la quantité de matière organique morte du sol; les valeurs de surface terrière des arbres et du taillis; l'index foliaire mesuré sur feuille fraîche (simple face).

Légende

Les valeurs en petits caractères entourées d'un trait représentent des totaux partiels (kg/ha) au sein des strates. Les valeurs en plus grands caractères, entourées de deux traits, sont des totaux (kg/ha) par strate ou par compartiment majeur de la phytocénose, et participent seules aux totaux aériens et souterrains.

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

Remarque

La figure donne les productivités aériennes et totales avec et sans les quantités de bois mort, cela afin de les rendre immédiatement comparables aux divers travaux du PBI, dont les conceptions sur la nécromasse ne sont pas conformes aux nôtres.

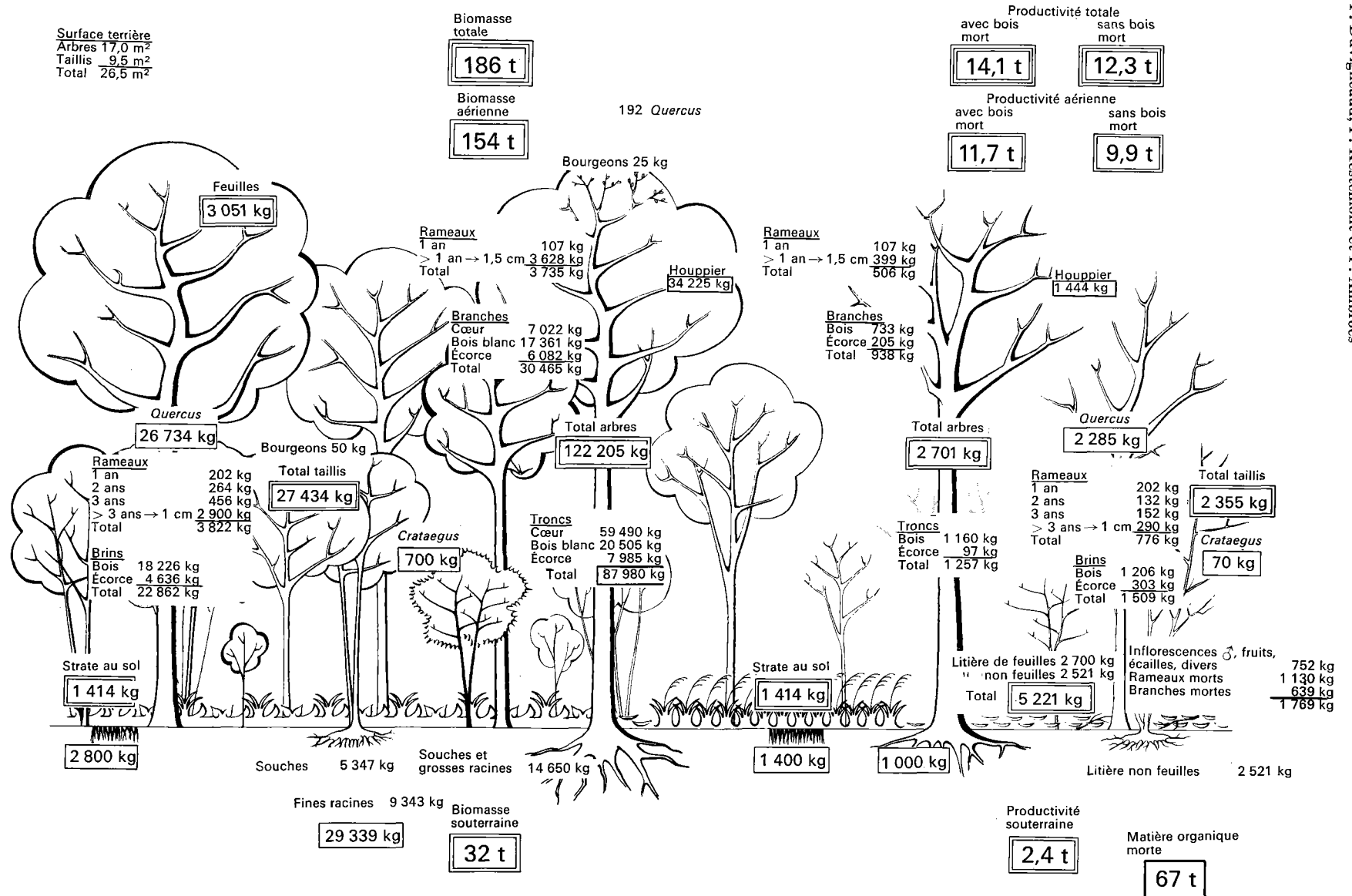


FIG. 2. Chênaie de Villers-sur-Lesse. Biomasses et productivités aériennes et souterraines et matière organique morte, à l'hectare, des divers compartiments de la phytocénose. Les biomasses sont à gauche et en caractères romains, les productivités à droite, en caractères italiques. Pour explications, voir légende et commentaires de la figure 1.

TABLEAU 2. Biomasse et productivité comparées de sept écosystèmes forestiers caducifoliés de haute Belgique

	Virelles	Ferage	Wavreille	Villers I	Villers II	Vonêche	Orchimont Rope
Age moyen des arbres dominants	75-35	117	120	90	90	135	—
Age moyen du taillis	—	—	20	20	20	—	23
Nombre d'arbres par hectare							
Dominants	260	} 163	111	192	178	{ 63	—
Dominés	1 226		111	192	178		359
Nombre de brins par hectare	—	15 000	12 000	7 307	10 255	1 170	13 000
Hauteur des arbres (mètres)	20-13	24	24	20	21	22	—
Hauteur du taillis (mètres)	—	4	7	—	—	—	8
Surface terrière (m ²)							
Arbres	21,2	28,1	26,3	17,0	18,5	20,9	0
Taillis	—	11,5	9,0	9,5	9,8	—	15,0
Volume des troncs (m ³)	129	300	304	148	162	188	—
<i>Biomasse aérienne (kg/ha)</i>							
<i>Arbres</i>							
Troncs	73 282	180 200	210 000	87 980	98 320	120 929	—
Branches	33 978	52 793	82 300	30 465	35 621	71 428	—
Rameaux jusqu'à 1 cm de diamètre	4 947	5 478	5 850	3 760	4 190	4 420	—
Total des arbres (bois et écorce)	112 207	238 471	298 150	122 205	138 131	196 777	—
Taillis	2 513	18 081	29 300	27 434	25 962	1 971	76 721
Feuilles vertes	3 458	3 501	3 955	3 051	3 322	3 164	3 067
Strate au sol	2 189	701	600	1 414	1 344	2 304	488
TOTAL	120 367	260 754	332 005	154 104	168 759	204 216	80 276
<i>Biomasse souterraine (kg/ha)</i>							
Plantes ligneuses	34 600	54 300	51 200	29 339	32 910	36 226	19 175
Strate au sol	668	1 100	1 100	2 800	2 510	2 633	1 789
TOTAL	35 268	55 400	52 300	32 139	35 420	38 858	20 964
BIOMASSE TOTALE (kg/ha)	155 635	316 154	384 305	186 243	204 179	243 074	101 240
<i>Litières annuelles (kg/ha/an)</i>							
Feuilles	3 165	3 011	3 500	2 700	2 940	2 800	2 715
Inflorescences, fruits, écailles et divers	672	1 238	1 020	752	825	829	765
Branches mortes	720	735	1 150	639	709	664	—
Rameaux morts	690	1 250	1 306	1 130	1 230	1 172	—
Total bois mort	1 410	1 985	2 456	1 769	1 939	1 836	750
<i>Nécromasses ligneuses sur pied</i>	1 950	3 400	6 000	8 400	8 400	8 200	4 600
<i>Productivité aérienne (kg/ha/an)</i>							
<i>Arbres</i>							
Troncs	2 977	2 475	2 020	1 257	1 408	669	—
Branches	2 098	2 285	1 713	938	1 090	1 615	—
Rameaux jusqu'à 1 cm de diamètre	1 045	1 115	947	506	563	710	—
Total des arbres (bois et écorce)	6 120	5 874	4 680	2 701	2 961	2 994	—
Taillis	216	2 055	2 200	2 355	2 267	127	5 138
Feuilles mortes	3 165	3 011	3 500	2 700	2 940	2 800	2 715
Inflorescences, fruits, écailles et divers	672	1 238	1 020	752	825	829	765
Strate au sol	658	611	600	1 414	1 344	1 756	477
TOTAL	10 831	12 789	12 000	9 922	10 337	8 506	9 095
<i>Productivité souterraine (kg/ha/an)</i>							
Plantes ligneuses	2 000	1 680	800	1 000	1 050	570	1 284
Strate au sol	332	580	550	1 400	1 260	1 033	894
TOTAL	2 332	2 260	1 350	2 400	2 310	1 603	2 178
<i>Productivité totale (kg/ha/an)</i>							
Sans bois mort	13 163	15 049	13 350	12 322	12 647	10 109	11 273
Avec bois mort	14 573	17 034	15 806	14 091	14 586	11 945	12 023
<i>En kcal/m²/an</i>							
Sans bois mort	6 252	7 148	6 246	5 853	6 007	4 802	5 355
Avec bois mort	6 980	8 159	7 475	6 750	6 987	5 722	5 759
<i>Productivité aérienne ligneuse relative (pourcentage)</i>							
Sans bois mort	5,52	3,09	2,04	3,38	3,19	1,57	6,69
Avec bois mort	6,75	3,86	2,79	4,56	4,37	2,49	7,77
Index foliaire	6,77	5,70	—	4,37	4,75	—	—

fonction de facteurs de fertilité décroissants de l'éda-photope (tableau 1):

Sols riches en bases → sols pauvres en bases;

Humus du type mull → humus du type mor, en passant par le type moder;

Sols bien aérés et frais → sols lourds, gorgés d'eau en hiver, se desséchant fortement en été (pseudogley).

Le classement donne: Ferage → Wavreille → Virelles → Villers → Vonèche.

La forêt de Virelles, où le sol est un mull calcique, est mise en 3^e position à cause d'une déficience en Mg et K.

La station d'Orchimont a été mise en fin de tableau à cause du mode particulier d'exploitation forestière (taillis simple); son sol brun acide, bien aéré mais modérément riche en bases et déficient en K, la ferait normalement placer en 4^e position.

2. Les modes d'exploitation et les âges étant fort diversifiés, il s'ensuit que les biomasses sont également très variables, allant des 101 tonnes à l'hectare du taillis simple d'Orchimont aux 384 tonnes de la futaie sur taillis de Wavreille.

Malgré ces différences considérables au niveau des biomasses, la productivité primaire nette diffère relativement peu d'une forêt à l'autre et varie de 11 à 15 tonnes par hectare et par an, si l'on ne tient pas compte du bois mort (12 à 17 t/ha/an en ajoutant le bois mort). Une exception: la forêt de Vonèche, correspondant à un podzol typique, extrêmement pauvre en bases échangeables et asphyxiant, a une productivité primaire nette de 11,9 t/ha/an.

3. Cette constance relative de la productivité primaire nette résulte d'une compensation entre les diverses strates. A une diminution de la productivité des arbres correspond généralement une augmentation de la productivité de la strate au sol.

4. Malgré la similitude relative de leur productivité primaire, les chênaies étudiées montrent de nettes variations qui suivent les facteurs de fertilité énumérés au point 1.

La productivité est la plus élevée sur les sols les plus riches et les mieux équilibrés; la productivité de la chênaie à *Corylus* de Ferage (15 t/ha/an sans bois mort) semble l'emporter sur la productivité de la chênaie à *Corylus* de Wavreille (13 t/ha/an sans bois mort) malgré une similitude d'âge et de type d'exploitation, à cause d'une meilleure aération du sol.

La chênaie mixte de Virelles, dont on pourrait attendre une productivité nettement plus forte, vu sa jeunesse (forêt non encore en équilibre), paraît freinée dans son développement par un excès de Ca sur le Mg et une déficience de K.

Les forêts de Villers, sur sol nettement plus pauvre, à flore de moder, ont une productivité moindre. Comme déjà signalé, la forêt de Vonèche (chêne à *Molinia* et *Sphagnum*, sur le sol le plus mauvais qui se puisse trouver

en Ardennes) est la moins productive. Il est intéressant de noter que la chênaie exploitée en taillis simple d'Orchimont, dont les plus vieux brins ne dépassent pas 29 ans d'âge, sur sol médiocre, a une productivité semblable à celle des futaies ou futaies sur taillis poussant sur sol de valeur approximativement égale.

5. Si les productivités primaires nettes totales sont assez voisines, il n'en va pas de même des incréments des troncs et branches d'arbres.

Ceux-ci suivent beaucoup plus nettement les variations de fertilité du sol. L'incrément des chênes de Vonèche est particulièrement suggestif à cet égard. Mais, lorsque la productivité des arbres est faible, en partie parce que le sol est pauvre et peu aéré (forêts de Villers et de Vonèche), on voit s'installer une strate au sol dense, riche en graminées hydrophiles, à chevelu de racines très abondant qui amène une compensation et relève la productivité nette globale de l'écosystème.

6. Le bois mort tombé au sol est important, de sorte que la productivité nette s'augmente de 0,7 à 2,5 tonnes si l'on en tient compte.

7. Les productivités nettes sont du même ordre de grandeur parce qu'elles correspondent à des forêts plus ou moins maintenues en équilibre par une activité humaine régulière.

Le calcul de la productivité aérienne ligneuse relative $\frac{\text{accroissement ligneux} \times 100}{\text{biomasse ligneuse}}$ fait apparaître des diffé-

rences très importantes.

La productivité relative la plus forte correspond aux forêts les plus jeunes: taillis de Rope 6,7%, chênaie de Virelles 5,52%.

COMPARAISON DES PRODUCTIVITÉS DE FORÊTS CADUCIFOLIÉES D'EUROPE OCCIDENTALE

Ce sont principalement les hêtraies qui ont fait l'objet de recherches: dès 1876, Ebermayer donne, pour la productivité de massifs de hêtres de 120 ans en Bavière, les valeurs suivantes (en kg/ha/an): quartiers, 2 372, soit 75%; rondins, 475, soit 15%, et 316, soit 10%; au total 3 163 kg/ha/an.

De même, Chevandier (dans Henry, 1878) trouve, à la même époque, comme production ligneuse annuelle moyenne, sur un hectare de bonne futaie de hêtres sur grès des Vosges, 3 650 kg de bois sec.

Le tableau 3 donne une synthèse des résultats relatifs aux forêts de hêtres et de chênes d'Europe occidentale. Il fournit aussi, à titre de comparaison, des valeurs de production obtenues dans les forêts d'Europe orientale (Rodin et Bazilevich, 1967) ainsi que les résultats de production de quelques forêts caducifoliées japonaises

TABLEAU 3. Productivités aériennes et souterraines de divers types de forêts.

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

Sources. 1. Schlenker, dans: Lieth, 1962, p. 99; 2. Möller, Muller et Nielsen, 1954; 3. Ehwald, 1957; 4. Nanson, 1962; 5. Netherlands' Committee for the IBP, 1968; 6. Kestemont, 1970; 7. Duvigneaud, Denaeyer, Ambroes et Timperman, 1969; 8. Duvigneaud, 1968; 9. Satchell, 1971; 10. Anderson, 1970; 11. Remezov, dans: Rodin et Bazilevich, 1967, fig. 32; 12. Mina, dans: Rodin et Bazilevich, 1967; fig. 32; 13. Bazilevich, dans: Rodin et Bazilevich, 1967, fig. 32; 14. Satoo, 1970; 15. Kollt et Kahrik, 1970.

(Sato, 1970) et de forêts de résineux (Ehwald, 1957; Kolli et Kahrik, 1970).

Certains résultats, notamment pour la hêtraie (Ehwald, Schlenker), ont été obtenus à partir de ΔB , augmentation de biomasse lue sur des tables de production (voir Duvigneaud, dans ce volume) à laquelle des valeurs empiriques de litière (estimation des données régionales) et un pourcentage déterminé de menu bois et de racines ont été ajoutés.

Mais le tableau comporte aussi les premiers résultats obtenus par divers groupes du PBI, avec étude détaillée de la biomasse aérienne et de la productivité (méthode Ovington, Whittaker, Kira *et al.*, Newbould, Duvigneaud); il est important de noter qu'il s'agit de chênaies assez semblables, quoique situées en divers pays: Angleterre (Satchell), Pays-Bas (PBI hollandais), Suède (Anderson) et Belgique (Duvigneaud et Galoux).

Les résultats très encourageants de l'analyse du tableau 3 permettent déjà quelques comparaisons intéressantes:

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

2. La comparaison des chênaies entre elles est particulièrement prometteuse pour des recherches ultérieures si l'on tient compte de la multitude d'opérations que

nécessite le calcul de la productivité, et des erreurs qui peuvent en résulter, du grand nombre d'extrapolations ou d'estimations empiriques et surtout du fait que les questions de nécromasse et de productivité de racines ne sont pas au point.

Si l'on examine, en effet, les productivités en fonction des indices de fertilité du sol, on constate que: les chênaies sur mull (Suède, Ferage, Wavreille) sont les plus productrices; les chênaies sur moder (Hollande, Villers, Orchimont) ont une productivité moyenne; la chênaie sur mor de Vonèche a une mauvaise productivité, particulièrement en ce qui concerne la productivité ligneuse; les chênaies sur calcaire ont une productivité moyenne (Virelles) ou médiocre (Grande-Bretagne).

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

Le tableau 3 montre que les valeurs obtenues pour les chênaies d'URSS sont plus faibles, ce que l'on peut attribuer, en première analyse, au caractère continental du climat; le fait semble encore confirmé par la faible productivité des forêts secondaires caducifoliées étudiées au sud de Moscou par Dylis (voir dans ce volume). Remarquons, pour ce même climat continental, l'énorme productivité des plantations de *Populus tremula*.

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

Summary

Primary productivity of the temperate deciduous forests of Western Europe (P. Duvigneaud, P. Kestemont and P. Ambros)

This paper summarizes the results obtained to date regarding the biomasses and productivity of seven oak woods in the Belgian uplands, chiefly remarkable for the wealth of their edaphotopes (Table 1).

After a description of the different sites studied and of the structures of the phytocoenoses (Figs. 1, 2 and 3) and a succinct account of the methods of investigation employed, the authors present a detailed table of the results obtained (Table 2). These results, considered encouraging, show a productivity gradient, in direct relation to the wealth of the edaphotope.

It also emerges that, despite a great amplitude of biomass variation (from 101 to 384 t) (a consequence of the different types of exploitation), productivity varies far

less (12 to 17 t/ha/year, including dead wood) and low ligneous productivity goes hand in hand with higher productivity of the soil surface stratum (compensation).

The increments of the trunks and branches of trees are particularly linked with differences in soil fertility. The Vonèche forest (Fig. 3) on a poor soil with little ventilation is a very good example of this.

Differences in relative ligneous above-ground productivity are very considerable. It is distinctly higher in young forests (Orchimont and Virelles).

A comparison of the seven oak woods studied with beech woods in Western Europe shows that the productivity of the oak woods is generally higher than that of the beech woods, in that the soil surface stratum is better developed and litter production greater.

The conclusions stated concerning the results obtained in the Belgian oak woods still hold when

the comparison is extended to the oak woods studied by the International Biological Programme in Western Europe.

Again for purposes of comparison, Table 3 gives productivity values of oak woods in the U.S.S.R. Their lower productivity could be attributed to the more continental character of the climate, but we must keep

in mind the tremendous productivity of the stands planted with *Populus tremula*.

The net primary productivity of the oak woods is near that of natural forests or plantations of *Picea abies*. It is far higher than that of the *Pinus sylvestris* forests. However, it should be noted that the latter are usually confined to very poor soils.

Discussion

DE PHILLIPIS. A côté du problème des forêts caducifoliées naturelles et à côté du problème des plantations de résineux, dont on a beaucoup parlé, il ne faut pas négliger l'existence de plantations artificielles d'arbres

feuillus caducifoliés, tels le peuplier, le teck et l'eucalyptus. Dans ces cas, et en rapport avec la productivité, interviennent des facteurs génétiques.

Bibliographie / Bibliography

- ANDERSON, F. 1970a. *An ecosystem approach to vegetation, environment and organic matter of a mixed woodland and meadow area*. Lund, Carl Bloms Boktruckeri A.-B.
- , 1970b. Ecological studies in a Scanian woodland and meadow area, southern Sweden. I: Vegetational and environmental structure. *Opera Botanica*, n° 27. 190 p.
- , 1970c. Ecological studies in a Scanian woodland and meadow area, southern Sweden. II: Plant biomass, primary production and turnover of organic matter. *Bot. Notiser*, vol. 123, n° 1, p. 8-51.
- DUVIGNEAUD, P.; DENAEYER - DE SMET, S. 1968. Biomass, productivity and mineral cycling in deciduous mixed forest in Belgium. *Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, p. 167-186. Orono, University of Maine Press.
- ; —. 1970. Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. In: Reichle, D. E. (ed.). *Analysis of temperate forest ecosystems. Studies in ecology*, n° 1, p. 199-225. Heidelberg et New York, Springer.
- ; —; AMBROES, P.; TIMPERMAN, J. 1969. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Aperçu préliminaire sur les biomasses, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, n° 103, p. 317-323.
- ; et al. 1967. Recherches sur l'écosystème forêt. Série B. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Contribution n° 36. Biomasse, productivité et cycle des polyéléments biogènes dans un écosystème "chêne mélangé" (*Querceto-carpinetum calcicolum*). Essai de phytogéochimie forestière. *Mém. Inst. Sci. nat. Belg.*
- ; FROMENT, A. 1969. Recherches sur l'écosystème forêt. Série E. Forêts de haute Belgique. Contribution n° 5. Éléments biogènes de l'édatopote et phytocénose forestière. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 45, n° 25, p. 1-48.
- EBERMAYER, E. 1876. *Die gesamte Lehre der Waldstreu*. Berlin, Springer. 300 p. + 116 ill.
- EHWALD, E. 1957. Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. *Dtsch. Akad. Landwirtsch. wiss. Sitz.* (Berlin), n° 6, p. 1-56.
- HENRY, E. 1878. Études chimiques sur les essences principales de la forêt de Haye et sur leurs cendres. *Ann. Sta. agron. de l'Est*.
- KESTEMONT, P. 1970. Recherches sur l'écosystème forêt. Série B. Forêts de haute Belgique. Contribution n° 8. Étude de la biomasse et de la productivité de trois peuplements en taillis simple. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 46, n° 17, 14 p.
- KOLLI, R.; KAHRİK, R. 1970. Phytomass and net primary production in the forests of the *Fragaria-Hepatica* type. *Trans. Estonian agric. acad. soil regimes and processes*, Tartu, n° 65.
- LIETH, H. 1962. *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*. (Vorträge und Diskussionsergebnisse des Internationalen Ökologischen Symposiums in Stuttgart-Hohenheim vom 4-7 Mai 1960.) Stuttgart, Fischer. 156 p.
- MÖLLER, C. M.; MULLER, D.; NIELSEN, J. 1954. The dry matter production of European beech: loss of branches in European beech. *Forstl. Forsøgsv. Danm.*, n° 21, p. 253-271.
- ; —; —. 1954. Graphic presentation of dry matter production of European beech. *Forstl. Forsøgsv. Danm.*, n° 21, p. 327-335.
- NANSON, A., 1962. Quelques éléments concernant le bilan d'assimilation photosynthétique en hêtraie ardennaise. *Bull. Inst. agron. Gembloux*, vol. 30, nos 3 et 4.
- NETHERLANDS' COMMITTEE FOR THE IBP. 1968. *Progress report 1966-1967*. Amsterdam, North Holland Publishing Company. 55 p.
- NEWBOULD, P. J. 1967. *Methods for estimating the primary production of forests*. Oxford and Edinburgh, Blackwell. 62 p. (International Biological Programme Handbook n° 2).
- ORLOV, A. Y. 1955. O roli sosuschikh korney drevesnykh rasteniy v obogashenii pochvy organicheskim veshchestvom [Le rôle des poils absorbants des plantes ligneuses dans l'enrichissement des sols par des substances organiques]. *Pochvovedenie*, n° 6, p. 14-20.
- OVINGTON, J. D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Adv. ecol. Res.*, n° 1, p. 103-192.
- RODIN, L. E.; BAZILEVICH, N. I. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Edinburgh and London, Oliver and Boyd. 288 p.
- SATOO, T. 1970. A synthesis of studies by the harvest method. Primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan. In: Reichle, D. E. (ed.). *Analysis of temperate forest ecosystems*, p. 55-72. Heidelberg et New York, Springer.

Productivité primaire des taillis simples et concept de nécromasse

P. Kestemont

Laboratoire de botanique systématique et d'écologie,
Université libre de Bruxelles
28, avenue Paul-Héger, Bruxelles 5 (Belgique)

SOMMAIRE

Production primaire des taillis simples
Concept de nécromasse
 Concepts
 Symboles utilisés
Mesure de la nécromasse aérienne à l'hectare
Analyses de dimension
Summary
Bibliographie / Bibliography

La première partie de la présente communication constitue un aperçu très abrégé d'une étude de production primaire de forêts exploitées en taillis simple.

Cette étude a mis en évidence un manque de précision de certains concepts et des techniques afférentes. Ainsi fut introduite la notion de nécromasse, qui sera explicitée dans la seconde partie de cette communication.

PRODUCTION PRIMAIRE DES TAILLIS SIMPLES

En Europe occidentale, la plupart des forêts caducifoliées qu'on étudie actuellement sont des futaies ou des taillis-sous-futaies; peu de travaux concernent les taillis simples; aujourd'hui, les aménagements sylvicoles tendent à remplacer ce régime forestier, conséquence d'impératifs économiques et historiques, soit par une conversion progressive en futaie, soit par des plantations de résineux; cependant, les taillis simples occupent encore une surface importante du territoire boisé en feuillus¹ et l'étude de cette forme de forêt demeure d'un grand intérêt.

Les taillis simples constituent en effet un des seuls types de peuplements forestiers pour lesquels une étude approfondie et continue de la production primaire est possible à l'échelle d'une vie humaine, d'une exploitation forestière à la suivante.

Au cours d'un cycle d'une vingtaine d'années, l'évolution dynamique de ces peuplements est progressive. La strate au sol, qui se trouve brusquement enrichie floristiquement et fortement modifiée aussitôt après la coupe de la strate arbustive, régresse au cours des ans tandis que biomasse et nécromasse des rejets de souche

1. Une proportion de 24,4% des forêts caducifoliées du sud-est de la Belgique.

croissent; l'ensemble de ces phénomènes modifie la physionomie et la structure du peuplement.

Les méthodes classiques d'investigation proposées par Newbould en 1967 pour l'étude de phytocénoses forestières d'un certain âge (type futaie ou taillis-sous-futaie) doivent être adaptées aux structures successives de chaque écosystème étudié. Ainsi, en ce qui concerne la production ligneuse aérienne de très jeunes rejets de souche, Ford et Newbould (1970) ont employé une méthode empruntée à Monsi et Saeki (1953).

Les premiers résultats obtenus par nous concernent des taillis arrivés à terme de révolution. Ces peuplements âgés de 20 à 25 ans se prêtent à une investigation classique.

Trois taillis de chênes (*Quercus robur* L.) et de bouleaux (*Betula pendula* Roth) étudiés en Ardenne occidentale (Orchimont-Semois) correspondent à trois associations stationnelles différentes, essentiellement distinctes au niveau de leurs strates au sol; la première, riche en stellaires (*Stellaria holostea* L.) et violettes (*Viola riviniana* Reichenb.) [fig. 1], la seconde riche en ronces (*Rubus div.* sp.), la troisième riche en sous-arbrisseaux (*Vaccinium myrtillus* L.) et canches flexueuses (*Deschampsia flexuosa* [L.] Trin.).

Les études ont porté sur les parties aériennes des phytocénoses. Dans une seule station, les biomasses et productivités souterraines furent mesurées (strate herbacée) ou estimées (strate arbustive).

Les trois taillis comprenaient quelque 255 souches à l'hectare, soit 7 900 brins, d'une hauteur moyenne de 8 mètres.

Les sols sont de type brun acide. L'humus y constitue un stade intermédiaire entre le mull et le moder. L'horizon A_{0,1} a un pH de 4,5 à 3,9 et son rapport C/N égale 14,9-17,4. La teneur moyenne en bases échangeables à l'hectare se monte à 993 kg de Ca, 448 kg de Mg et 111 kg de K. Ces différentes valeurs traduisent la pauvreté de ce type de sol.

Les trois taillis de chênes et bouleaux ont une biomasse aérienne sèche voisine de 75 tonnes à l'hectare, qui se répartissent en 71,0 tonnes de bois et d'écorce, 3,0 tonnes de feuilles vertes et 0,96 tonne de strate au sol.

La nécromasse aérienne sur pied atteint 3,7 tonnes à l'hectare, soit 5,13% de la biomasse aérienne ligneuse.

La productivité primaire nette des organes aériens, qui atteint 9,49 tonnes à l'hectare par an, se répartit en 5,08 t/ha/an de bois et d'écorce, 2,4 de feuilles, 0,57 de strate au sol et, approximativement, 0,71 de bois mort (chute annuelle) ainsi que 0,7 d'inflorescences, fruits, écaillés et débris divers.

La productivité aérienne totale relative atteint donc 12,7% de la biomasse de ces taillis; la productivité aérienne ligneuse relative (bois + écorce) se chiffre à 7,8%.

La figure 1 présente schématiquement l'ensemble des résultats énoncés dans le cas du taillis de chênes et bouleaux, riche en stellaires et violettes.

Les résultats de production aérienne à l'hectare de ces taillis de chênes peuvent être comparés à ceux obtenus pour diverses chênaies d'Europe occidentale cultivées en futaies ou futaies-sur-taillis (Anderson, Duvigneaud, Satchell, dans ce volume). Les productivités aériennes proprement dites de l'ensemble de ces chênaies sont comparables quel que soit le type d'exploitation forestière et avoisinent 11 t/ha/an; par contre, les productivités aériennes ligneuses relatives des chênaies âgées exploitées en futaies et taillis-sous-futaies sont inférieures à celles des trois taillis que nous avons étudiés, ceux-ci étant d'un âge bien inférieur.

Outre ces valeurs de biomasse et de productivité à l'hectare, des études détaillées (brin par brin) ont permis le tracé de nombreuses relations graphiques précises, dont certaines sont présentées aux figures 2 et 3.

La figure 2 présente, en coordonnées décimales, la relation qui lie la biomasse ligneuse sèche des brins (bois + écorce) et leur circonférence à 1,30 mètre. Sur ce graphique figurent à la fois les trois espèces végétales principales (*Quercus robur*, *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*) présentes dans les strates arbustives des trois écosystèmes étudiés. Par passage aux logarithmes, l'équation de la droite de régression est:

$$\log y = 2,502 \log x - 0,31362 \quad (n = 20 \text{ et } r = 0,993)$$

où la variable indépendante x est le logarithme de la circonférence (en cm) et la variable dépendante y est le logarithme de la biomasse sèche ($g \times 10$). Cette relation linéaire entre les logarithmes conduit à l'équation du type parabolique de la courbe de la fig. 2:

$$y = 0,486 x^{2,502}$$

où la variable indépendante x est la circonférence (en cm), et la variable dépendante y est la biomasse sèche ($g \times 10$).

La figure 3 présente, en coordonnées décimales, la relation qui lie la productivité ligneuse annuelle nette (bois + écorce) des brins et leur circonférence à 1,30 m. Cette figure groupe les résultats des trois espèces végétales principales présentes dans les strates arbustives des trois écosystèmes étudiés.

Le passage par les logarithmes mène à l'équation de la droite de régression:

$$\log y = 2,207 \log x + 0,91876 \quad (n = 20 \text{ et } r = 0,993)$$

La variable indépendante x est le logarithme de la productivité sèche ($g/10$). L'équation du type parabolique de la courbe de la figure 3 est:

$$y = 8,29 x^{2,207}$$

où x = circonférence à 1,30 m (en cm)

y = productivité sèche ($g/10$)

Les courbes coïncident aussi bien pour les différentes espèces d'un même écosystème que pour la même espèce prise dans trois écosystèmes distincts. Ces courbes se révèlent donc d'application générale dans la région étudiée.

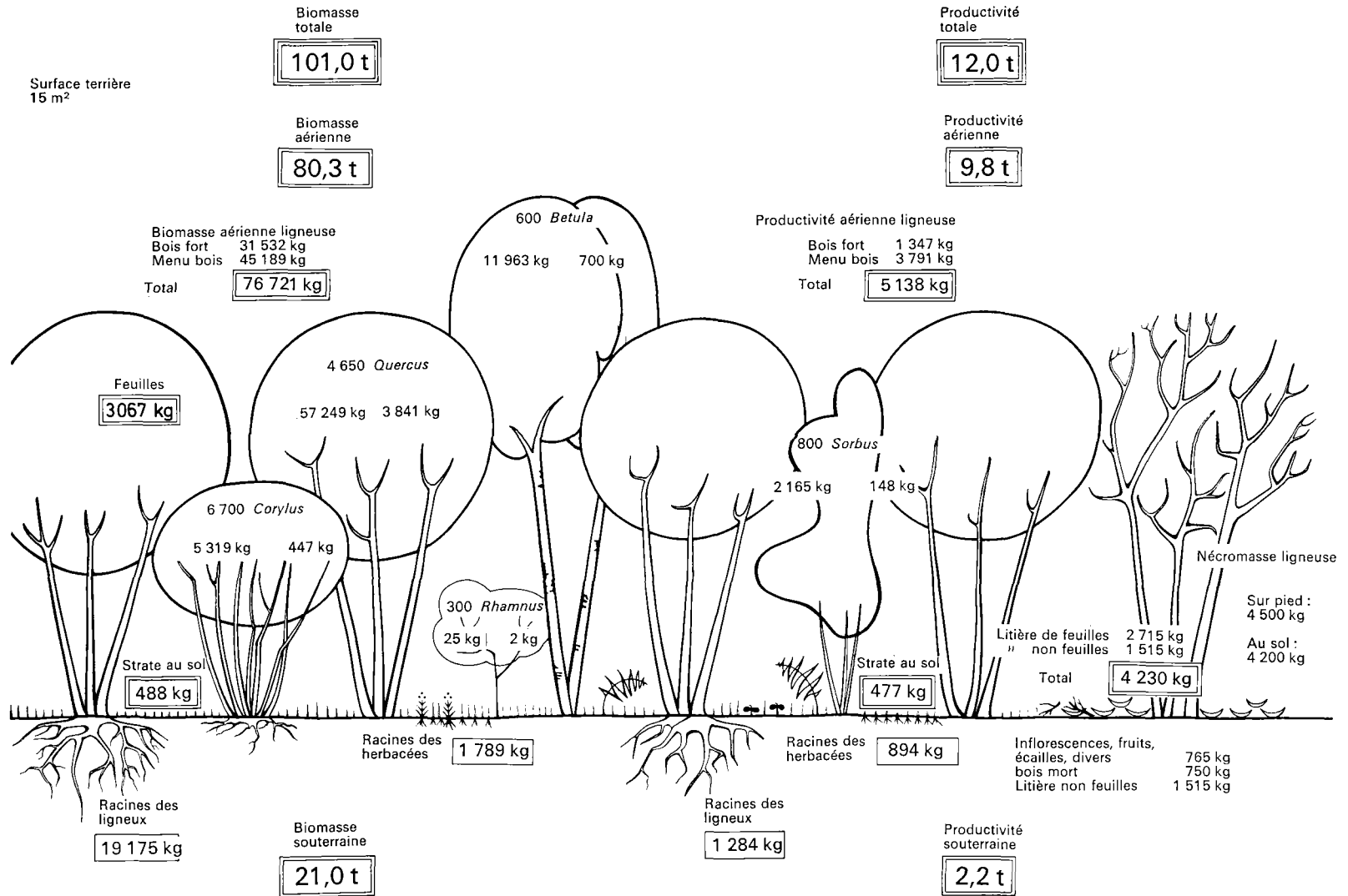


FIG. 1. Biomasse et productivité d'un taillis de chênes et de bouleaux riche en stellaires et en violettes, en Ardenne occidentale belge (Orchimont-Roep, 1968).

CONCEPT DE NÉCROMASSE

Toute étude de production primaire se base sur une connaissance approfondie de l'ensemble des phénomènes, vivants ou non, qui se déroulent dans une phytocénose au cours du temps. La figure 4 présente un "ralenti" analytique de l'évolution de la matière organique dans une phytocénose forestière caducifoliée, pendant une période arbitrairement limitée en t_0 et t_n .

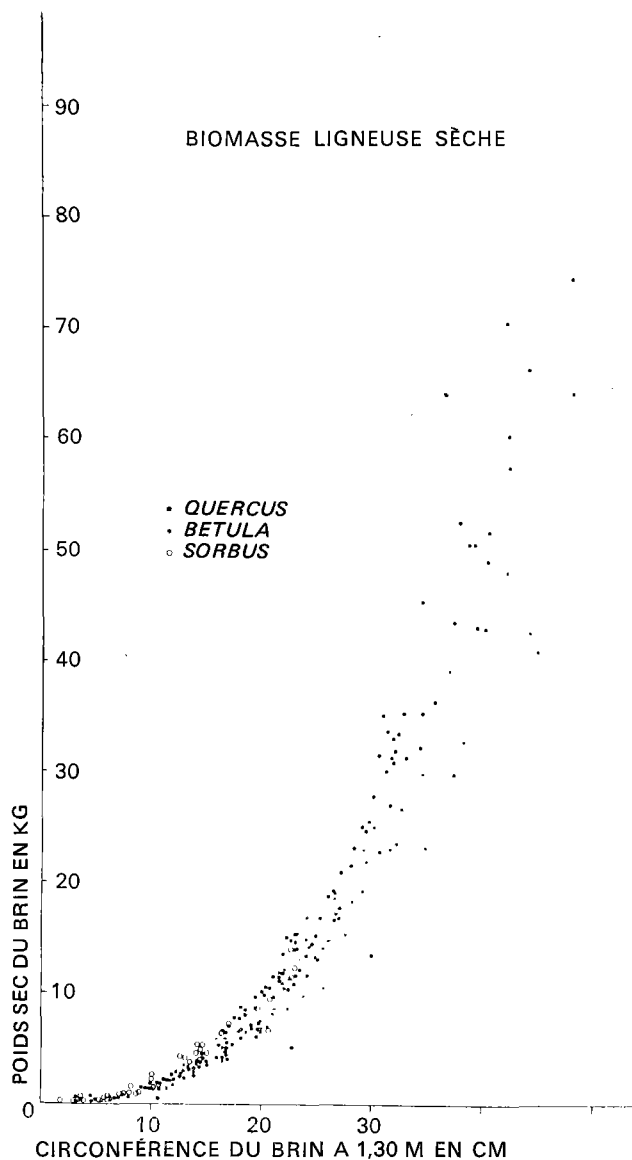


FIG. 2. Relation entre la biomasse ligneuse (bois + écorce) actuelle sèche des brins de *Quercus robur* L., de *Betula pendula* Roth, et de *Sorbus aucuparia* L. et leur circonférence à 1,30 mètre, dans trois taillis d'Ardenne occidentale belge (Orchimont, plateau de Rope, plateau de Robiet et pente exposée au nord du quartier de Quisbus, 1968).

CONCEPTS

La "biomasse" peut être définie comme la masse de matière vivante d'un ou des organismes présents sur une surface déterminée.

Parallèlement nous appellerons "nécromasse" la masse de matière morte d'un ou des organismes présents sur une surface déterminée.

En considérant le cas de l'écosystème forêt caducifoliée (généralement étudié en fin de période de croissance), la partie aérienne de la nécromasse ainsi définie comprendra, au moment de la mesure, la litière de feuilles (*leaf litter*), la litière d'inflorescences, de fruits en voie de décomposition, d'écales de bourgeons, la litière de bois mort, rameaux tombés au sol (*non-leaf litter*); la nécromasse comporte aussi les grosses branches et les troncs (*timber litter*), le bois mort sur pied comprenant les individus morts debout (*dead trees*) et le bois mort porté par les individus vivants (*attached dead*, Anderson, 1970).

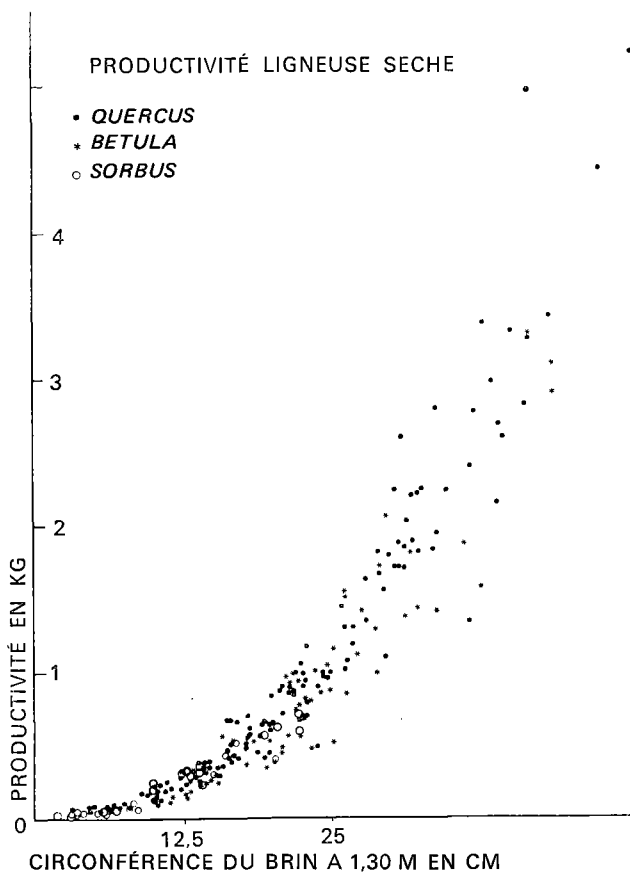


FIG. 3. Relation entre la productivité ligneuse (bois + écorce) apparente nette des brins de *Quercus robur* L., de *Betula pendula* Roth, de *Sorbus aucuparia* L. et leur circonférence à 1,30 mètre dans trois taillis d'Ardenne occidentale belge (Orchimont, plateau de Rope, plateau de Robiet et pente exposée au nord du quartier de Quisbus, 1968).

La vitesse de production de la biomasse est la productivité.

La vitesse de production de la nécromasse est la mortalité.

Un organe mort peut demeurer en place ou tomber pour former litière. Dans le cas des forêts caducifoliées

en équilibre, il est généralement admis (Whittaker, dans ce volume; Anderson, 1970; Mina, 1955) qu'il existe une certaine relation d'équilibre, voire d'égalité (*steady state*) entre la mortalité et la vitesse de chute du bois mort (nécromasse ligneuse).

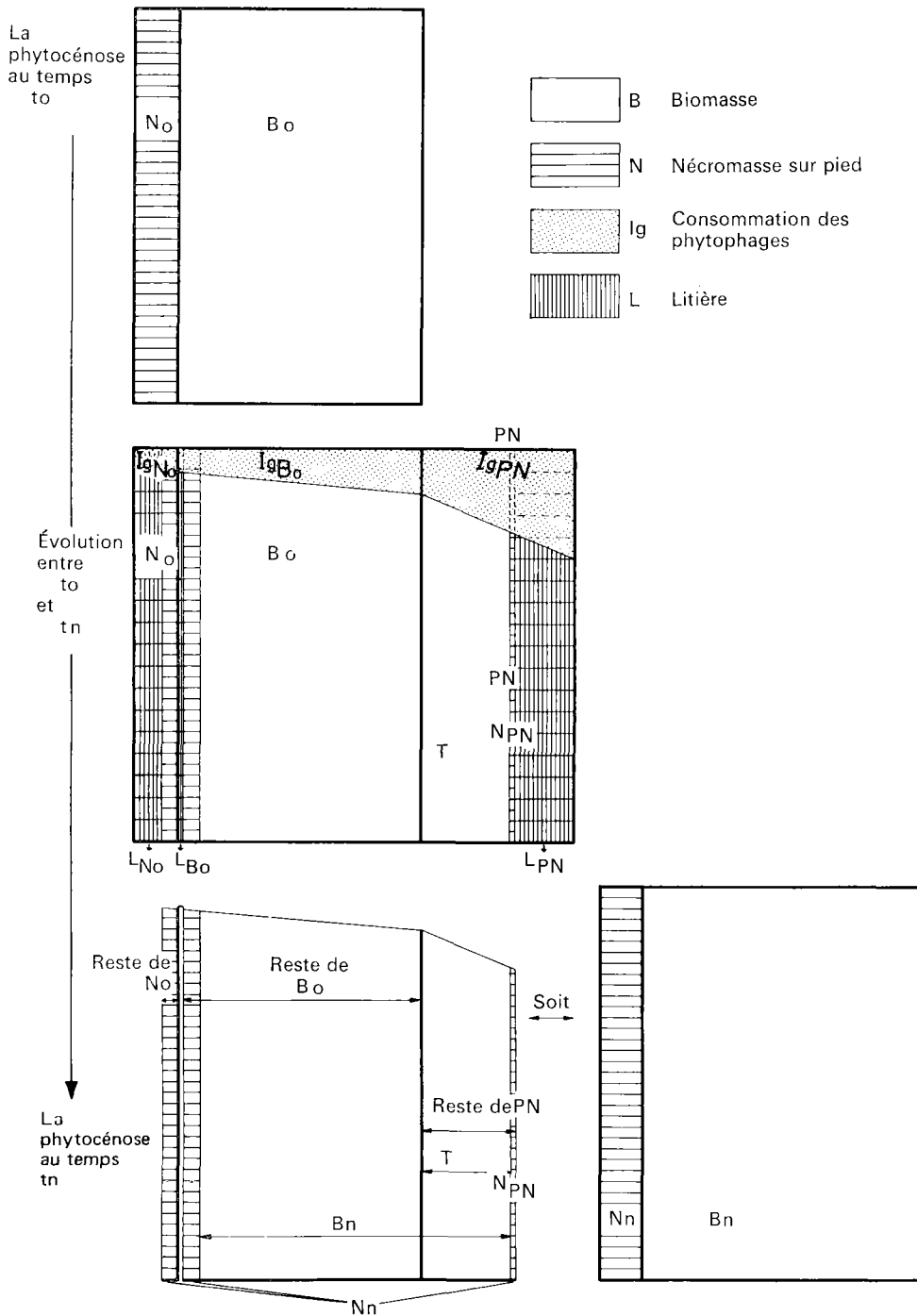


FIG. 4. Schéma analytique de l'évolution de la matière organique dans une phytocénose forestière caducifoliée entre t_0 et t_n . Pour explications, voir texte.

SYMBOLES UTILISÉS

Les symboles employés dans la figure 4 et dans le texte sont les suivants:

B désigne la biomasse; B_0 : biomasse au temps t_0 ; B_n : biomasse au temps t_n .

N désigne la nécromasse sur pied; N_0 : nécromasse sur pied au temps t_0 ; N_n : nécromasse sur pied au temps t_n .

PN représente la production primaire nette élaborée entre t_0 et t_n .

L représente la litière tombée (nécromasse) au sol pendant la période qui sépare t_0 et t_n . Cette litière comprend:

L_{B_0} : litière de B_0 , c'est-à-dire la portion de B_0 qui est morte, devenue nécromasse et tombée pendant la période d'observation;

L_{N_0} : litière de N_0 ;

L_{PN} : litière de PN, laquelle groupe:

$L_{PN(f)}$: litière de feuilles;

$L_{PN(b)}$: litière de bois mort;

$L_{PN(r)}$: litière restante (inflorescences, écailles...).

T est la partie de PN constituée de tissus ligneux pérennants, qui s'ajoutent à la biomasse en fin de période de croissance (incrément).

Ig désigne les quotités de N_0 (Ig_{N_0}), de B_0 (Ig_{B_0}) ou de PN (Ig_{PN}) consommées, ingérées par les phytophages.

MESURE DE LA NÉCROMASSE AÉRIENNE A L'HECTARE

BIOMASSE ET NÉCROMASSE

La littérature spécialisée présente des résultats de biomasse aussi nombreux que souhaitables. Encore faut-il

que le concept de biomasse soit identique pour tous les auteurs (dans le cas contraire, une définition précise serait utile) et que ce vocable, d'une part, soit qualifié d'actuel si nécessaire et, d'autre part, désigne bien une biomasse dépouillée de tout organe mort.

La littérature scientifique offre peu de résultats de nécromasse présente dans un écosystème au moment de la mesure, bien que, tout comme la biomasse, la nécromasse soit le point de départ de nombreuses chaînes trophiques. Dans le cas de la nécromasse ligneuse actuelle, une présentation des résultats selon un schéma standard devrait être adoptée. Comme base de ce schéma nous proposerions les postes suivants: (a) masse sèche du bois mort au sol lors de la première observation (t_0) et (b) lors de la seconde observation (t_n); (c) masse sèche des individus morts sur pied; (d) masse sèche des organes morts portés par les individus vivants; (e) masse sèche du bois mort tombé annuellement. Ces cinq résultats partiels se révèlent nécessaires pour quantifier la nécromasse présente dans la phytocénose, (c) et (d), pour évaluer les vitesses de production de la matière organique, (a) et (e), et le cycle de la matière morte, (a), (b) et (c).

Le tableau 1 présente les quelques résultats obtenus dans les premiers écosystèmes forestiers à taillis développé qu'on a étudiés dans cette optique en Belgique.

PRODUCTIVITÉ ET MORTALITÉ

Les recherches de production primaire tendent généralement à préciser la valeur de la productivité annuelle nette "PN". Deux méthodes d'investigation sont généralement utilisées:

TABLEAU 1. Nécromasse ligneuse de quelques écosystèmes forestiers de Belgique.

	Bois mort au sol en t_0	Bois mort sur pied			En pourcentage de la biomasse aérienne ligneuse	Bois mort tombé annuellement
		Sur pied mort	Sur pied vivant	Total		
	kg/ha	kg/ha	kg/ha	kg/ha	%	kg/ha/an
<i>Orchimont</i> (Ardenne occidentale)						
Taillis de chênes et bouleaux						
Riche en violettes et stellaires	4 200			4 600	5,9	650
Riche en ronces	5 900			3 300	4,9	630
Riche en canches flexueuses	6 650			3 300	4,9	660
<i>Ferage</i> (haute Famenne)						
Futaie de chênes ^a						
sur	1 141			1 500	0,6	375
Taillis de coudriers		1 050	862	1 912	10,6	225

a. Résultats du Centre national d'écologie générale (CNEG).

Étude par abattage en fin de saison, analyse de dimensions et séparation des organes d'un an de ceux plus âgés

$$PN = T + L_{PN(f)} + L_{PN(b)} + L_{PN(r)} + N_{PN} + Ig_{PN}$$

Des constatations émanent de l'examen de cette équation.

La consommation Ig_{PN} doit se limiter à celle des tissus végétaux produits au cours de la dernière année écoulée.

La fraction de PN livrée aux décomposeurs sous forme de litière, L_{PN} , doit se limiter à celle des tissus végétaux produits dans l'année; elle comprend donc les feuilles — $L_{PN(f)}$ — les inflorescences, fruits, écailles — $L_{PN(r)}$ — les rameaux, le bois et l'écorce produits pendant cette année. La litière L_{PN} ne comporte pas la totalité de la masse des rameaux âgés de plus d'un an, mais bien la portion de cette masse qui correspond à l'accroissement en diamètre de la dernière année écoulée: $L_{PN(b)}$ (fig. 4).

Ces litières, éminemment variables au cours des ans, s'étudient et se mesurent au long de plusieurs années afin d'obtenir une valeur de litière annuelle moyenne (courante).

Si la période d'observation pendant laquelle s'est développée la production est suffisamment courte (5 ans au maximum), la relation qui lie la vitesse de chute du bois mort et la mortalité du bois vivant, si elle est un équilibre vrai, amène à considérer que les litières de bois mort L_{B0} et $L_{PN(b)}$ sont nulles pendant la période d'observation et que seule tombe la nécromasse ligneuse de N_0 ; L_{N0} . La formule devient alors:

$$PN = T + L_{PN(f)} + L_{PN(r)} + N_{PN} + Ig_{PN}$$

Cela implique qu'il faut évaluer N_{PN} , masse des organes et tissus morts produits au cours de la dernière année et demeurés au sein de la population, c'est-à-dire non tombés sous forme de litière. Cette quantité N_{PN} (fig. 4) devrait donc être étudiée lors de l'abattage des individus, parallèlement à la mesure de T.

Le bois mort présent sur les individus vivants peut être groupé en deux classes, selon le diamètre: diamètre $> d$, rameaux morts de diamètre supérieur au diamètre maximal d des nouveaux rameaux de bois vivant produit pendant $t_n - t_0$; diamètre $\leq d$, rameaux morts de diamètre inférieur ou égal à cette norme.

Si l'on suppose maintenant une période de production longue, on peut penser que tous les bois morts de diamètre inférieur à la norme définie ont été produits pendant ce temps et, dès lors, en première analyse, que leur nécromasse constitue le poste N_{PN} ; cette quantité N_{PN} divisée par $t_n - t_0$ est une approximation d'une mortalité moyenne annuelle. Un coefficient correctif permettrait de passer de cette mortalité à une productivité moyenne annuelle courante¹.

Mais si l'on poursuit le raisonnement, et si l'on suppose que la relation qui lie la vitesse de chute du bois mort et la mortalité du bois vivant est une relation d'égalité tant qualitative que quantitative, cette morta-

lité moyenne annuelle pourrait se mesurer au niveau de la litière recueillie dans les trappes. Le poids sec du bois mort tombé de diamètre inférieur ou égal à d peut être divisé par $t_n - t_0$. La formule deviendrait alors:

$$PN = T + L_{PN(f)} + L_{PN(r)} + L_{PN(b \text{ de } \varnothing \leq d)} + Ig_{PN}$$

dans laquelle $L_{PN(b \text{ de } \varnothing \leq d)}$ serait le poids sec du bois mort tombé pendant la période de production étudiée ($t_n - t_0$), bois mort de $\varnothing \leq d$ divisé par $t_n - t_0$.

Dans le cas de forêts caducifoliées le poste T sera constitué intégralement par du matériel ligneux. Cette production ligneuse T s'obtient à partir de la biomasse actuelle, par mesure et calcul du pourcentage d'accroissement produit pendant les 5 ou les 10 dernières années écoulées (production courante), c'est-à-dire entre t_0 et t_n . La productivité correspondante ainsi obtenue est une productivité courante apparente nette². En tenant compte de la nécromasse perdue (consommée ou tombée) et de celle présente au moment de la mesure, on obtiendrait une productivité courante nette.

Pour s'approcher de la valeur de la productivité courante nette, Duvigneaud et Ambroise augmentent la productivité courante apparente nette de la masse totale de bois mort tombée annuellement. Whittaker (communication orale, voir ce volume) tient compte des branches tombées annuellement ainsi que des troncs morts sur pied ou tombés au sol.

Méthode des inventaires successifs

On utilise la formule:

$$PN = \Delta B + (L_{B0} + L_{PN}) + (Ig_{B0} + Ig_{PN}) + N_{PN} + N_{B0}$$

dans laquelle

$\Delta B = B_n - B_0$, c'est-à-dire que, de la biomasse mesurée lors de la seconde observation, on soustrait la biomasse mesurée lors de la première observation;

L_{B0} = litière de B_0 et L_{PN} = litière de PN;

Ig_{B0} = consommation des phytophages de B_0 et Ig_{PN} celle de PN;

N_{PN} = nécromasse de PN demeurée en place (\varnothing inférieur à d , voir texte);

N_{B0} = nécromasse de B_0 demeurée en place.

Cette formule peut être simplifiée dans la pratique ($PN = \Delta B + L_{totale}$)³ ou, au contraire, rendue plus complète, par l'importation et l'exportation. Ainsi, selon la méthode rapportée par Husch, l'accrétion en volume A peut être obtenue comme suit:

$$A = V_2 - V_1 + M + Y + I \text{ dans laquelle}$$

2. Nous qualifierions d'apparente la productivité correspondant à la biomasse actuelle.

3. Sans tenir compte de l'ingestion des phytophages, l'équation devient: $PN = \Delta B + L_{B0} + L_{PN} + N_{B0} + N_{PN}$. Dans le cas d'une phytocénose bien stabilisée où la mortalité égale la vitesse de chute de la nécromasse ligneuse, $L_{N0} = N_{PN} + N_{B0}$ et, partant, $PN = \Delta B + L_{B0} + L_{N0} + L_{PN}$, la somme des 3 derniers termes correspond à la litière totale.

1. Coefficient de rapport du poids du bois mort au poids du bois vivant.

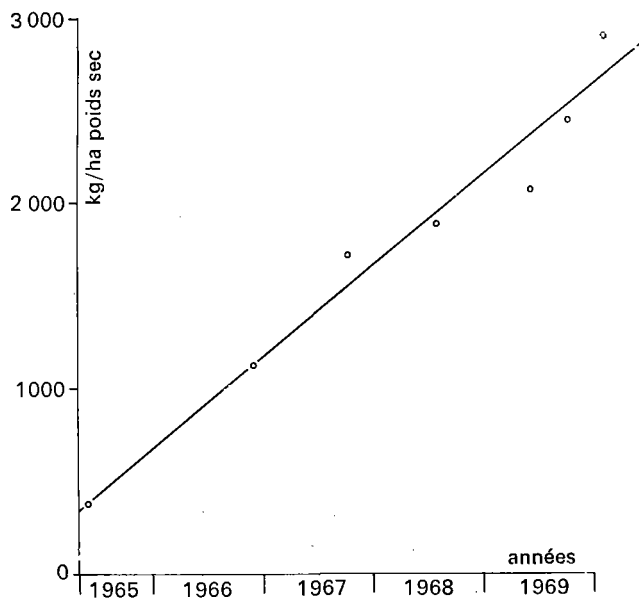


FIG. 5. Courbe cumulative des nécromasses ligneuses recueillies au niveau du sol au cours de cinq années, dans la chênaie à coudriers de Ferage. Résultats du CNEG.

- V_2 = volume en fin de période de croissance
- V_1 = volume au début de la période de croissance
- M = volume mort non utilisé par l'homme
- Y = volume coupé et emporté par l'homme
- I = volume des arbres nouvellement développés dans la phytocénose

ce qui correspond au volume de la production courante annuelle nette d'une forêt exploitée par l'homme.

La mortalité ligneuse semble difficile à prédire dans le cas des populations très jeunes ou très âgées; la difficulté est moindre dans le cas des populations d'âge moyen (Möller, Muller et Nielsen, 1954) mieux équilibrées.

La mortalité peut être soudaine ou graduelle. Pour une même espèce, le phénomène semble régulier. Ainsi, dans le cas du hêtre, l'accroissement annuel cesse à la base de la branche pendant quelque 5 années, puis une zone d'abscission se forme durant 4 à 9 ans (Gelinsky, 1933, cité par Möller, Muller, Nielsen, 1954). Dans les chênaies, les récoltes de litière de nécromasse ligneuse comprennent un très grand nombre de rameaux jeunes et courts provenant d'un autoélagage régulier.

Un problème complexe subsiste à ce niveau: il porte sur la mortalité du bois (vitesse de passage de l'état vivant à l'état mort) et sur le décalage temporel entre la mort et l'élagage naturel (attente sur place) du bois mort.

Actuellement, seule la vitesse de chute du bois mort peut être précisée (fig. 5; la vitesse est le coefficient angulaire de la droite). Il semble que ce phénomène soit plus marqué en automne, mais il n'est pas cyclique et dépend principalement des conditions climatiques. Des mesures fréquentes, réparties au cours de plusieurs années,

peuvent témoigner d'une certaine régularité (fig. 5) ou d'une variation très importante (Möller, Muller et Nielsen, 1954). Remarquons que la relation d'équilibre qui lie la vitesse de chute du bois mort et la mortalité du bois vivant permet de penser qu'il est possible de quantifier toute mortalité par le biais de la vitesse de chute de la nécromasse ligneuse correspondante.

ANALYSES DE DIMENSIONS

BIOMASSE ET NÉCROMASSE

Les relations liant la biomasse ligneuse sèche des individus d'une communauté forestière et leur DBH, ou toute autre relation du même type, sont fréquemment illustrées dans la littérature spécialisée, tant pour les arbres des futaies que pour les brins d'un taillis.

Les abaques de nécromasse précisant la relation qui lie le poids sec des individus morts sur pied et leur DBH sont moins communes. Ces relations semblent difficiles à établir dès l'abord pour de vieux et grands arbres; il paraît plus aisé d'aborder la question par l'étude de jeunes brins (fig. 6).

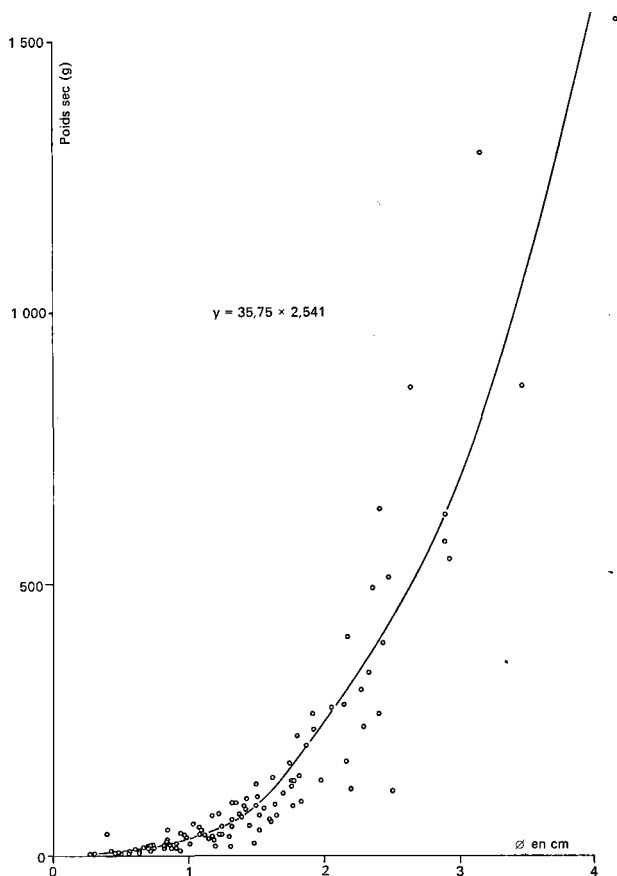


FIG. 6. Relation entre le poids sec actuel des brins (bois + écorce) de *Corylus avellana* L. morts sur pied et leur circonférence à 15 cm, dans la chênaie à coudriers de Ferage (haute Famenne).

En utilisant comme variable indépendante D (diamètre), H (hauteur), D²H, biomasse sèche, nous n'avons pas trouvé de relation graphique valable liant la nécromasse ligneuse sèche des individus vivants (brins) et une de leurs dimensions, malgré un échantillonnage important.

PRODUCTIVITÉ ET MORTALITÉ

Les abaques de productivité ligneuse sèche d'individus (arbres et brins) et leur DBH sont fréquents.

A défaut d'abaques de mortalité, il existe quelques graphiques de vitesse de chute de la nécromasse ligneuse (fig. 5).

Summary

Primary productivity of simple coppice systems and the concept of "necromass" (P. Kestemont)

This study of primary production deals with a forest régime which has not as yet received much attention in Western Europe—the simple coppice system.

The first results presented relate to old coppice systems of oak (*Quercus robur* L.) and birch (*Betula pendula* Roth) (20 to 25 years of age) in the western Ardennes in Belgium.

Detailed biomass and productivity measurements have allowed of the plotting of precise graphic relations and the expression of these values per hectare.

The graphic relations obtained turn out to be valid for the species studied in all instances in the same region, whatever the station ecological characteristics (Figs. 2 and 3).

The above-ground dry biomass of these populations reaches 75 tons per hectare. Annual above-ground productivity amounts to 9.49 tons per hectare (with the dead wood). The relative ligneous above-ground productivity reaches 7.8 per cent.

These initial researches on primary production revealed a lack of precision in certain concepts and the related techniques.

Hence the introduction of the concept of "necromass" as the mass of dead matter from one or more organisms present on a given surface. This concept and its measurement come in several lines in the studies of primary production (Fig. 4) and of energy flow through the various trophic levels. Measurement of above-ground necromass per hectare and analyses of dimensions relating to these ligneous necromasses are considered (Fig. 5 and 6).

Bibliographie / Bibliography

- AMBROES, P. 1969. Recherches sur l'écosystème forêt. Série B. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Contribution n° 27. La biomasse aérienne de la strate arborescente. *Bull. Soc. bot. Belg.*, n° 102, p. 325-338.
- ANDERSON, F. 1970. Ecological studies in a Scanian woodland and meadow area, southern Sweden. II. Plant biomass. Primary production and turnover of organic matter. *Bot. Notiser*, vol. 123, p. 8-51.
- DELVAUX, J.; GALOUX, A. 1962. *Les territoires écologiques du Sud-Est belge*. Bruxelles, Centre national d'écologie générale. (Travaux hors série. Études écologiques régionales.)
- DUVIGNEAUD, P. 1967. La productivité primaire des écosystèmes terrestres. Dans: LAMOTTE; BOURLIÈRE (éd.). *Problèmes de productivité biologique*, p. 37-92. Paris, Masson.
- FORD, E. D.; NEWBOULD, P. J. 1970. Stand structure and dry weight production through the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) coppice cycle. *J. Ecol.*, vol. 58/1 p. 275-97.
- HUSCH, B. 1963. *Forest mensuration and statistics*. New York, Ronald Press. 474 p.
- KIRA, T.; SHIDEI, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems in the Western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, vol. 17/2, p. 70-87.
- MINA, V. N. 1955. Krugovorot azota i zol'nykh elementov v dubravakh lesostepi [Cycle of nitrogen and ashly elements in oak forests of the forest steppe]. *Pochvovedenie* n° 6, p. 32-44. (En russe.)
- MÖLLER, C. M.; MULLER, D.; NIELSEN, J. 1954. Loss of branches in European beech. *Forstl. Forsøksv. Danm.*, vol. 11, p. 253-271.
- MONSI, M.; SAEKI, T. 1953. Über den Lichtenfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, n° 14, p. 22-52.
- NEWBOULD, P. J. 1967. *Methods for estimating the primary production of forests*. Oxford and Edinburgh, Blackwell. 62 p. (International Biological Programme Handbook no. 2.)
- WHITTAKER, R. H.; WOODWELL, G. M. 1969. Structure, production, and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. *J. Ecol.*, vol. 57, p. 155-174.

Methods and preliminary results of estimation of biomass and primary production in a south Swedish mixed deciduous woodland

F. Andersson
Department of Plant Ecology
Ö. Vallgatan 14, S-223 61, Lund, Sweden

CONTENTS

Introduction
Description of locality
Investigation model
Methods
Computation
Results
Résumé
Bibliography / Bibliographie

INTRODUCTION

In the PT-project on "Productivity of the south Swedish deciduous woodland ecosystems", investigations of biomass, yearly production and turn-over of organic matter in relation to mineral cycling and energy flow are performed on the following subjects:

1. Comparison between mixed deciduous woodland and meadow ecosystems.
2. Comparison between beech forest ecosystems on brown forest soil and podsol.
3. Studies on vegetation and soil changes when beech forest is replaced by planted spruce forest.

The methodological studies for the estimation of biomass and primary production have been mainly connected with subject (1). This paper reviews the methods applied and gives preliminary results of these investigations.

DESCRIPTION OF LOCALITY

Investigation subject no. 1, Linnebjerg, is situated 7 km, ENE. of Lund in the southernmost part of Sweden within a Silurian slate area. The soil is a moraine of heavy clay and the soil type is a brown earth with mull (pH(H₂O) 4.3; percentage exchangeable metallic cations 11-32).

A mixed deciduous woodland vegetation dominated by *Quercus robur* (dominant tree species) and *Corylus avellana* (cf. stand data in Table 1(A)) occupies the greater part of the area, with scattered remnants of moist meadows. The stand is of uneven age and has a structural differentiation into overstorey, understorey and shrub layers. *Tilia cordata* appears as a codominant species in the overstorey layer. In the understorey layer, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata* and *Ulmus glabra* are found. The field layer shows seasonal aspects charac-

terized by *Anemone nemorosa*, *Convallaria majalis* and *Oxalis acetosella*. (cf. further F. Andersson 1969).

INVESTIGATION MODEL

The estimation of biomass and primary production forms part of the determination of the distribution of the organic matter in the ecosystem, which is necessary for an analysis of the functioning of the ecosystem. Consequently, a model designed for this type of investigation will include not only the above- and below-ground biomass, but also other organic fractions such as litter and humus.

The model of the present studies (Fig. 1) was designed with respect to the structure of the investigated woodland and the fractioning necessary for obtaining information on the yearly production of organic matter. As a guide-line in this work, Method 2 of the IBP Handbook no. 2 (Newbould 1967) was accepted, that is: estimate of biomass once at the end of the growing season with subsequent stem analysis, separation of plant matter into current year organs and older parts which, taken together, give the apparent production (B_{2N}). The net primary production (P_N) is estimated when consumed parts (G) and losses by death and shedding (L) are added. Thus: $P_N = B_{2N} + L + G$.

METHODS

Four basic steps can be distinguished in the estimation procedure:

1. Stand analysis, non-destructive measurements;
2. Destructive measurements of sample trees in order to obtain regressions between non-destructive parameters; e. g., diameter and weight of various fractions of the biomass;
3. Measurement of litter fall;
4. Calculation of stand biomass and production by means of non-destructive parameters and the regressions found.

FIELD SAMPLING PROCEDURE

Sample trees were chosen according to the size-class distribution of the stand table. Usually, ten trees and fifteen shrubs of the dominant and codominant species were analysed. Height and diameter were the parameters recorded during the stand analysis.

Sample trees and shrubs were felled and the length was recorded from base to tip. The limit between above-ground (shoot) and below-ground (root) parts was taken as the lower "epiphyte-limit" (where epiphytes cease to grow). Heights and diameters of the stump were recorded. Branches were taken off one by one and the distance above the "epiphyte-limit", basal diameter and age (discs were sampled from every branch) were re-

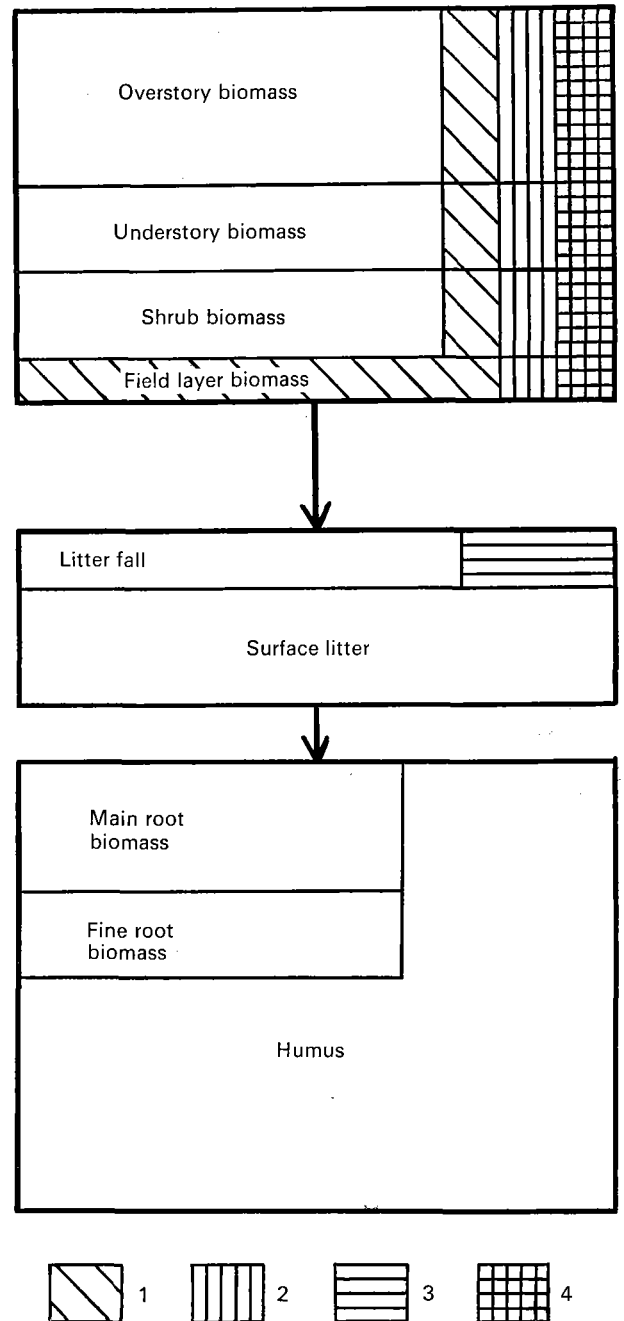


FIG. 1. Investigation model of the distribution of organic matter in a mixed deciduous woodland ecosystem. For the estimation of above-ground plant biomass and yearly production the following fractions are used:

1. Apparent growth increment $-B_{2N}$;
2. Plant losses by consumers $-G$;
3. Plant losses by death and shedding $-L$;
4. Attached dead material, not included in the plant biomass.

corded. Sample branches from upper, middle and lower portions of the crown were selected (at least five branches for each tree). The sample branches were treated as above and, in addition, the number of current twigs with leaves, the number of fruits, the fresh weight of: (a) living sample branches, (b) current twigs with leaves, and (c) dead material were recorded.

Subsamples of living and dead woody material with different diameters were taken for drying to constant weight at 85°C.

Twig samples were taken for determination of twig properties. These samples were taken in upper, middle and lower portions of the crown. If the material could not be treated immediately after arrival at the laboratory, it was wrapped in polyethylene bags and stored in a refrigerator.

After the branches were removed, the stem was sectioned into logs 250 cm long (always more than 8 logs per tree). Diameters in two directions were calipered over bark at the base, middle and top. Diameter at breast height (DBH) was measured in the same way as log diameter. Discs of 10 cm were taken from the lower end of each log. The bark was peeled off and diameters were measured again in the same directions and places as over bark measurements. If possible, the fresh weight was determined for each log. Fresh weights of discs and bark were also determined.

Woody species less than 2 m high were clipped and treated for a direct determination of biomass and production.

Roots of trees and shrubs were sampled down to 0.5 cm diameter, corresponding to the main root biomass. Finer roots or roots having a diameter less than 0.5 cm, including tree and shrub roots and the below-ground organs of the field layer, were sampled in pits 50 × 50 × 60 cm giving the fine root biomass.

The above-ground biomass of the field layer was sampled on three occasions corresponding to the maximal development of the seasonal aspects. Production figures were obtained as differences in biomass.

The litter fall was collected in 16 litter traps (50 × 50 × 30 cm; sides made of wooden boards with a nylon net bottom; bottom placed 20 cm above the ground surface) arranged in a systematic way in the sample area.

Random samples of surface litter were taken twice a year, before and after the shedding of the leaves, in 16 quadrats 50 × 50 cm. Coarser fractions in the form of branches were sampled on larger areas once a year.

LABORATORY PROCEDURE

Subsamples of branches, discs and bark or other fractions were dried at 37°C. Final dry weight at 85°C was determined on further subsamples. Before the drying of discs, they were subject to annual-ring analysis for growth on 4 radii over 5- or 10-year periods and age determinations. Twig samples were treated for determination of total dry weight, number of leaves per twig,

weight of blades, petioles and the rest of the current twig. Leaf area and consumed area were measured with a planimeter.

COMPUTATION

ABOVE-GROUND BIOMASS

Volume of logs: by means of the end diameters (D_1 and D_2) over and under bark and the length of the logs, the log volumes were calculated as follows:

$$V = D_m^2 \times \pi \times l/2$$

where V = volume in cm³,

D_m = mean diameter in cm according to the formula

$$D_m = \frac{D_1^2 + D_2^2}{2}$$

and l = length of log in cm

The following log fractions were calculated: log volume (L_V)—wood volume (W_V) = bark volume (B_V).

Mass of logs: when fresh weights of logs and discs were available, the dry weights of log, wood and bark were obtained in the following way:

1. Calculate the quotient fresh weight/dry weight (k) of the discs;
2. Calculate log dry weight (L_G) as $L_G = \text{log fresh weight}/k$;
3. Calculate wood dry weight (W_G) as $W_G = \text{log dry weight } (L_G) \times \text{wood volume } (W_V)/\text{log volume } (L_V)$;
4. Calculate bark dry weight (B_G) as $B_G = \text{log dry weight } (L_G) \times \text{bark volume } (B_V)/\text{log volume } (L_V)$, or $B_G = L_G - W_G$.

Corrections of the bark and stem weights were necessary owing to differences in their densities. Moreover, the furrows of the bark were included in the determination of the bark volume, which affects the value of the density. The necessary corrections have been done according to Whittaker and Woodwell (1968, p. 3).

When total fresh weights of logs were net determined, the weights were obtained by multiplying the calculated log volume by the wood and bark densities. All volumes and weights for logs were summed to calculate the whole stem value.

Mass of branches: from regressions giving the relation between the basal diameter and the dry branch weight of the sample branches, the mass of all branches could be obtained. The allometric equation of the type $y = ax^b$ corresponding to $\log y = B \log x + A$ was used. End diameters of all branches of the sample trees were measured and, for the calculated regressions, estimates of corresponding branch mass were obtained. These were summed to make up weights of all living branch wood and bark, current twigs with leaves and fruits of a sample tree or shrub.

ABOVE-GROUND PRODUCTION

Log wood production was calculated using the results of the annual-ring analysis, according to the formula assuming linear growth: $\Delta W_V = W_V - W_V'/n$, where

W_V is the volume at the time of leaf fall and W_V' , the volume n years earlier. Obtained volumes were transformed to weights by multiplication with the wood density.

Log bark production was calculated from the regres-

TABLE 1. Mean dimensional relations of sample trees and shrubs in Linnebjerg Wood. Weight figures at 85° C

	<i>Quercus robur</i>	<i>Sorb. auc. + Tilia cord.</i>	<i>Corylus avellana</i>
A. Mean shoot relations:			
Numbers of shoots investigated	11	6	18
Diameter at breast height (cm)	43.5	14.1	4.7
Height (m)	19.7	12.0	6.8
Age (years)	149	42	21
Biomass (dry kg)	987.8	112.1	2.67
Net production (dry kg/yr)	42.6	11.9	0.55
Bark thickness (mm)	16.4	5.0	2.6
Wood radial increment (mm/yr)	1.59	2.90	1.20
B. Volume (cm³):			
Parabolic volume estimate	1 235 000	151 600	12 600
True stem volume	1 490 000	175 900	18 800
Wood volume	1 259 000	146 500	16 000
Estimated volume increment	19 500	5 300	770
True volume increment	24 200	6 800	930
C. Shoot dry weight distribution, percentage in:			
Stem wood	64.6	59.2	53.4
Stem bark	7.3	11.7	11.4
Branch wood and bark	25.7	25.4	28.2
Current twigs and leaves	2.4	3.7	6.0
Fruits	—	—	1.0
D. Root/shoot relations:			
Number of stumps investigated	2	2	—
Mean root system dry weight (kg)	151.3	42.2	—
Mean root/stem ratio	0.20	0.19	—
Ratio in large tree	0.16	0.17	—
Ratio in small tree	0.24	0.21	—
Mean biomass percentage in:			
Stem	62.2	85.5	—
Branches	22.2		
Root crown and roots	15.6	14.5	—
E. Above-ground net production distribution, percentage dry weight in:			
Stem wood	28.5	30.5	26.0
Stem bark	1.9		
Branch wood and bark	21.2	35.0	28.3
Current twigs and leaves	48.4	34.5	45.7
F. Interrelations			
Biomass accumulation ratio (biomass/production)	23.2	9.4	4.9
Basal area increment/basal area (per cent)	1.59	10.40	21.14
Shoot net production/leaf dry weight	3.08	5.48	2.12
Shoot net production/leaf area (g/m ²)	113	164	158
Leaf area (m ²)	378.18	72.64	1.59
Leaf area index for all species		5.40	

sions log diameter/bark thickness and log age/bark thickness (Whittaker 1961). Results calculated as volumes were transformed to weights using the bark density.

Branch wood production was calculated from branch weight, branch age and b : the growth regression of branch diameter/branch weight. Thus, the branch growth (Δy) was calculated: $\Delta y = by/x$, where y = branch weight, b = growth exponent and x = branch age.

Production of branch bark was ignored. Production of current twigs and leaves was obtained from the regression branch diameter/weight of current twigs and leaves also including fruits.

APPLICATION TO STAND

The treated calculation gave values of volume, biomass and weights of various tree and shrub fractions. These were summed to give values for the whole tree or shrub. New regressions were then calculated for diameter (D) and height (H) expressed as D^2H and whole shoot data. The non-destructive parameters from the stand analysis were then applied on these new regressions, giving the stand biomass and production. According to the investigation model, data on production and biomass of the field layer, litter fall and clipping of shrubs and seedlings must also be added to those of trees and shrubs to give the total stand biomass and production.

RESULTS

BIOMASS AND PRODUCTION

The results are presented according to Whittaker and Woodwell (1968). All details given in the tables (1-4) are not discussed in this context and for further explanatory comments, the reader is therefore referred to the paper cited.

The stem wood biomass decreases and the stem bark biomass increases with decrease in size of the plant, from tree to shrub forms, and also within species, Table 1 (C). An increase of branch wood and bark biomass as well as an increase of current twigs and leaves was found. This is in accordance with earlier facts reported *inter alia* by Ovington (1962, 1965) and Whittaker and Woodwell (1968).

The table on the percentage distribution of the above-ground production, Table 1 (E), shows that *Quercus robur* had half the production in current twigs and leaves, a third as stem wood and bark production and a fifth in branch wood and bark production. The suppressed *Sorbus aucuparia* and *Tilia cordata* had an equal distribution with a third for each fraction mentioned. Compared with *Quercus robur* the dominating shrub *Corylus avellana* had a higher production of branch wood and bark and similar figures for the production of current twigs and leaves.

REGRESSIONS

The calculated regressions of various fractions and of the whole shoot for five species and all species together are given in Table 3. Only weight measurements have been treated in the allometric equation. The results obtained from calculations on various bases were tested and the D^2H gave the best result (Kira *et al.*, 1967).

When the biomass and production values were treated for all species together, a better fit to the regression line was obtained in most cases. This applies in particular to the total shoot production. The final calculation of the stand biomass and production have been based upon the common regressions of all species.

STAND BIOMASS AND PRODUCTION

With reference to the stand analysis of an area of 0.16 ha, the above-ground biomass of the woodland was

TABLE 2. Twig and leaf data from sample trees and shrubs in Linnebjerg Wood

	<i>Quercus robur</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>Sorbus aucup.</i> ¹	<i>Corylus avellana</i>
Current twigs with leaves:				
Dry weight, twig with leaves (g)	9.132	5.728	9.795	6.436
Percentage in twig	31.1	18.3	17.6	13.2
Percentage in petiole	2.0	6.7	17.6	2.7
Percentage in blade	66.9	75.0	65.8	84.1
Insect damage (percentage of blade)	7.8	5.9	<1.0	14.6
Number of leaves/twig	7.7	4.4	2.7	4.8
Leaf blade area per leaf (cm ²)	22.53	20.45	96.04	47.99
Blade dry weight/area (mg/cm ²)	3.57	4.95	3.00	7.37

1. For *Sorbus aucuparia*: 2.7 composite leaves per twig with 14.0 leaflets per leaf. Weight correction for consumption is not entered.

TABLE 3. Regressions of shoot dimensions on D^2H (D , diameter, H , height) for trees and shrubs in Linnebjerg Wood

	<i>Quercus robur</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Tilia + Sorbus</i>	<i>Corylus avellana</i>	All species
A. Shoot regressions $\log_{10} D^2H$ ($\text{cm}^2 \cdot \text{m}$) (x) on:						
<i>Biomass</i>						
Log, total above-ground biomass dry weight (kg) (y)						
<i>A</i>	-0.4520	-1.4679	-1.2859	-1.1969	-1.4575	-1.3965
<i>B</i>	0.7554	0.9596	0.9507	0.8997	1.0027	0.9646
<i>r</i>	0.934	0.994	1.000	0.994	0.995	0.999
Log, stem biomass dry weight (kg)						
<i>A</i>	-0.6682	-1.7051	-1.4034	-1.5038	-1.4239	—
<i>B</i>	0.7716	0.9906	0.9149	0.9404	0.9376	—
<i>r</i>	0.900	0.994	0.999	0.889	0.996	—
Log, stem wood biomass dry weight (kg)						
<i>A</i>	-0.8358	—	—	—	-1.6120	—
<i>B</i>	0.7981	—	—	—	0.9666	—
<i>r</i>	0.904	—	—	—	0.987	—
Log, stem bark biomass dry weight (kg)						
<i>A</i>	-0.6020	—	—	—	-1.9311	—
<i>B</i>	0.5394	—	—	—	0.8577	—
<i>r</i>	0.834	—	—	—	0.972	—
Log, branch wood and bark biomass dry weight (kg)						
<i>A</i>	-1.3573	-3.1067	-3.0051	-2.3857	-3.0121	—
<i>B</i>	0.8240	0.9252	1.3005	1.0580	1.3550	—
<i>r</i>	0.801	0.987	0.998	0.976	0.821	—
<i>Production</i>						
Log, total above-ground production, dry weight (kg/year)						
<i>A</i>	-1.2982	-1.7980	-0.7884	-1.0342	-1.7666	-1.5852
<i>B</i>	0.6422	0.8180	0.5511	0.5878	0.8175	0.7197
<i>r</i>	0.853	0.977	0.975	0.904	0.987	0.990
Log, stem wood production (kg/year)						
<i>A</i>	-1.0271	-3.2608	-2.6464	-1.8961	-1.8199	—
<i>B</i>	0.4624	1.0261	1.0345	0.8525	0.6309	—
<i>r</i>	0.680	0.954	0.787	0.779	0.986	—
Log, stem bark production (kg/year)						
<i>A</i>	-3.3087	—	—	—	—	—
<i>B</i>	0.6998	—	—	—	—	—
<i>r</i>	0.879	—	—	—	—	—
Log, branch wood and bark production (kg/year)						
<i>A</i>	-2.8932	-2.5270	-2.5167	-2.4151	-2.7418	—
<i>B</i>	0.8428	0.8546	0.8971	0.8409	0.9459	—
<i>r</i>	0.763	0.930	0.983	0.983	0.979	—
Log, current twig and leaf production (kg/year)						
<i>A</i>	-1.8104	-1.6785	-0.6534	-0.6431	-2.3767	—
<i>B</i>	0.6836	0.5819	0.4382	0.3490	0.8936	—
<i>r</i>	0.826	0.928	0.998	0.694	0.997	—
B. Branch regressions \log_{10} cm (x) on:						
Log, branch wood and bark dry weight (kg) (y)						
<i>A</i>	1.4840	1.2934	1.8631	1.4752	1.4557	—
<i>B</i>	2.6591	3.1403	2.2181	2.8117	2.9720	—
<i>r</i>	0.960	0.982	0.853	0.934	0.971	—
Log current twig and leaves dry weight (kg)						
<i>A</i>	1.1581	1.7835	0.9004	1.2546	1.4235	—
<i>B</i>	1.9952	0.4050	2.1035	1.5187	1.9924	—
<i>r</i>	0.900	0.869	0.836	0.643	0.930	—

TABLE 4. Plant biomass and production in a mixed deciduous woodland ecosystem, Linnebjerg Wood (10³ kg/ha) ¹

	Biomass	Production		Biomass	Production
Shoot:			Root:		
Overstorey trees			Fraction >0.5 cm dia.—		
<i>Quercus robur</i>	167.6	6.6	Main root-biomass		
Understorey trees	119	1.4	<i>Quercus robur</i>	20.6	
<i>Prunus avium</i>			Understorey trees	1.7	
<i>Sorbus aucuparia</i>			<i>Corylus avellana</i>	2.9	
<i>Tilia cordata</i>			Fraction <0.5 cm dia.—		
<i>Ulmus glabra</i>			Fine root-biomass		
Shrubs			Trees and shrubs	5.2	
<i>Corylus avellana</i>	20.7	3.2	Field layer	3.1	
Field layer	0.9	0.9		<hr/>	<hr/>
Plant losses by death				34	2
and shedding (<i>L</i>)	—	0.7	TOTAL	235	15
Plant losses by consumers (<i>G</i>)	—	0.2		<hr/>	<hr/>
	201	13			

1. Figures for root biomass and root production are hypothetical estimates from two *Quercus* and two *Tilia* stumps, which have been dug out. Values for *Corylus* are taken in proportion to *Tilia* due to similar root distribution. Stand biomass of fine roots sampled in pits (50 × 50 × 60 cm). Further data on roots have been collected.

Root production calculated on the assumption that the relation biomass/production is the same above as below ground.

estimated as 200 t/ha and the below-ground biomass as 35 t/ha. The corresponding figures for the estimation of production were 13 t/ha and 2 t/ha respectively.

Until now the errors involved in the estimation procedure have only been calculated approximately. Using estimates of the relative error, both the determination of biomass and yearly production had a total error of

±9 per cent at the 95 per cent confidence limit. This may be regarded as high for the biomass estimation and low for the production figures.

The results given must be considered as preliminary until a recalculation is made. Moreover, representative results require a calculation on a larger stand area, owing to the complex type of woodland.

Résumé

Méthodes et résultats préliminaires de l'estimation de la biomasse et de la productivité primaire dans une forêt caducifoliée mélangée du sud de la Suède (F. Andersson)

Cette communication passe en revue les méthodes et résultats préliminaires des recherches sur la phytomasse et la productivité d'une forêt caducifoliée du sud de la Suède.

Cette forêt unéquiennne est à dominance de *Quercus robur* (149 ans) sur taillis de *Corylus avellana* (21 ans) et codominance de *Tilia cordata* (42 ans); la strate au sol montre des aspects saisonniers à *Anemone nemorosa*, *Convallaria majalis* et *Oxalis acetosella*.

Les techniques de terrain et de laboratoire, ainsi que les computations qui leur ont été appliquées, sont décrites en détail, et les résultats en sont détaillés tableaux 1 et 2.

Les figures de biomasse et de productivité s'expriment le mieux dans l'équation allométrique basée sur D²H, et les meilleurs résultats furent obtenus lorsque les arbres échantillons de toutes les espèces furent traités ensemble en une seule régression (tableau 3).

La phytomasse totale a été estimée à 235 t/ha, dont 200 t/ha pour la biomasse au-dessus du sol (détails tableau 4). La productivité annuelle est estimée à 15 t/ha/an, 13 tonnes au-dessus du sol et 2 tonnes en dessous du sol. Il convient de remarquer que *Quercus robur* présente la moitié de sa productivité dans les feuilles et rameaux de l'année, un tiers dans le bois et l'écorce des troncs, un cinquième dans le bois et l'écorce des branches.

Bibliography / Bibliographie

- ANDERSSON, F. 1969. Ecological studies in a Scanian woodland and meadow area, Southern Sweden. I. General description, vegetation, soil and soilwater conditions. *Opera Botanica*, Lund. (In press.)
- KIRA, T.; SHIDEI, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, vol. 17, p. 70-87.
- NEWBOULD, P. J. 1967. *Methods for estimating the primary production of forests*. Oxford and Edinburgh, Blackwell. 62 p. (International Biological Programme Handlook no. 2.)
- OVINTON, J. D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Adv. ecol. Res.*, vol. 1, p. 103-92.
- . 1965. Organic production, turnover and mineral cycling in woodlands. *Biol. Rev.*, vol. 40, p. 295-336.
- WHITTAKER, R. H. 1961. Estimation of net primary production of forest and shrub communities. *Ecology*, vol. 42, p. 177-80.
- ; WOODWELL, G. M. 1968. Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven forest, New York, *Ecology*, vol. 56, p. 1-25.

Productivité primaire des forêts tempérées caducifoliées en Europe orientale (Tchécoslovaquie, Bulgarie, Hongrie)

V. Biskupsky
Institut de recherches forestières,
Vyskumny ustav lesneko hospodarstva,
Bratislava, Michalska 24/II (Tchécoslovaquie)

L'établissement de résultats de productivité des écosystèmes forestiers des pays d'Europe orientale n'est pas un problème tellement difficile, à condition que les pays en question disposent des données de leurs inventaires forestiers, lesquels sont habituellement établis tous les dix ans. Mais lorsqu'il s'agit d'obtenir un certain degré de précision, le problème devient très difficile, sinon insurmontable parce que les données courantes utilisées en économie forestière n'atteignent pas un degré de précision suffisant. Il faut alors que le scientifique effectue de nouvelles mesures, sur des parcelles expérimentales, pour obtenir, de manière systématique, les données nécessaires qui pourront être extrapolées pour l'étude des processus de production de la matière organique dans l'écosystème forêt.

Le présent texte, qui étudie la productivité des feuillus, se base sur des données pratiques qui ont été élaborées pour les besoins de l'économie forestière ou de la statistique.

Les inventaires forestiers des pays d'Europe orientale ne sont pas tous basés sur une méthode identique et n'ont pas été levés en même temps. Dans quelques pays, l'inventaire forestier est très complet et suffisamment minutieux pour affronter le jugement critique du spécialiste; dans d'autres pays, l'inventaire forestier est à peine ébauché.

En Tchécoslovaquie, l'inventaire des forêts est très avancé. Le premier inventaire a été effectué pendant la période 1949-1953 et est appelé "Inventaire 1950". Les résultats les plus détaillés actuellement disponibles ont été publiés en 1956 et concernent surtout la Slovaquie. Le second inventaire, réalisé au cours des années soixante, a également été publié, mais il constitue plus ou moins une révision de l'inventaire de 1950. Le troisième inventaire est en voie d'élaboration et sera publié en 1971. Il sera plus détaillé que celui de 1950.

Outre les données sur les biomasses de bois, les surfaces reboisées et la qualité du bois, l'inventaire portera

également sur les moyens techniques, les traitements économiques, les cours d'eau, les réseaux de transport, les dommages causés par les éléments abiotiques et biotiques, les quantités de fruits forestiers, de champignons, etc.

Cet inventaire n'a pas pour but essentiel de déterminer la biomasse totale, mais il peut servir de point de départ pour l'établissement du bilan de la matière organique dans les forêts tchécoslovaques.

Dans l'inventaire, les données sur la masse du bois et la productivité des essences feuillues sont exprimées en mètres cubes de gros bois avec écorce (tableau 1, col. 4). Le gros bois est constitué par le bois des troncs et des branches d'un diamètre supérieur à 7 cm; le reste, le petit bois, est d'un diamètre inférieur à 7 cm. La proportion de petit bois et de gros bois varie selon les essences; c'est pourquoi il n'est pas possible de prendre une valeur moyenne qui permettrait de calculer la quantité de petit bois comprise dans la masse totale avec écorce, pour l'ensemble des écosystèmes forestiers. Il faut la calculer séparément pour chaque espèce. Le tableau 1 donne les résultats pour les essences feuillues de Slovaquie d'après l'inventaire de 1950. C'est ainsi qu'on a pu calculer la biomasse des arbres, écorce comprise (tableau 1, col. 16).

La biomasse des racines, avec écorce, a été calculée à l'aide d'interpolations des données de la table de productivité (Fekete). En utilisant les pourcentages d'écorce (col. 7, 11, 15) trouvés dans la littérature spécialisée, on a obtenu les masses d'écorce du gros bois, du petit bois et des racines (col. 6, 10, 14).

Le tableau 2 donne la biomasse totale des espèces feuillues (feuilles non comprises) pour l'ensemble de la Tchécoslovaquie et est basé sur l'inventaire 1960. Cette biomasse s'élève à 176 819 471 m³; les valeurs utilisées sont des valeurs moyennes, en raison du caractère approximatif de certains coefficients de conversion.

Si l'on estime que la productivité peut être évaluée à

TABLEAU 1. Biomasse, sans feuillage, des espèces feuillues de Slovaquie d'après l'inventaire des forêts de 1950.

Espèce	Surface occupée	Pourcentage de la surface totale des feuillus	Volume du bois fort sur écorce	Volume d'écorce du bois fort	Volume du menu bois sur écorce
	Hectares		m ³	m ³	m ³
<i>Quercus</i>	138 339	18,15	16 521 423 (65) ^a	2 033 408 (8)	5 591 865 (22)
<i>Fagus</i>	450 300	59,09	69 836 660 (65)	9 523 181 (9)	23 278 886 (22)
<i>Carpinus</i>	76 943	10,10	5 130 569 (62)	608 711 (7)	2 087 011 (24)
<i>Acer</i>	14 128	1,85	1 765 728 (64)	193 126 (7)	606 969 (22)
<i>Fraxinus</i>	11 205	1,46	825 835 (64)	90 324 (7)	283 877 (22)
<i>Ulmus</i>	1 710	0,22	183 488 (63)	23 300 (8)	64 075 (22)
<i>Q. cerris</i>	19 721	2,59	2 129 910 (60)	425 982 (12)	887 462 (25)
<i>Robinia</i>	4 046	0,53	83 067 (61)	10 894 (8)	31 320 (23)
<i>Betula</i>	31 470	4,13	966 131 (64)	120 766 (8)	347 203 (23)
<i>Alnus</i>	5 169	0,68	210 579 (64)	26 322 (8)	69 096 (22)
<i>Tilia</i>	1 217	0,16	115 424 (64)	14 106 (8)	40 742 (22)
<i>Populus</i>	251	0,03	8 221 (64)	1 193 (9)	3 050 (23)
<i>Patremula</i>	6 656	0,87	358 402 (63)	45 511 (8)	136 534 (24)
<i>Salix</i>	160	0,02	3 783 (61)	504 (8)	1 576 (25)
Divers feuillus	972	0,12	49 040 (62)	5 537 (7)	18 983 (24)
TOTAL	762 287	100	98 188 250	13 122 865	33 448 649

a. Entre parenthèses, volume exprimé en pourcentage du volume total des arbres sur écorce.

TABLEAU 2. Volume et productivité annuelle des espèces feuillues de Tchécoslovaquie, d'après l'inventaire des forêts de 1960.

Espèces	Surface occupée	Volume de bois fort sur écorce	Volume d'écorce du bois fort	Volume du menu bois sur écorce	Volume du menu bois
	hectares	m ³	m ³	m ³	m ³
<i>Quercus</i>	433 210	5 827 963 (65) ^a	717 288 (8)	1 972 542 (22)	896 610 (10)
<i>Fagus</i>	814 268	90 423 757 (66)	12 330 512 (9)	30 141 252 (22)	13 700 569 (10)
<i>Acer, Fraxinus, Ulmus</i>	98 228	6 048 981 (64)	661 607 (7)	2 079 336 (22)	756 122 (8)
Autres espèces					
A bois dur	198 633	9 229 562 (60)	1 845 912 (12)	3 845 650 (25)	1 384 434 (9)
A bois tendre	103 311	3 709 800 (62)	538 519 (9)	1 376 216 (23)	658 190 (11)
TOTAL	1 647 668	115 240 063	16 093 838	39 414 996	17 395 925

a. Entre parenthèses, volume exprimé en pourcentage du volume total sur écorce (sans feuilles).

3% de cette biomasse, elle est donc de 5 304 576 m³ par an.

En ce qui concerne l'inventaire de 1970, l'augmentation qu'on observera sera, d'après l'opinion des spécialistes forestiers slovaques (Borsik), principalement due aux conifères, parce que ces grandes forêts, relativement jeunes (III^e et IV^e classe d'âge), arrivent à maturité et deviennent particulièrement productives. La biomasse et la productivité des espèces feuillues resteront probablement stationnaires.

En prenant l'exemple de l'inventaire des forêts de Tchécoslovaquie, on a montré qu'il est possible de calculer la biomasse et la productivité annuelle des feuillus avec une précision acceptable dans la pratique, à condition toutefois de disposer d'un inventaire forestier suffisamment détaillé, même si celui-ci a été établi dans une perspective d'économie forestière.

En utilisant la même méthode, on a tenté de recueillir des renseignements de même nature sur les feuillus d'autres pays d'Europe orientale. Grâce à l'obligeance des spécialistes forestiers de Hongrie (Paris) et de Bulgarie (Sikov), on est parvenu aux résultats consignés dans le tableau 3: la biomasse et la productivité des espèces feuillues (feuilles non comprises) ont été calculées à partir des données globales et à l'aide des valeurs de conversion. Malheureusement, nous n'avons obtenu aucun renseignement pour la Pologne et la Roumanie.

En partant de mesures réelles effectuées sur échantillons, on peut donc calculer la biomasse en matière sèche et les minéralomasses.

En conclusion, il convient de souligner qu'il est possible d'utiliser les résultats d'inventaires forestiers effectués à des fins d'économie forestière, mais il est nécessaire d'uniformiser les procédés d'inventaire des données

Volume d'écorce du menu bois	Volume des racines (bois + écorce)	Volume d'écorce des racines	Volume total des arbres sur écorce	Volume total d'écorce	Volume des arbres sans écorce
m ³	m ³	m ³	m ³	m ³	m ³
2 287 581 (9)	3 304 288 (13)	762 527 (3)	25 417 576 (100)	5 083 516 (20)	20 334 060 (80)
10 581 312 (10)	14 813 837 (13)	5 290 656 (3)	107 929 383 (100)	25 395 149 (22)	82 534 234 (78)
695 670 (8)	1 217 423 (14)	260 876 (3)	8 435 003 (100)	1 565 257 (18)	6 869 746 (82)
220 716 (8)	386 253 (14)	110 358 (4)	2 758 950 (100)	524 200 (19)	2 234 750 (81)
103 228 (8)	180 649 (14)	38 710 (3)	1 290 351 (100)	232 262 (18)	1 058 089 (82)
26 212 (9)	43 687 (15)	8 737 (3)	291 250 (100)	58 249 (20)	233 001 (80)
319 486 (9)	567 976 (15)	212 991 (6)	3 585 348 (100)	958 459 (27)	2 626 889 (73)
12 256 (9)	23 150 (17)	10 894 (6)	137 537 (100)	34 044 (23)	103 493 (77)
135 862 (9)	196 245 (13)	45 287 (3)	1 509 579 (100)	301 915 (20)	1 207 664 (80)
29 613 (9)	46 064 (14)	13 161 (5)	325 739 (100)	69 096 (22)	256 643 (78)
14 006 (8)	24 660 (14)	5 127 (3)	180 826 (100)	33 239 (19)	147 587 (81)
1 458 (11)	1 724 (13)	663 (4)	12 995 (100)	3 314 (24)	9 681 (76)
51 200 (9)	73 956 (13)	17 066 (3)	568 892 (100)	113 777 (20)	455 115 (80)
631 (10)	883 (14)	252 (4)	6 242 (100)	1 387 (22)	4 855 (78)
7 118 (9)	11 073 (14)	3 164 (4)	79 096 (100)	15 819 (20)	63 277 (80)
14 486 349	20 891 868	6 780 469	152 528 767	34 389 683	118 139 084

Volume des racines sur écorce	Volume d'écorce des racines	Volume total du bois	Volume total de l'écorce	Volume total sur écorce (sans feuilles)	Productivité annuelle (3%)
m ³	m ³	m ³	m ³	m ³	m ³
1 165 593 (13)	358 644 (4)	6 993 558 (78)	1 972 540 (22)	8 996 098 (100)	269 880
16 440 683 (12)	6 850 284 (5)	104 124 327 (76)	32 881 365 (24)	137 005 692 (100)	4 110 168
1 323 214 (14)	283 546 (3)	7 750 256 (82)	1 701 275 (18)	9 451 531 (100)	283 545
2 307 390 (15)	615 304 (4)	11 536 950 (75)	3 845 652 (25)	15 382 602 (100)	461 478
897 532 (15)	299 177 (5)	4 487 661 (75)	1 495 887 (25)	5 983 548 (100)	179 505
19 827 022	8 406 955	134 892 752	41 896 719	176 819 471	5 304 576

de base dans tous les pays. Les pays qui auraient ainsi uniformisé leur procédé d'inventaire communiqueraient périodiquement leurs résultats à un centre de calcul commun, qui ferait le bilan de la biomasse et de la productivité forestière mondiales.

On peut objecter que la FAO fait déjà ce travail en rassemblant les données provenant des inventaires des forêts de tous les pays. Malheureusement, les résultats

sont élaborés à des fins économiques et commerciales et ne sont pas suffisamment détaillés pour permettre le calcul de la biomasse et de la productivité avec la précision que requièrent les recherches écologiques.

Il est donc souhaitable que soit créé un centre de calcul spécialisé dans la recherche écologique et particulièrement dans le secteur de l'écosystème forêt.

Summary

Primary productivity of temperate deciduous forests in Eastern Europe (V. Biskupsky)

This work analyses certain aspects of total productivity

of deciduous trees in three countries of Eastern Europe: Czechoslovakia, Hungary and Bulgaria.

It is based on surveys carried out every ten years, mainly for economic purposes and which give only the

TABLEAU 3. Biomasse et productivité des espèces feuillues dans plusieurs pays d'Europe orientale, en 1960.

Pays	Surface	Masse du bois	Masse d'écorce	Total	Accroissement annuel (3%)
	hectares	m ³	m ³	m ³	
<i>Quercus</i>					
Tchécoslovaquie	433 210	6 993 558 (78) ^a	1 972 540 (22)	8 996 098 (100)	
Hongrie	283 242	36 943 919 (76)	10 420 090 (24)	47 364 009 (100)	
Bulgarie	1 011 748	301 096 204 (78)	84 924 571 (22)	386 020 775 (100)	
<i>Fagus</i>					
Tchécoslovaquie	814 286	104 124 327 (76)	32 881 365 (24)	137 005 692 (100)	
Hongrie	91 697	17 223 236 (76)	5 438 916 (24)	22 662 152 (100)	
Bulgarie	613 547	155 431 906 (76)	49 083 760 (24)	204 515 666 (100)	
<i>Acer, Fraxinus, Ulmus</i>					
Tchécoslovaquie	98 228	7 750 256 (82)	1 701 275 (18)	9 451 531 (100)	
Hongrie	35 776	3 573 377 (82)	784 400 (18)	4 357 777 (100)	
Bulgarie	2 125	544 531 (82)	119 531 (18)	664 062 (100)	
Autres espèces à bois dur					
Tchécoslovaquie	198 633	11 536 950 (75)	3 845 652 (25)	15 382 602 (100)	
Hongrie	562 927	54 257 351 (75)	18 085 783 (25)	72 343 134 (100)	
Bulgarie	577 092	132 141 474 (75)	44 047 158 (25)	176 188 632 (100)	
Autres espèces à bois tendre					
Tchécoslovaquie	103 311	4 487 661 (75)	1 495 887 (25)	5 983 548 (100)	
Hongrie	154 813	14 109 500 (75)	4 703 167 (25)	18 812 667 (100)	
Bulgarie	907 345	181 235 274 (75)	60 647 032 (25)	241 882 306 (100)	
Biomasse totale					
Tchécoslovaquie	1 647 668	134 892 752	41 896 719	176 819 471 (100)	5 304 576
Hongrie	1 128 455	126 107 383	39 432 356	165 539 739 (100)	4 966 191
Bulgarie	3 112 857	770 449 389	238 822 052	1 009 036 167 (100)	30 271 083

a. Entre parenthèses, masse exprimée en pourcentage du total.

biomass and the growth of hardwood of timber size, bark included, expressed in cubic metres.

Using various conversion or extrapolation coefficients, the author has calculated the volume of the rest of the wood and the roots, and the percentage of wood and bark.

The surveys, which give the respective areas under the various timber species, have enabled the author to classify them by species and to establish their respective annual production of wood (assuming an average annual increase of 3 per cent in the biomass).

Table 1 gives complete data for the biomass of the timber species in Slovakia in 1950; Table 2 gives a general picture of the forestry situation (biomass and

productivity expressed in cubic metres) for Czechoslovakia in 1960.

Lastly, Table 3 gives the biomass and production of deciduous species in Czechoslovakia, Hungary and Bulgaria in 1960; the annual increase in timber in these three countries, calculated on the basis of 3 per cent of the biomass, was respectively 5.30, 4.97 and 30.2 million cubic metres.

The author stresses that there is no duplication between forest surveys carried out for economic and commercial purposes (as FAO's) and those which need to be carried out in order to calculate biomass and productivity data for the purpose of ecological research. A centre working in this direction should be set up.

Les plantations de feuillus

A. de Philippis

Istituto di Ecologia Forestale e Selvicoltura,
Università di Firenze, Piazzale delle Cascine,
50144 Firenze (Italie)

Dans le programme du colloque, on mentionne explicitement les plantations de résineux et non celles de feuillus (*Eucalyptus*, *Populus*, *Tectonia*, etc.), alors qu'il serait souhaitable que, dans le cadre du PBI, plus d'importance soit donnée à l'étude des écosystèmes artificiels, tels ceux représentés par les plantations de toutes les essences à croissance rapide.

Pour nombre de ces plantations on a enregistré des productions ligneuses correspondant à des accroissements annuels de quelques dizaines de mètres cubes à l'hectare. Tout en considérant qu'il s'agit de production en bois commercial, il serait intéressant d'étudier les corrélations existant entre la production ligneuse et la productivité biologique de ces écosystèmes artificiels, afin d'éclaircir certains points; par exemple: (a) Quelle est la biomasse exprimée en termes de matière sèche? (b) Quels sont les facteurs conditionnant une production si élevée? Sont-ils essentiellement d'ordre génétique ou bien d'ordre écologique? (c) Cette production élevée est-elle transitoire et simplement liée à des conditions particulièrement favorables du milieu, qui pourraient être

modifiées par la répétition d'une monoculture artificielle?

La production des plantations artificielles peut être plusieurs fois supérieure à celle des peuplements naturels situés en des stations analogues; une comparaison entre les deux productions peut contribuer valablement à la connaissance de quelques facteurs influençant la productivité biologique. En effet, on parvient plus aisément à établir certaines corrélations en utilisant du matériel génétiquement plus homogène (dans le cas des peupliers, l'homogénéité génétique est assurée par la possibilité de planter des sujets appartenant au même clone) et à la fois très sensible aux moindres variations du milieu (par exemple: intensité de la lumière au niveau des houppiers, humidité du sol par rapport à la profondeur de la nappe phréatique, etc.).

Ce sont ces raisons qui ont conduit le Comité italien pour l'étude de la productivité terrestre à étudier, en même temps que certains écosystèmes naturels (hêtraie, bois de chêne vert), une plantation artificielle de peupliers située aux environs de Rome.

Summary

Deciduous plantations (A. de Philippis)

This contribution is a plea that more attention should be paid within IBP to the study of artificial ecosystems of deciduous species (*Eucalyptus*, *Populus*, *Tectonia*, for example). There are several good reasons for studying the correlations between timber production (often

enormous) and the *biological productivity* of these ecosystems.

For this reason, the Italian IBP-PT Committee is simultaneously studying certain natural systems (woods of beech and holm oak) and an artificial plantation of poplars near Rome.

6 Primary productivity of
evergreen broad-leaved
forests

6 Productivité primaire
des forêts feuillues
sempervirentes

Répartition de la matière organique et cycle du carbone dans les groupements forestiers et arbustifs méditerranéens sempervirents

Distribution of organic matter and carbon cycle in evergreen forest and shrub ecosystems in Mediterranean climates

P. Lossaint et M. Rapp

Voir ci-après: IX. Projets intégrés
See below: IX. Integrated Projects

Forest productivity in the temperate-humid zone of the Southern Hemisphere

R. B. Miller
Soil Bureau,
P. B. Lower Hutt (New Zealand)

CONTENTS

Introduction
Temperate-humid areas of the Southern Hemisphere
Forests of the temperate-humid zone
Natural forests
Man-made forests
Productivity
Measurement of biological productivity
Productivity in <i>Nothofagus truncata</i> forest
Productivity in <i>Pinus radiata</i> forest
Ecosystem studies
Future programmes
Present international collaboration
Résumé
Bibliography / Bibliographie

INTRODUCTION

The general term "productivity" may be considered as the "rate of net primary production" or the rate of production of organic matter less that used in respiration but including all losses due to litter fall, root sloughing, grazing and fruit and seed fall (Egunjobi 1969a). Ovington (1962) has clearly distinguished "mean annual net primary productivity", obtained by averaging the biomass over the age of the stand, and the "current annual net primary productivity" which is the current rate of organic matter production. The latter measurement is the more useful. "Economic productivity" (Ovington 1965) is also used in forestry for the rate of production of wood in the parts of the tree removed as the crop. This, of course, greatly underestimates "productivity".

The climatic zone of the Southern Hemisphere considered in this paper comprises temperate-humid areas with cool winters and mild summers with sufficient rainfall to grow a wide range of crops without irrigation. In Papadakis's climate map of the world at a scale of 1:5,000,000 (Papadakis 1968) it is covered by a number of units, particularly the Low Tierra Fria (2.1, 2.2), Marine Pampean (5.4), Marine and Cold Mediterranean (6.2, 6.5, 6.6) and Marine (7), (Papadakis 1966). It does not include the tropical highlands of South America which have comparatively cool average temperatures, because of their special features, such as the large diurnal temperature range, which are not characteristic of temperate climates. The system of Papadakis is particularly useful because the criteria he uses to define his units are factors of significance in crop ecology and thus bring out clear relationships between the climate units and the possibilities of crop growth. The units listed above, for example, all contain areas where forest trees can grow well.

TEMPERATE-HUMID AREAS OF THE SOUTHERN HEMISPHERE

The areas delineated by Papadakis as temperate in the Southern Hemisphere occur in South America, South Africa, Australia and New Zealand.

In South America, they are found in central and southern Chile and the southern cordillera. To the east of the Andes, the southern climates are mainly Sub-tropical, Desertic and Pampean, but an area of uplands in southern Brazil, extending over into the panhandle of Argentina (Misiones), may be included as temperate.

In South Africa, the temperate-humid climates are limited to a narrow coastal strip some 20 to 30 km wide near Cape Town and to another along the south coast as far as East London. Further north the coastal strip, which was once in forest, is subtropical.

In Australia, temperate-humid climates are also mainly restricted to isolated coastal strips. The most important are the marine climates in north, west and south Tasmania, and the moist Mediterranean climates in the extreme south-west of Western Australia and in narrow coastal strips of South Australia and Victoria. Some small areas of uplands in Victoria may also be included, but most of them are too dry.

In New Zealand, most of the country has marine climates, warm in the north and near the coasts, but cool inland and towards the south. On the central plateau of the North Island, the high country of the South Island and the plains in the far south, it is still cooler and described as Humid Patagonian. The drier eastern areas of the South Island are Marine Pampean with some small intermontane basins in the centre of the island classed as Semi-arid Patagonian. A wide range of climates from semi-arid to super-humid and warm to cold occurs but nearly all of the country can be described as temperate.

FORESTS OF THE TEMPERATE- HUMID ZONE

Within the areas of temperate climates forests were once widespread, but since the time of European settlement they have been extensively cut over for timber and cleared for agriculture. Today, except in inaccessible, mainly mountainous areas, few large tracts of natural forest remain. As a source of timber products they are being steadily replaced by man-made forests of rapidly growing softwoods such as *Pinus radiata*.

NATURAL FORESTS

In South America, "temperate forests" are restricted to central and southern Chile and the southern uplands of Brazil (Scholten 1968). From central Chile at latitude 30°S there is a sequence from xerophytic evergreens, through deciduous *Nothofagus* forests (37-40° S.) and

Valdivian rainforest (40° to 47-49° S.), to evergreen Patagonian and Magellanic *Nothofagus* forests in the far south. At higher altitudes there is a belt of *Araucaria araucana* forest above the *Nothofagus* forests (37-40° S.) and a much more extensive area of deciduous Patagonian and Magellanic *Nothofagus* forests from 43° S. to Tierra del Fuego. These last two units extend into Argentina. A notable feature of the Chilean forests is the often dominant presence of species of *Nothofagus*. Species of this genus are also widespread in temperate areas of New Zealand and Tasmania. The total area of forest land in Chile is nearly 21 million ha (Secretariat 1967).

In the southern uplands of Brazil forests of Parana pine (*Araucaria angustifolia*) with *Podocarpus* species *P. lambertii* and *P. sellowii* the main associates still exist. These forests once covered much of the four southern states and occupied about 3 per cent of the land area of Brazil. They are now being rapidly cut out and will disappear as a resource within the next few years. The Parana pine, however, is now being used in plantations (van Goor 1965-66) and will, with *Pinus elliottii*, and *P. taeda* in colder areas (Krug 1967), gradually replace the natural forests as a source of softwoods.

In South Africa, forest land is very limited making up only about 0.25 per cent of the total area of the country. Pentz (1945) in a preliminary agroecological survey of South Africa showed four main areas. The first was a narrow coastal strip some 15 to 20 km wide, running north from Port Elizabeth in "coastal evergreen bush or forest". This is open thornveld with patches of forest along streams and on steep slopes in a subtropical climate. A second, smaller, area is "temperate forest" at an altitude of about 1,000 m round Pietermaritzburg. Here, with a well-distributed rainfall of 750-1,150 mm/yr, natural forest was once widespread, but today it is mainly restricted to deep gullies and steep slopes. Other small areas occur on the south coast east and west of Knysna and in to the Outeniqua mountains and in the Transvaal east and north-east of Pietersburg. In the temperate evergreen forest, *Podocarpus* species (yellowwoods) are important trees.

Because of climate, soil, and topography, these areas are among the few in South Africa suitable for intensive farming. The natural forests therefore have tended to give way to agricultural crops and are now restricted mainly to steep slopes.

In Australia, natural forest is restricted to the wetter coastal strips and coastal highlands. Tropical rainforest occurs in Queensland and northern New South Wales, with the hoop pine (*Araucaria cunninghamii*), the most important softwood. In Victoria there are almost 7 million ha of *Eucalyptus* forest, mainly in the highlands. Rainforest, with *Nothofagus cunninghamii* as the main species, covers some 1.5 million ha in Tasmania, and *Eucalyptus* forests, with *E. marginata* (jarrah) as the main species, cover 2 million ha of the wetter (> 450 mm rainfall) south-west corner of Western Australia. The

total area of forest covers about 30 million ha (Forestry and Timber Bureau, 1968) but only a few per cent of this could be considered temperate forest.

In New Zealand, temperate forest once covered most of the country and at the time of European settlement in the 1840s it was still widespread in all but the drier eastern areas, in the central area of the North Island (where it had not yet recovered after the immense Taupo eruption about 1,700 years ago), and in the central area of the South Island (where burning, possibly with man's help, and an increasingly dry climate favoured a change to tussock grassland). Today, about half this forest has disappeared and been replaced by high-producing sheep and dairy farms. Many remaining areas are still being logged but the rate is decreasing as exotic plantations come to maturity. The areas of natural forest are at present about 7.4 million ha made up of mixed broadleaf and coniferous species. The main timber species, accounting for three-quarters of the timber extracted from the natural forests, is rimu (*Dacrydium cupressinum*).

MAN-MADE FORESTS

In all four areas the reduction in natural forest resources is being countered by extensive plantings of exotics. As these plantations come to maturity the pressure on the natural forest is being somewhat reduced and other uses, such as recreation, water control, and conservation, are becoming possible. In some parts, as in New Zealand and Chile, paper, pulp and timber from pine plantations have become important exports.

In South America, extensive areas of man-made forest occur in Chile, Argentina and Brazil. In Chile, 280,000 ha, of which 250,000 ha are in *Pinus radiata*, were planted between 1930 and 1965 and a rapid rate of planting is continuing. In Argentina, a total area of 241,000 ha is made up mainly of poplars (50 per cent), eucalyptus (25 per cent) and conifers (20 per cent). In Brazil, there are about 500,000 ha of planted forest (Secretariat 1967). Most of these areas are probably in the temperate zone.

In South Africa, with the dwindling natural forests now covering less than 400,000 ha, exotics are planted extensively and now occupy over 900,000 ha. It is estimated that they could ultimately expand to almost double this area. The main trees are conifers (420,000 ha), tan wattle (300,000 ha), and eucalyptus (190,000 ha). The trees grow well, Bosiman (1956) estimating that the weighted average volume increment of all exotics is of the order of 11 m³/ha/yr (160 ft³/ac/yr).

In Australia, most plantations are of exotic softwoods but some replanting of the hoop pine has been carried out. The total area planted is about 320,000 ha, mostly in *Pinus radiata* but with *P. caribaea* and *P. taeda* in the subtropics. In addition there are plantations of eucalyptus covering 12,000 ha and larger areas of controlled regeneration. Compared with the low yielding indigenous forests exotic pines grow rapidly. In New South Wales,

the yield of *Pinus radiata* averages 16 m³/ha/yr (230 ft³/ac/yr), ten times that of the indigenous trees (Ovington 1968). In many areas large increments in growth have been obtained with fertilizers containing, for example, nitrogen, phosphorus, zinc and nickel (Stoate 1950, Raupach 1967, Gentle and Humphreys 1967).

In New Zealand, the area of exotic plantations totals 500,000 ha of which 95 per cent is in conifers. They are planted in all parts of the country under a wide variety of climates and on many kinds of soil. Generally they grow well but under some extreme conditions help is required with, for example, phosphate, nitrogen and boron supplies. The main forests are on the Central North Island volcanic plateau where productivity is very high. An outstanding *Pinus radiata* tree measured last year near Atiamuri at 41 years of age exceeded 60 m (200 ft) in height, 2.7 m (9 ft) in girth and 11.3 m³ (400 ft³) in volume to a 10 cm (4 in) top (anon. 1969).

The main species used is *Pinus radiata* but many other species also yield well. The mean annual volume increment obtained from the national exotic forest survey was 16 m³/ha (232 ft³/ac) for a mean age of 24 years (Bunn 1967). In New Zealand, Chile, and Australia combined, *P. radiata* occupies 800,000 ha, more than 70 per cent of the area of man-made forests.

PRODUCTIVITY

Considering the value and importance of all these forest areas there is disappointingly little information on their biological productivity.

Poole (1968) has compared the yields from natural and man-made forests and found those of natural forests to be very much lower. A rimu forest in New Zealand was thought to produce less than 2 m³/ha/yr. Estimates (FAO 1963) of the world's natural forests indicate that many forests have increments of this order.

For the man-made forests, data on economic productivity are of course extensive and height, girth and volume growth have been measured for many species in many locations. Bunn (1967) has considered the possibilities of using available mensurational data such as yield tables or site index curves to predict productivities on planting sites or compare productivities between different regions or countries. He concluded that more study was required before reliable predictions of productivity could be made and illustrated the dangers of extrapolating data from one region to another or one country to another. Even for such a well-studied species as *Pinus radiata* he showed that site index curves for New Zealand, South Africa and South Australia differed significantly in trend and that yields calculated from yield tables for thinned stands of similar site index differ materially over the age range of 10 to 30 years.

This kind of data, then, cannot be expected to provide the precision required for productivity measurements in forestry or ecosystem studies. Many more

factors, particularly of climate and soil, need to be taken into account. Some of these have been discussed by Jackson (1965).

MEASUREMENT OF BIOLOGICAL PRODUCTIVITY

For biological productivity data in Southern Hemisphere forests we appear to be limited to New Zealand, where soil chemists, interested in the organic cycle in soils, have extended their studies to other cycles and processes in the ecosystem. The New Zealand work has recently been reviewed by Egunjobi (1969a). Miller and Hurst (1957) reported on the first four years of a litter-fall experiment started in 1950 in a stand of hard beech (*Nothofagus truncata*). Work at the site has since been greatly expanded with the application of a wide range of physical, chemical and biological techniques (Miller 1963, 1966, 1968; Stout 1958, 1962, 1963, 1969; Dutch and Stout 1968). Others, such as Egunjobi (1969b) and Stevens (1963), have made biomass measurements in forest stands, but without litter fall data were not able to give productivity figures. In exotic plantations, Will (1964, 1966) and Orman and Will (1960), have reported extensive studies on *Pinus radiata* in which they made thorough measures of productivity. Will has also worked on other exotic species. The work on *Pinus radiata* may be taken, along with the studies noted above on *Nothofagus truncata*, as examples of New Zealand work on productivity.

PRODUCTIVITY IN NOTHOFAGUS TRUNCATA FOREST

The productivity of a stand of *Nothofagus truncata* in the western hills of the Hutt Valley near Wellington was calculated from litter fall, and the weight of the trees divided by the age of the stand (110 years).

As two-thirds of the productivity measured comes from the litter fall, this was measured with as much accuracy as the available resources and the inaccessibility of the site allowed. On the 0.2 ha site eight trays each 0.9 m square with 5 cm wooden sides and galvanized mesh bases were distributed at random. All the litter was collected monthly, air dried, sorted into leaves and twigs, and weighed. Oven dry weights were found from moisture determinations on samples. Statistical analysis of the results from the first four years (Miller and Hurst 1957) showed that the number of trays were adequate, but that to obtain a mean value for the quantity of litter fall with a standard error of less than 10 per cent of the mean measurements would need to be continued for 25 years. It appeared later that the first four years were unusually variable because of mast years in 1952 and 1954 and that in fact ten years' collections would be sufficient. After seven years the mean litter fall was 6,000 kg/ha/yr (standard error 730 kg/ha/yr) (Miller

1963b). Subsequent measurements indicated that this mean value was within the acceptable limits of error.

The second part was to measure the annual increment of dry matter in the trees. For several reasons wholesale destruction of the site did not seem necessary to obtain the results required:

1. This factor was only about 30 per cent of the total productivity;
2. The stand was even-aged, of even height, and without appreciable undergrowth;
3. There were no variations in soil type and no positional effects such as might occur on edges or ridge crests;
4. About 70 per cent of the dry matter was in the tree boles, the weight of which could be found from the basal areas from volume tables for the species, and known wood density values;
5. The remaining 30 per cent, equivalent to about 9 per cent of the final productivity value and mainly made up of roots and branches, was expected to be proportional to the basal areas.

Accordingly, one tree of average basal area (600 cm²) was felled and check measurements were made on two others. The sample tree was carefully measured, the parts weighed, and samples taken for analysis. Results from the check trees gave closely similar results, so the data was extrapolated to an area basis using basal areas. In 1968 the trees were blown down in a storm and further confirmatory measurements were made.

The results showed that 2,850 kg/ha/yr of dry matter were immobilized each year, about one-third of the total productivity of 8,850 kg/ha/yr found when the litter figures were added. The figure for current annual net primary productivity is probably no less than 9,000 kg/ha/yr. The economic productivity is of the order of 3 m³/ha/yr.

To compare the results with productivity in other ecosystems the photosynthetic efficiency was calculated on the basis of photosynthetically active radiation measured near the site. It was found to be approximately 0.8. The low value was attributed, at least partly, to the low level of available phosphorus in the soil, and recent experiments using similar soils have shown strong responses of beech seedlings to phosphate fertilizers in pot trials.

This project began as a soil investigation and later developed into a much wider study of ecosystem processes, particularly in the field of element cycles. It does however give some pointers to forest productivity studies. Firstly, it emphasizes the importance of litter fall as a major element to be measured. Secondly, it shows that many years may be required to obtain results of reasonable accuracy. Thirdly, it shows that extensive resources may not be necessary to measure productivity. Lastly, it is clear that where possible other ecosystem processes should be studied as well, so that the productivity results can be adequately interpreted. In particular, it is important, where productivity is low, to be able to identify the limiting factors.

PRODUCTIVITY IN *PINUS RADIATA* FOREST

Will (1964) has described the measurement of productivity of *Pinus radiata* plantations on pumice soils on the central plateau of the North Island. The measurements were made in a 0.16 ha sample plot in an area of good natural regeneration 12 years after the previous rotation had been felled. Eight trees were selected at random from the 157 dead trees on the plot, eight from the 185 live trees with a diameter at breast height of 9 cm (3.5 in) or less, and eight from the 290 larger trees. The weights of foliage, branches and small stems were weighed in the field and the dry matter found from moisture measurements made on samples in the laboratory. The volume of the larger stems was found from volume tables, and converted to dry weight by the relationship for green wood of $1 \text{ ft}^3 = 24 \text{ lb. dry matter}$ ($1 \text{ m}^3 = 385 \text{ kg}$). Roots were not included, but figures are available from subsequent work (Will 1966). Litter was measured from the time the plots were established in 1953 (Will 1959).

The results gave a dry matter production of 197,000 kg/ha, of which 122,000 was in the larger stems and 30,000 in litter. Averaged over twelve years this gave a mean annual net primary productivity of 16,400 kg/ha. Considering that for the first three to four years production would have been much less than the average the current annual net primary productivity was estimated at about 20,000 kg/ha. With roots this would probably increase to 23,000-24,000 kg/ha (about 21,000 lb/ac). This production is close to the average New Zealand production for good sites of $25 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{yr}$ ($350 \text{ ft}^3/\text{ac}/\text{yr}$) for *P. radiata*.

As this was a plot of site quality II (mean top height at 20 years 25 to 30 m) with trees that had yet to reach the age of maximum wood production, further work was done on eight trees in a 26- to 29-year-old unthinned stand of *Pinus radiata* in Kaingaroa forest. The results showed a current annual net primary productivity of about 38,000 kg/ha, which, with roots, probably approaches 45,000 kg/ha. This is equivalent to an economic productivity of about $50 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{yr}$ ($700 \text{ ft}^3/\text{ac}/\text{yr}$).

These very high values are attributed by Will to adequate nutrient supplies, adequate moisture throughout the year, good stand ventilation, high levels of available solar energy, and the ability of *Pinus radiata* to maintain growth for almost the whole year. Photosynthetic efficiency, using the formula of Penman (1956) to calculate available solar energy, was about 3 per cent in the site quality II stand, and almost double this in the years of maximum growth rates in areas of site quality I.

ECOSYSTEM STUDIES

In both the *Nothofagus truncata* and *Pinus radiata* ecosystems the litter and biomass measurements have been supplemented by studies of energy, water and element

cycles (Miller 1963b, Will 1959). Miller (1968), for example, presented tentative balance-sheets for 19 elements in the *Nothofagus* ecosystem. Stout (1969) recently described the work of ten biologists who have contributed to taxonomic and other studies in the litter and soil. These other studies have included respirometry, studies of litter breakdown, of cellulose decomposition and of animal distribution in relation to physical conditions. So far, however, it is too early to be able to produce figures for secondary productivity.

In the pine forests Will and Styles (1967) have described studies on litter decomposition. Will (1968) has also been able to estimate changes in the distribution of mineral nutrients caused by the removal of tree crops and the effects of these changes on succeeding rotations. Such studies, when added to those of productivity, make substantial contributions to our knowledge of the ecosystems.

FUTURE PROGRAMMES

Biological productivity studies provide data basic to understanding ecosystems and to their comparison. Simpler measurements, such as those of economic productivity, are less valuable but are, of course, the only ones practicable when growth in many ecosystems has to be estimated. Probably a combination of the two, in which many relatively simple measurements are related to a limited number of more complete studies, would be the best way to use limited resources. The biological productivity sites would then be given areal extension by the simpler measurements. Experience would show which measurements and observations of soil, land, vegetation and the environment gave the most useful correlations. Furthermore, detailed studies of energy, nutrient and water cycles on key sites would help pinpoint limiting factors, give a lead to improved silvicultural practices and help quantify management decisions.

In the Southern Hemisphere most future timber supplies will come from plantations of exotic trees and the intensity of their management will rapidly increase as has that of other forms of plant culture (Poole 1968). This will require much more knowledge of their needs for soil, nutrients and water, of plant breeding, management and many other factors. The assessment of improvements will depend on accurate measurement of the quantity and quality of their production whether it be saw logs, chips, pulp, oils, gums or chemicals. Relating production to factors of the plant environment will be a very long complex operation. In this kind of work international collaboration could be of immediate and long-term benefit and the countries of the Southern Hemisphere could profit considerably from some key projects.

In natural forests the economic advantages of such studies are less obvious but there is in most countries a

strong sentiment towards preserving them for cultural, aesthetic and recreational purposes, for providing a stable vegetative cover in mountainous land, and not least for producing some excellent special purpose timbers. Certainly, growth rates are low but if the reasons for this can be identified it may be feasible to increase them sufficiently to justify the planting of some species, especially in multiple-use situations. Again in the Southern Hemisphere, where a number of important genera (e. g., *Nothofagus*, *Podocarpus*, *Araucaria*) are widespread, there are attractive possibilities for collaborative research.

PRESENT INTERNATIONAL COLLABORATION

Apart from the normal exchange of information occurring when scientists meet during study tours and con-

ferences, there are various formal channels for collaboration in the field of forest productivity (D. S. Jackson, pers. comm.). Firstly, there are the working groups of IUFRO, Sections 21, 22, 23 and 25. Secondly, there is the IBP, Section PT, statement of national projects. Thirdly there are research fellowships such as the New Zealand Forest Research Institute research fellowships which have brought a number of eminent scientists from other countries to work in New Zealand on specific problems of forest productivity. Similar arrangements are made in many countries.

It is hoped that within the IBP framework, collaboration will be carried a step further and that the comparative studies made within the countries will be extended to other countries with similar programmes. The countries of the southern temperate zone would certainly gain much from such collaboration.

Résumé

La productivité des forêts dans la zone tempérée de l'hémisphère sud (R. B. Miller)

Les régions tempérées de l'hémisphère sud sont limitées à l'Amérique du Sud, l'Afrique du Sud, l'Australie et la Nouvelle-Zélande. A l'exception de la Nouvelle-Zélande, ces régions sont relativement de faible étendue. Les forêts naturelles de ces régions étaient autrefois très importantes mais, depuis l'époque de l'établissement des Européens, elles ont été en grande partie coupées pour l'utilisation du bois et défrichées pour l'agriculture. Aujourd'hui, les grandes étendues de forêts naturelles sont rares, excepté dans les régions montagneuses inaccessibles; elles sont remplacées comme source de production de bois par les plantations d'essences à croissance rapide du type *Pinus radiata*, qui sont de plus en plus nombreuses dans toutes les régions de cette zone.

L'auteur donne des renseignements succincts sur les forêts naturelles et les plantations de remplacement dans diverses régions en même temps que sur les surfaces qu'elles occupent.

Pour la plupart des pays considérés, on dispose de données sur la productivité économique des principales espèces cultivées en plantations. Mais, en l'absence d'autres facteurs, on ne peut, à l'aide de ces données, avoir des précisions suffisantes sur la productivité nette, ni effectuer des études comparées sur les forêts consi-

dérées comme des écosystèmes; on peut toutefois assurer que les forêts naturelles ont une productivité très inférieure à celle des plantations.

L'auteur étudie brièvement la productivité biologique des forêts naturelles (*Nothofagus truncata*) et des plantations (*Pinus radiata*) en Nouvelle-Zélande. La productivité primaire nette de 9 000 kg/ha/an des forêts de *Nothofagus* (productivité économique de 3 m³/ha/an) est comparée aux 24 000 et 45 000 kg/ha/an de *Pinus radiata* pour les plantations de qualité II et I respectivement (productivité économique de 25 à 50 m³/ha/an).

La faible productivité des forêts à *Nothofagus* est attribuée en partie à un manque de phosphore dans le sol.

Le cycle des éléments biogènes a été établi pour la forêt à *Nothofagus truncata* (Miller; voir, dans ce volume: Duvigneaud; Duvigneaud et Denaeyer) et pour la pinède à *Pinus radiata* (Will).

Il est nécessaire d'entreprendre des études supplémentaires sur l'écosystème, par exemple sur les cycles énergétiques, nutritifs et hydrologiques, en vue d'aider à l'interprétation des données sur la productivité. En raison de la complexité de telles études, il serait particulièrement utile que s'établisse une collaboration internationale, par exemple entre pays tels que ceux de l'hémisphère sud, où les conditions de végétation, de climat et de sols sont similaires.

Bibliography / Bibliographie

- ANON. 1969. Forestry the world over. New Zealand. *For. Abst.*, vol. 30, p. 192.
- BOSMAN, D. L. 1956. *Timber resources and timber utilisation in South Africa*. South African Council for Scientific and Industrial Research (CSIR).
- BUNN, E. H., 1967. Growth rates, yield and yield prediction, continuous inventory and changes in productivity. *FAO World Symposium on Man-made Forests and their Industrial Importance*, vol. 1, p. 573-99. Rome, FAO.
- DUTCH, Mary E.; STOUT, J. D. 1968. The carbon cycle in a beech forest ecosystem in relation to microbial and animal populations. *Trans. 9th Int. Congr. Soil. Sci.*, vol. 2, p. 37-48.
- EGUNJOBI, J. K. 1969a. Primary productivity and nutrient cycling in terrestrial ecosystems—a review with particular reference to New Zealand. *Tuatara*, vol. 17.
- . 1969b. Dry matter and nitrogen accumulation in secondary successions involving gorse (*Ulex europaeus* L.) and associated shrubs and trees. *N.Z. J. Sci.*, vol. 12, p. 175-93.
- FAO. 1963. *World forest inventory*. Rome, FAO., p. 113.
- FORESTRY AND TIMBER BUREAU. 1968. *Annual report 1968*. Department of National Development, Commonwealth of Australia.
- GENTLE, S. W.; HUMPHREYS, F. R. 1967. Experience with phosphatic fertilizers in man-made forests of *Pinus radiata* in New South Wales. *FAO World Symposium on Man-made Forests and their Industrial Importance*, vol. 3, p. 1753-1800. Rome, FAO.
- JACKSON, D. S. 1965. Species siting: climate, soil and productivity. *N.Z. J. For.*, vol. 10, p. 90-102.
- KRUG, H. P. 1967. Planning for afforestation and planting in Brazil. *FAO World Symposium on Man-made Forests and their Industrial Importance*, vol. 2, p. 1219-35. Rome, FAO.
- MILLER, R. B. 1963a. Plant nutrients in hard beech. II. The immobilisation of nutrients. *N.Z. J. Sci.*, vol. 6, p. 365-77.
- . 1963b. Plant nutrients in hard beech. III. The cycle of nutrients. *N.Z. J. Sci.*, vol. 6, p. 388-413.
- . 1966. The study of ecosystems. *Proc. N. Z. Ecol., Soc.*, vol. 13, p. 49-52.
- . 1968. Flows and cycles of macro-and micro-elements in a forest soil and its environment. *Trans. 9th int. Congr. Soil Sci.*, vol. 4, p. 323-31.
- ; HURST, Frances B. 1957. *The quantity and nutrient content of hard beech litter*. 14 p. (N.Z. For. Res. Notes no. 14.)
- ORMAN, H. R.; WILL, G. M. 1960. The mineral content of *Pinus radiata* trees. *N.Z. J. Sci.*, vol. 3, p. 510-22.
- OVINGTON, J. D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Adv. ecol. Res.*, vol. 1, p. 103-92.
- . 1965. Organic production, turnover and mineral cycling in woodlands. *Biol. Rev.*, vol. 40, p. 295-336.
- . 1968. Considerations of forest productivity. *Aust. For.*, vol. 32, p. 191-204.
- PAPADAKIS, J. 1966. *Climates of the world and their agricultural potentialities*. Buenos Aires, Papadakis. 174 p.
- . 1968. Climate map of the world. FAO, unpublished.
- PENMAN, H. L. 1956. Estimating evaporation. *Trans. Amer. geophys. Un.*, vol. 37, p. 43-50.
- PENTZ, J. A. 1945. *An agro-ecological survey of Natal*. 10 p. (Union S. Afr. Dep. Agric. For. Bull. no. 250.)
- POOLE, A. L. 1968. Relative productivity and economic returns of natural and man-made forests. p. 9. *Proc. 9th Brit. Commonw. For. Conf.*
- RAUPACH, M. 1967. The growth of Radiata Pine on lateritic soils of Second Valley, South Australia. *Aust. For.*, vol. 31, p. 246-62.
- SCHOLTEN, J. J. 1968. The broad vegetation regions of South America. *FAO World Soil Resources Rep.*, no. 34., p. 29-61. Rome, FAO.
- SECRETARIAT, 1967. Actual and potential role of man-made forests in the changing world pattern of wood consumption. *FAO World Symposium on Man-made Forests and their Industrial Importance*, vol. 1, p. 1-50. Rome, FAO.
- STEVENS, P. R. 1963. *A chronosequence of soils and vegetation near the Franz Josef Glacier*. Thesis, Lincoln College, New Zealand.
- STOATE, T. N. 1950. *The nutrition of the pine*. p. 61. (Bull. For. Bur. Aust. no. 30.)
- STOUT, J. D. 1958. Aquatic oligochaetes occurring in forest litter. 2. *Trans. roy. Soc. N. Z.*, vol. 85, p. 289-99.
- . 1962. An estimate of microfaunal populations in soils and forest litter. *J. Soil Sci.*, vol. 13, p. 314-20.
- . 1963. The terrestrial plankton. *Tuatara*, vol. 11, n° 2, p. 57-64.
- . 1969. A review of the research on hard beech ecosystems in the Wellington area. 16 p. (mimeographed).
- VAN GOOR, C. P. 1965/66. Classificação da capacidade da terra em relação ao reflorestamento com *Pinus elliottii* Eng. var. *Elliottii* e *Araucaria angustifolia* (Bert.) o. Ktze, no Estado de São Paulo. *Silvicultura em São Paulo*, vol. 4/5, p. 349-66.
- WILL, G. M. 1959. Nutrient return in litter and rainfall under some exotic conifer stands in New Zealand. *N.Z. J. agric. Res.*, vol. 2, p. 719-34.
- . 1964. Dry matter production and nutrient uptake by *Pinus radiata* in New Zealand. *Commonw. For. Rev.*, vol. 43, p. 57-70.
- . 1966. *Root growth and dry-matter production in a high-producing stand of Pinus radiata*, 15 p. (N.Z. For. Res. Notes no. 44).
- . 1968. The uptake, cycling and removal of mineral nutrients by crops of *Pinus radiata*. *Proc. N.Z. ecol. Soc.*, vol. 15, p. 20-4.
- ; STYLES, J. H. 1967. Decomposition of *Pinus radiata* litter on the forest floor. I. Changes in dry matter and nutrient content. II. Changes in microfauna population. *N.Z. J. Sci.*, vol. 10, p. 1030-44, 1045-60.

7 Productivity of tropical
and equatorial forests

7 Productivité des forêts
tropicales et équatoriales

Assessment of primary production in tropical and equatorial forests

T. Kira and H. Ogawa
Department of Biology, Faculty of Science,
Osaka University (Japan)

CONTENTS

Some technical difficulties pertaining to biomass estimation
Floristic diversity
Biomass of lianas
Effect of plank buttresses
An attempt to estimate forest biomass without destructive sampling
Geographical distribution of primary productivity in the tropics
Résumé
Discussion
Bibliography / Bibliographie

Only a few reports have so far dealt with the primary productivity of tropical or equatorial forests, but there is already enough evidence to show that the methods for assessing productivity are essentially the same in both temperate and tropical forests. Müller and Nielsen (1965), Kira, *et al.* (1967) and Hozumi *et al.* (1969) successfully applied the techniques which had been developed by temperate forest studies to the estimation of productivity in tropical forests of Africa and south-east Asia.

Probably the only exception to this is the stem analysis technique, which is very widely used for estimating annual timber production in temperate forests. Its application to tropical trees is almost impossible, since their woody organs are characterized by the absence or very poor development of annual rings. The net increment of timber or biomass during a given period in the tropics can only be estimated as the difference between the two independent estimates of timber stock or biomass at the beginning and the end of the period. Accurate estimation of biomass is therefore the fundamental first step in the productivity study of tropical forests, unlike the case of temperate forests where the net biomass increment may be estimated without an assessment of total biomass (Newbould 1967, Whittaker 1966).

SOME TECHNICAL DIFFICULTIES PERTAINING TO BIOMASS ESTIMATION

We have already shown that the above-ground biomass of tropical forests can be estimated within the range of relative error of about 5 per cent if a sufficient number of sample trees of various size classes are felled for weighing (Ogawa, *et al.*, 1965). Considering that our estimation was based only on the census of two linear tree dimensions, DBH and tree height, this result may

be regarded as a success. However, the annual net increment of biomass in mature climax forests is usually so small even in the humid tropics (less than 2 per cent of standing biomass in a rain forest of southern Thailand (Kira, *et al.*, 1967); about 3 per cent in the Ivory Coast forest studied by Müller and Nielsen (1965)) that further elaboration of technique is needed to assure satisfactory accuracy of the estimated value of differential biomass increment.

Apart from the technical difficulties common to any type of forest, such as the difficulty of harvesting underground biomass, there are certain peculiar features of tropical forests which are likely to reduce the accuracy of biomass estimation, i. e. extremely diverse tree flora, abundance of lianas or woody climbers, occurrence of plank buttresses and other abnormal forms of big stems, etc. Since the technical problems involved in the productivity study of tropical forests have been broadly reviewed elsewhere (Kira 1969a), we shall confine ourselves here to the consideration of these features.

FLORISTIC DIVERSITY

The enormous number of tree species in tropical forest communities is not always so great an obstacle as may at first be imagined. We found in south-east Asian forests that a single regression formula could cover the stem weight- D^2H (square of DBH \times tree height) relations in all broadleaf tree species growing in a mixed rain forest plot (Fig. 1).

This is also the case with various correlations between different dimensions of a tree as, for example, shown in Figures 3 and 4.

It is true that tropical forests yield a wide variety of woods ranging in their specific gravity from 0.7-0.8 in so-called iron woods to less than 0.1 in cork woods. Solid circles in Figure 1 representing *Alstonia spathulata*, which produces one of the lightest woods in tropical Asia, indicate that the difference of specific gravity of wood is an important factor responsible for the deviation from the regression and hence for the error of biomass estimation. Nevertheless, the majority of species have a more or less similar wood density, and the influence of such exceptional species on the result of biomass calculation based on a single regression formula is apparently not so significant.

So far as ordinary broadleaf trees are concerned, it seems unnecessary to take the species difference into consideration in estimating their biomass, if proper caution is exercised. For instance, D^2H is a quantity more closely correlated to stem wood volume than to its weight, so that more accurate estimates of stem wood may be obtained by finding the stem wood volume- D^2H regression common to all species and combining it with the bulk density of wood of each species separately determined. Only where trees of different life forms such as conifers are mixed in the same forest must we treat them separately (Hozumi, *et al.*, 1969a).

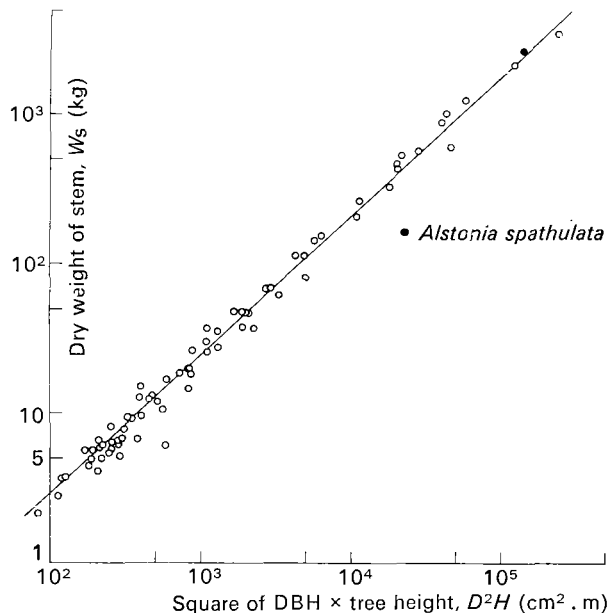


FIG. 1. Regression of stem dry weight on D^2H in the tropical rain forest at Khao Chong, southern Thailand. Sample trees represent fifty species, including *Alstonia spathulata* indicated by solid circles.

BIOMASS OF LIANAS

Field workers in tropical rain forests find a serious obstacle in the network of lianas which binds the greater part of tree crowns into an inseparable mass. A cut tree is often prevented from falling down by big stems of woody climbers tying its crown with neighbouring trees. To avoid this, we usually cut off liana stems before felling the entangled tree, but this treatment makes the liana leaves dry up at once, and results in the complete loss of the leaves with the shock of felling. Harvesting an individual of liana completely is also very difficult, because these vines often bind two or more trees together, going up and down for a long distance between the ground and the forest canopy.

We have little knowledge on the pattern of growth and resultant quantitative morphology in such climbing woody plants. Their stems are sometimes badly twisted, showing all kinds of abnormal thickening growth which arise from intermittent and irregular formation of cork cambium. These growth patterns are vividly illustrated on the cross section of their stems, which is so diverse that it may well be utilized as a diagnostic character of species in the field. It is not yet certain whether the DBH-plant weight correlations already well established in ordinary trees are also found in climbing plants or not. Figure 2 suggests that the amounts of leaves and stem in a tropical vine are correlated with its stem diameter in more or less the same way as found in trees, but the difficulty of harvesting makes the correlations less

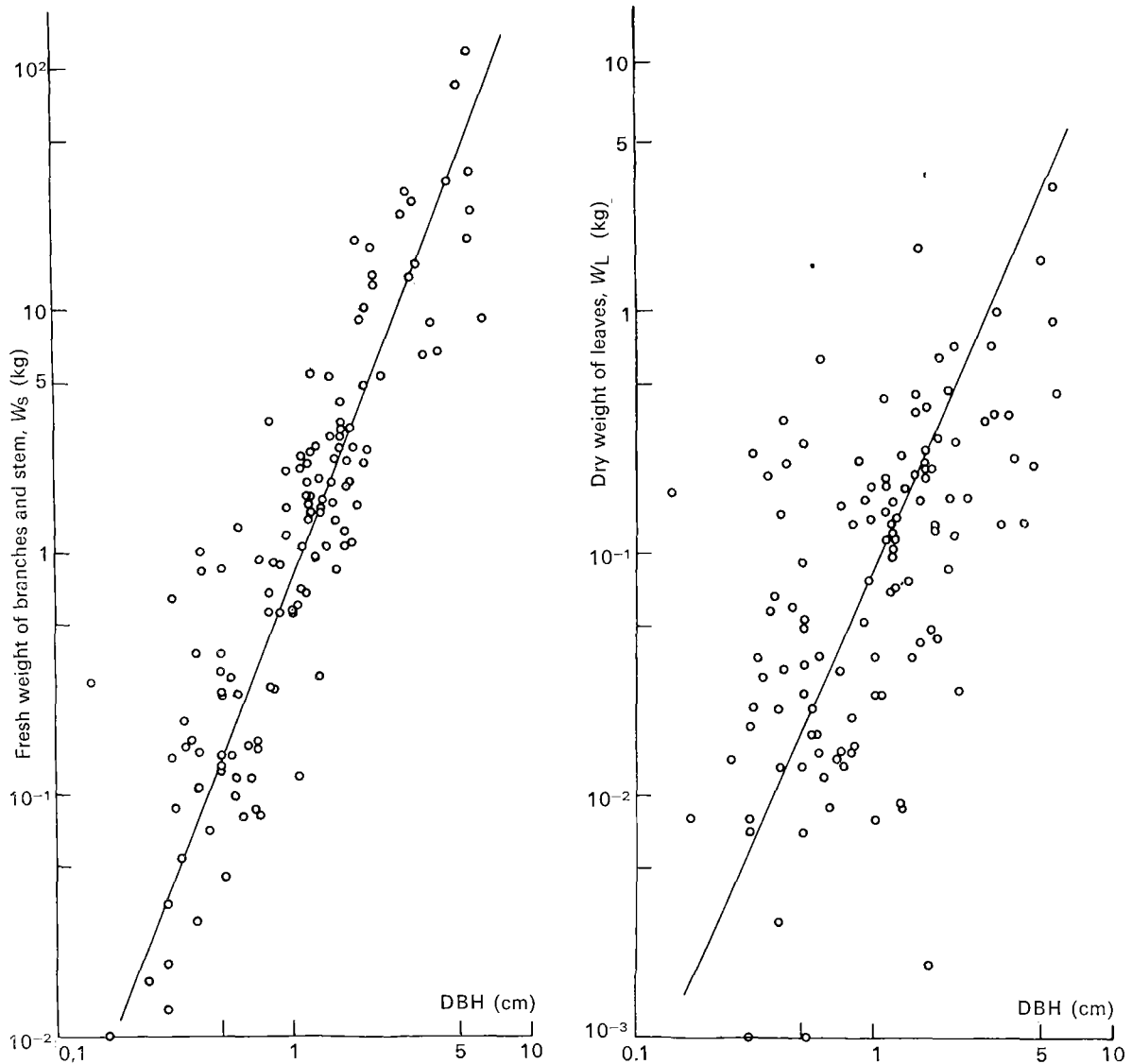


FIG. 2. Amounts of leaves and stem plus branches per plant of woody lianas as a function of their stem diameter at breast height. Evergreen seasonal forest at Chékó, South-western Cambodia.

clear-cut as compared with the case of trees (e.g. Figs. 1, 3, 4).

Despite these difficulties, lianas are an important component of tropical forests whose contribution to the total organic production of the forest community can never be neglected. Ogawa, *et al.* (1965) found that about one-third of the leaf biomass in a rain forest of southern Thailand belonged to lianas. In the seasonal evergreen forest of Cambodia studied by Hozumi, *et al.* (1969), the share of liana leaves was smaller, but was still around 10 per cent of the total leaf biomass of the forest. The role of lianas as an accelerator of the turnover of component trees in rain forests was also discussed by Kira, *et al.*, 1967.

Based on the study of the Thailand forest, we proposed a hypothesis to avoid the technical difficulty of estimating the liana biomass. We noticed that the amounts of leaves and branches of a tree heavily loaded with lianas tended to be seriously reduced in comparison with other trees of similar stem size which were free of lianas. The amount of reduction, however, seemed to be counterbalanced by the addition of liana stems and leaves, so that trees having the same D^2H value were likely to support nearly the same amount of leaves and branches (plus vine stems) irrespective of the presence of lianas.

If this assumption is valid, we need not bother much about harvesting individual lianas. Instead, if a felled sample tree was loaded with climbing plants, we may

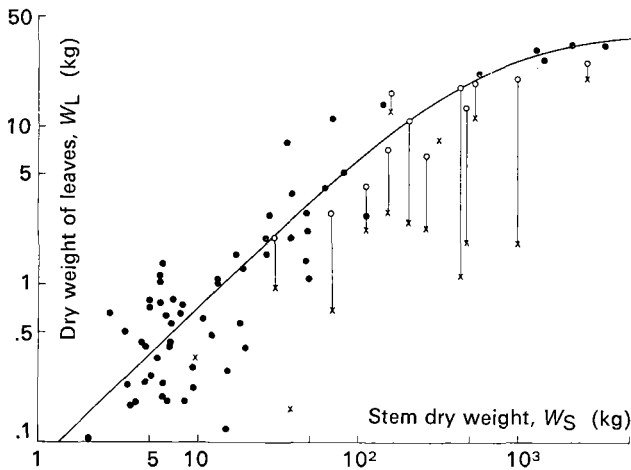


FIG. 3. Effect of lianas on the leaf amount of their host tree, Khao Chong rain forest, Thailand. Solid circles: trees bearing little or no lianas. Crosses: amount of tree leaves in trees bearing a considerable amount of lianas. Open circles: summed amount of tree leaves and liana leaves borne by the same tree. The curve represents the leaf weight-stem weight regression common to both solid and open circles.

simply weigh all the leaves and stems of the lianas, add their amounts to those of the tree's leaves and branches, and treat the sums as the tree's own biomass.

Figures 3 and 4 illustrate the test of the hypothesis with the data obtained in two south-east Asian forests. The hypothetical compensation seems more or less realized in the case of leaves, while it is not satisfactory enough for the tree branch-liana stem interrelation. Stems of lianas seem to be an additional burden to their host tree. Further evidence is obviously needed to enable a decisive conclusion to be drawn.

EFFECT OF PLANK BUTTRESSES

Plank buttresses, stilt roots and other peculiar morphology of the basal part of stems are the symbols of humid tropical forests. Apart from various speculations concerning their adaptive value, they are also of considerable importance from the standpoint of production ecology, especially in relation to stem wood biomass estimation. To examine the effect of plank buttresses on the weight of stem, an attempt was made to analyse the quantitative morphology of buttressed stems.

Figure 5 illustrates the structure and dimensions of a typical buttressed stem of moderate size. It must be emphasized that the buttresses are not the extra appendage attached to a normal bole: the bole itself disappears entirely near the ground level, completely turned into four buttresses. This indicates a very early start of buttress formation, probably in the sapling stage. In fact, a number of small saplings belonging to

Hopea and other genera growing in the same forest were observed to have developed embryonic plank buttresses.

If the circumference of a horizontal cross section of stem is denoted by L and that of a circle of equivalent area by L' , (L/L') is a measure of the degree of buttress development. In this case, the value of (L/L') increased from ca. 1 at breast height to more than 4 near the ground level, the vertical trend of the increase of $(L/L') - 1$ being almost exponential (Fig. 6). This means a great increase of stem surface area at the stem base. Since the rate of respiration in a big tree stem is approximately proportional to the surface area of stem or cambium, this expansion of surface may cause an increase of stem respiration rate, which in this case is estimated to be about 27 per cent of the total stem respiration in an unbuttressed tree of the same DBH class (Yoda 1967).

The downward expansion of stem cross-sectional area in a few trees, both buttressed and unbuttressed, is shown in Figure 7. Vertical trends of the expansion can be approximated by the overlap of two exponential curves. The boles themselves expand exponentially with nearly the same gradient in both buttressed trees. If this bole curve is extrapolated towards the ground level, the occurrence of additional thickening near the stem base becomes apparent (Fig. 8). The cross-sectional area of this extra basal swelling also expands exponentially as seen in Figure 7. These analyses offer evidence that buttressed stems have essentially the same basic structure as that of unbuttressed stems. However, the absolute amount of basal swelling is much greater in the former than in the latter. Since the exponent of basal swelling is also nearly equal in both cases, the increase of stem weight due to basal swelling may be largely determined by the height at which the swelling or buttress formation takes place.

Since the height usually exceeds breast level in big buttressed trees, ordinary DBH measurement is hardly possible in such stems. It has been suggested for such a case to substitute for DBH the diameter of stem just above the upper end of plank buttresses. However, their height often reaches 3-5 m, so that this traditional procedure may cause considerable bias in the estimate of stem weight obtained by the method given in Figure 1.

Let us suppose a tree growing in a south-east Asian forest which measures 40 m in above-ground height and 1 m in stem diameter (D) at 3 m above the ground where plank buttresses disappear. Assuming a similar exponential expansion of bole (Fig. 7), the true DBH of the tree (D') would be about 1.4 m if buttresses did not exist. An estimation of stem weight on the basis of D^2H instead of D'^2H is expected to result in an under-estimation of about 50 per cent in this case.

These considerations seem to provide a sound basis for the correction to be applied to the estimated stem weight of buttressed trees.

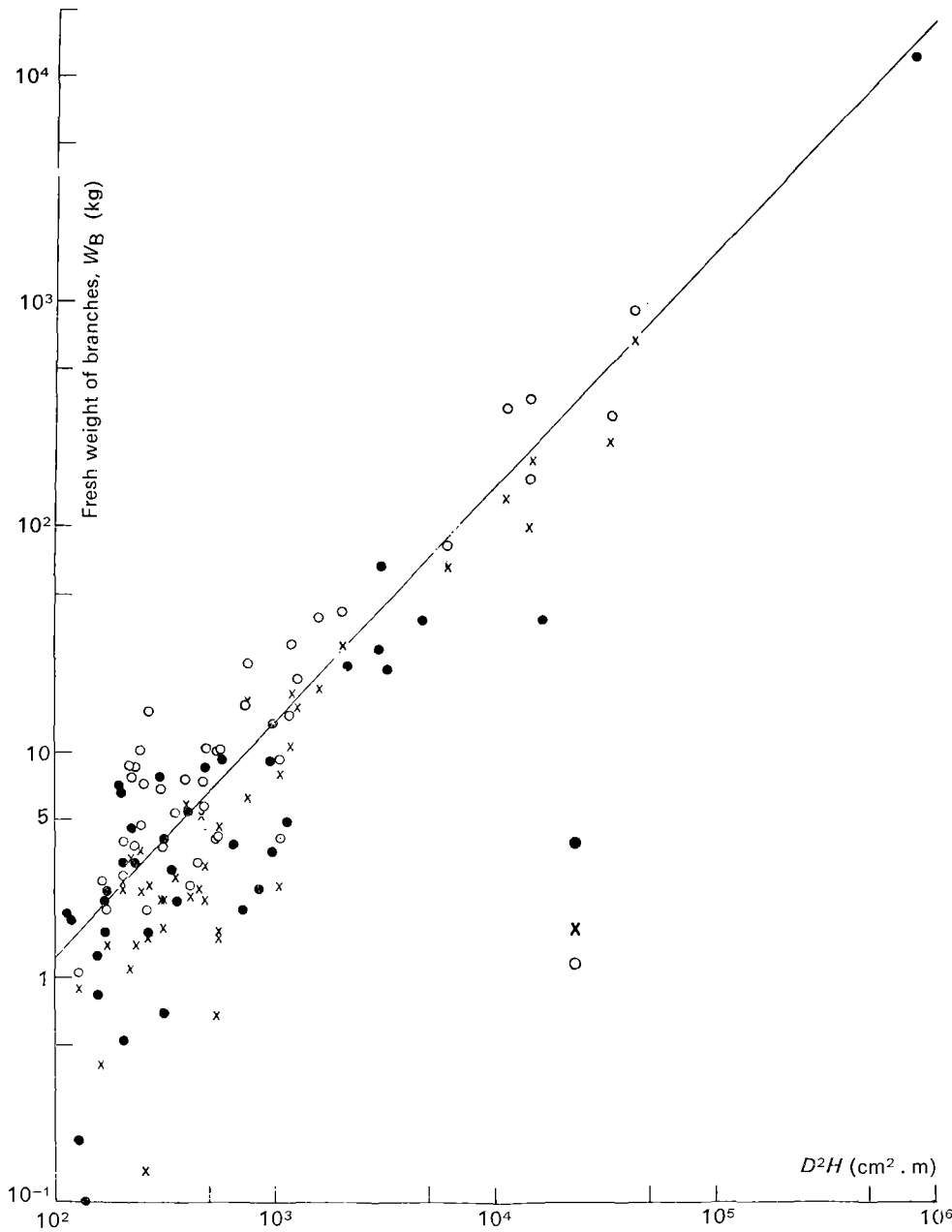


FIG. 4. Effect of lianas on the branch amount of their host tree shown on the branch weight- D^2H diagram, Chékô forest, Cambodia. Solid circles: trees bearing little or no lianas. Crosses: amount of tree branches in trees bearing a considerable amount of lianas. Open circles: summed amount of tree branches and liana stems borne by the same tree.

AN ATTEMPT TO ESTIMATE
FOREST BIOMASS
WITHOUT DESTRUCTIVE SAMPLING

As already shown in Figures 1, 3 and 4, both DBH (D) and tree height (H) are the essential parameters in the estimation of forest biomass.

However, measuring the height of all trees in dense forest is very often impracticable, so that it becomes necessary to estimate tree height from the easily meas-

urable DBH value, based on the H - D regression empirically obtained by destructive sampling (Ogawa, *et al.*, 1965). Through this experience, we became aware of the fact that the tree height-DBH curve was one of the basic structural properties of a forest community closely related to its primary productivity and biomass stock.

There is enough evidence to show that the H - D relation in a forest stand can well be formulated by the generalized allometric equation (Ogawa, *et al.*, 1965),

$$(1/H) = (1/AD^b) + (1/H^*), \quad (1)$$

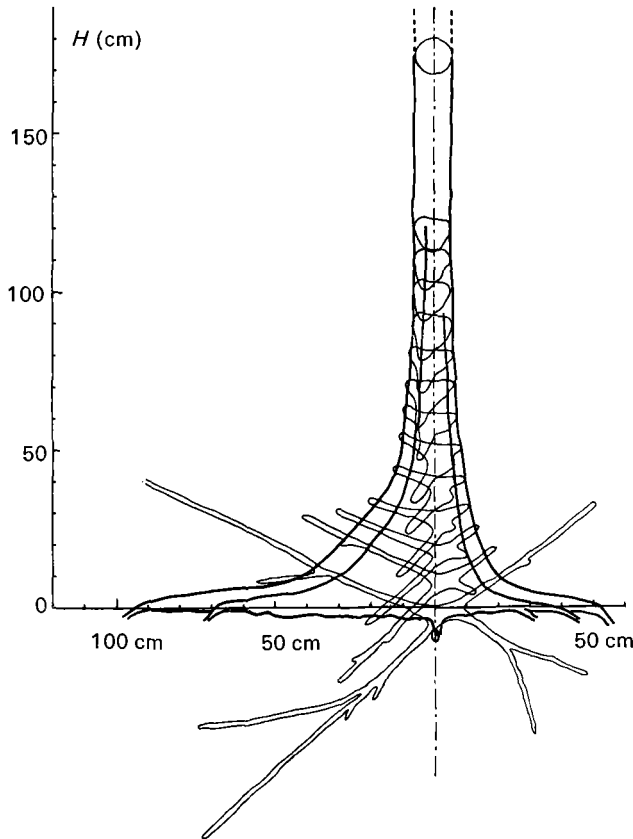


FIG. 5. Structure and dimensions of a typical buttressed stem of *Anthocephalus cadamba*, shown by the vertical projection and a series of horizontal cross sections at different height levels. Khao Chong rain forest, Thailand.

in which h , A and H^* are constants specific to the forest concerned.

It has further been recognized that the allometric constant h nearly equals 1 where the forest is either a stabilized climax or composed of species common to climax forest, viz.

$$(1/H) = (1/AD) + (1/H^*) \quad (2)$$

Examples of eq. (2) from tropical rain forests are given in Figure 10.

The physical meanings of the other two constants, A and H^* , are worth mentioning. H^* is the asymptote of H at D , or it represents the possible maximum tree height in the forest. It is of course a function of time in still-growing immature forests, but depends on the favourableness of environmental conditions in climax communities.

In other expressions, H^* is a measure of the size of the space occupied by the forest which, in general, becomes greater toward warmer and moister environments.

On the other hand, the physical meaning of A is not directly conceivable from eq. (2), but the examination of eleven forest stands in warm-temperate and tropical Asia revealed that its value tended to be small in open forests and greater in closed forests, suggesting a correlation between A and the apparent density of plant biomass in the space occupied by forest. This correlation is

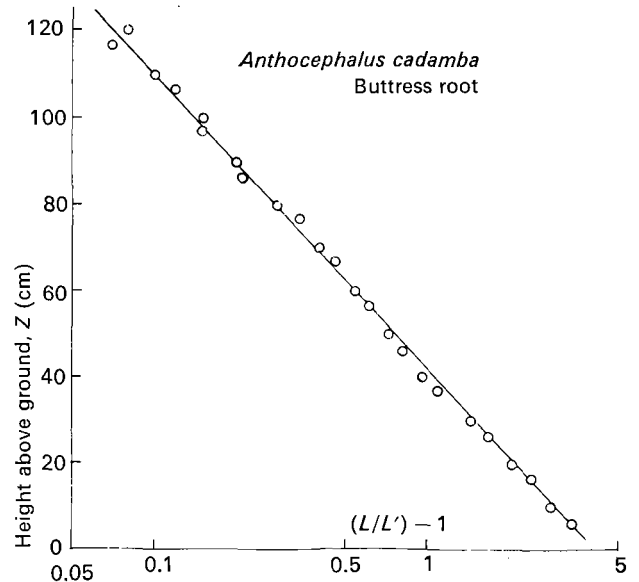


FIG. 6. Vertical trend of the degree of buttress development in the *Anthocephalus* stem. L denotes the circumference of a stem cross section, and L' refers to that of a circle of equivalent area.

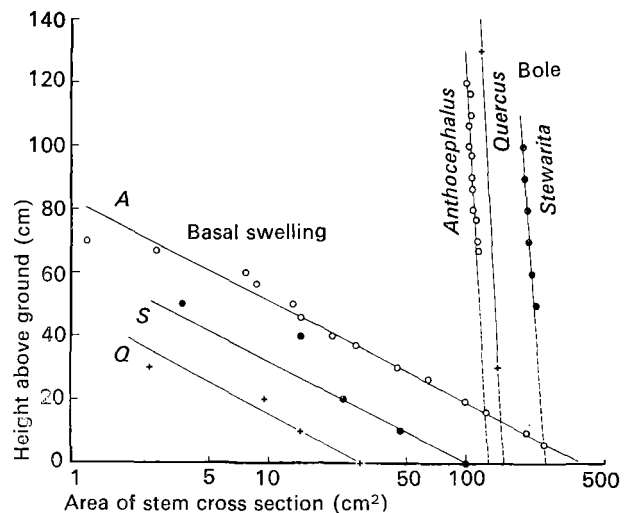


FIG. 7. Downward expansion of stem cross section approximated by two exponential curves corresponding to bole and additional swelling at the stem base. A , *Anthocephalus cadamba* (buttressed, Thailand), S , *Stewartia monadelphica*, and Q , *Quercus (Cyclobalanopsis) glauca* (unbuttressed, C. Japan).

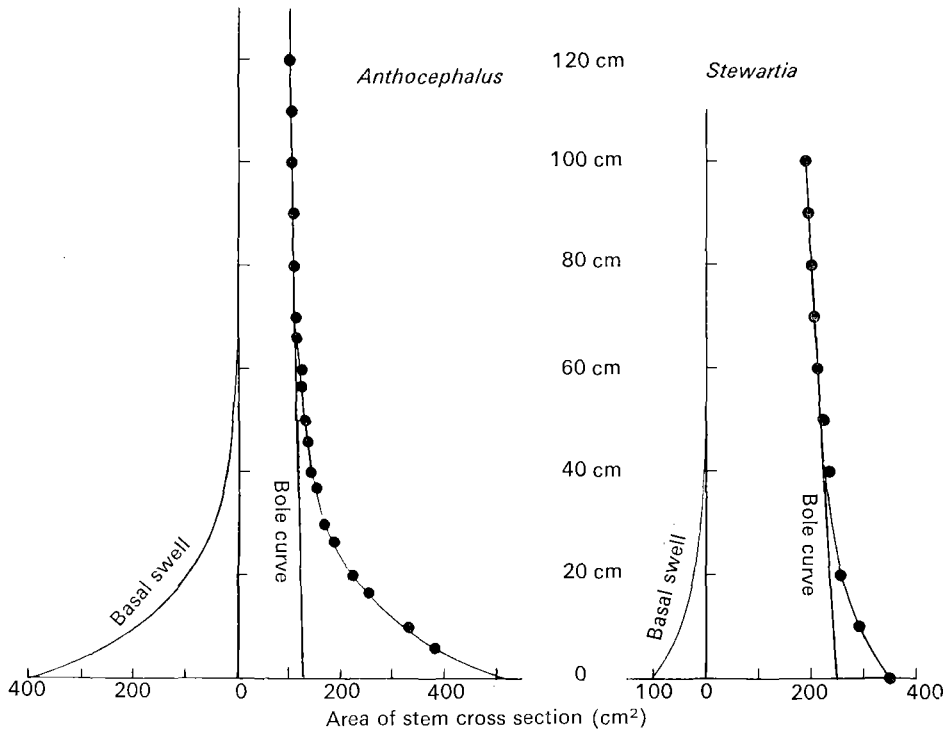


FIG. 8. The same as Fig. 7, plotted on natural scales.

examined in Figure 9 in which the above-ground forest biomass (y_T) divided by H^* is used as a measure of the biomass density. The regression of the biomass density ($\Gamma_T = y_T/H^*$) on A seems approximately linear on logarithmic co-ordinates, and a similar correlation also exists between the leaf weight density (leaf biomass (y_L)/ H^*) and A .

$$\Gamma_T = y_T/H = 2.0A^{2.0} \quad (3)$$

$$\Gamma_L = y_L/H = 0.038A^{2.4} \quad (4)$$

If these formulations are to be consistently applicable to any forest where the allometric constant h equals 1, they may offer the possibility of estimating forest biomass without destructive sampling.

An attempt along this line was made in May-June 1968 during our stay in Malaysia and Thailand. The H - D relations observed in several types of climax forest were found to satisfy eq. (2), and the constants A and H^* were determined as shown in Figure 10 and Table 1.

Table 1 also includes the estimates of above-ground and leaf biomass obtained by putting the values of A and H^* in eqs. (3) and (4). The estimated biomass was the greatest in virgin rain forests of eastern Sabah growing on well-drained sites, while the forests of the same district on ill-drained sites as well as lowland rain forests of West Malaysia and southern Thailand were somewhat inferior to the first group in their biomass stock. This sequence is parallel to the height of forest indicated by H^* , whereas it is not associated by any regular

change of biomass density. It is interesting to note that taller forests tend to have greater leaf biomass, suggesting higher primary productivity.

GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF PRIMARY PRODUCTIVITY IN THE TROPICS

The first information on the primary productivity of tropical rain forest came from Anguédédou, Ivory Coast (Müller and Nielsen 1965). The techniques of productivity assessment were the same as those formerly used by the same authors in Danish beech forests (Möller, Müller and Nielsen 1954). Both studies represented typical examples of the so-called summation method, in which biomass increment, litterfall and respiratory consumption of a whole forest stand were separately estimated and then summed into an estimation of gross production.

Probable sources of error in this Danish study on Ivory Coast forest were the lack of underground biomass sampling and of litterfall measurement, both of which were substituted by indirect estimation according to certain tentative assumptions. The result was characterized by: (a) a moderately large gross productivity value of 52.5 t/ha.yr, (b) a large percentage of respiratory consumption accounting for about 75 per cent of the gross production, and (c) a very slow rate of biomass increment (about 3 per cent per annum).

Two years later, we published the results of our study in a tropical rain forest at Khao Chong Forest Reserve in southernmost Thailand (Kira, *et al.*, 1967). The method of investigation was very similar to that of the Danish researchers except that the greater part of the calculating procedures were mathematically formulated. There was a close resemblance between the two sets of data from Africa and Asia, especially in the above-mentioned second and third points. The ratio of respiratory consumption to gross production in the Khao Chong rain forest was estimated to be 77 per cent, and the annual rate of biomass increment was as small as 1.6 per cent of the standing biomass.

As discussed elsewhere (Kira and Shidei 1967, Kira, *et al.*, 1969b), these two are likely to be the characteristics of forest communities, particularly of climax forests. In growing younger forest stands, in which the ratio in biomass of foliage to other non-photosynthesiz-

ing organs is greater than in mature forests, the respiration/gross production ratio may be as small as 50 per cent (Kira, *et al.*, 1969b) while the rates of net produc-

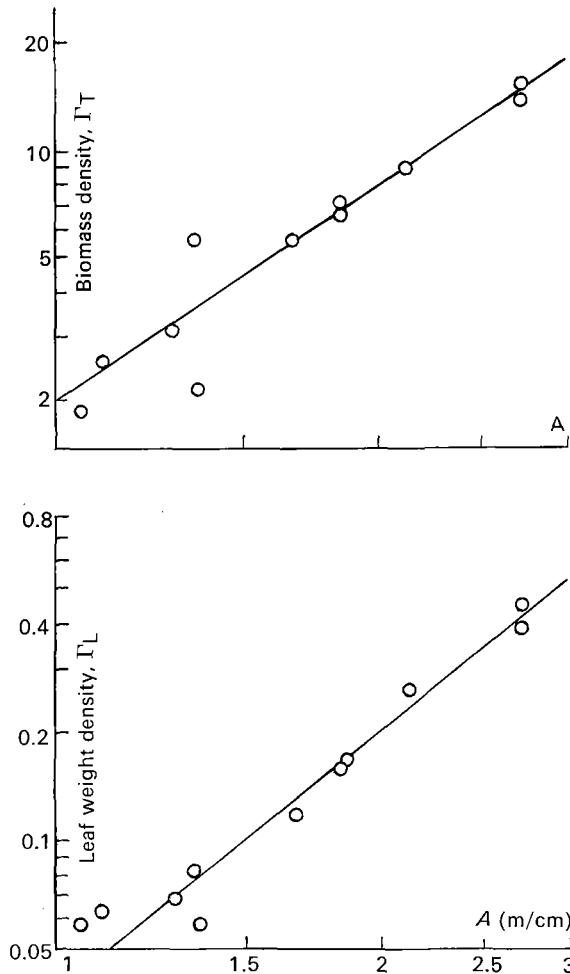


FIG. 9. Regressions of biomass density and leaf weight density in the space occupied by forest on the constant A of eq. (2). The lines represent eqs. (3) and (4).

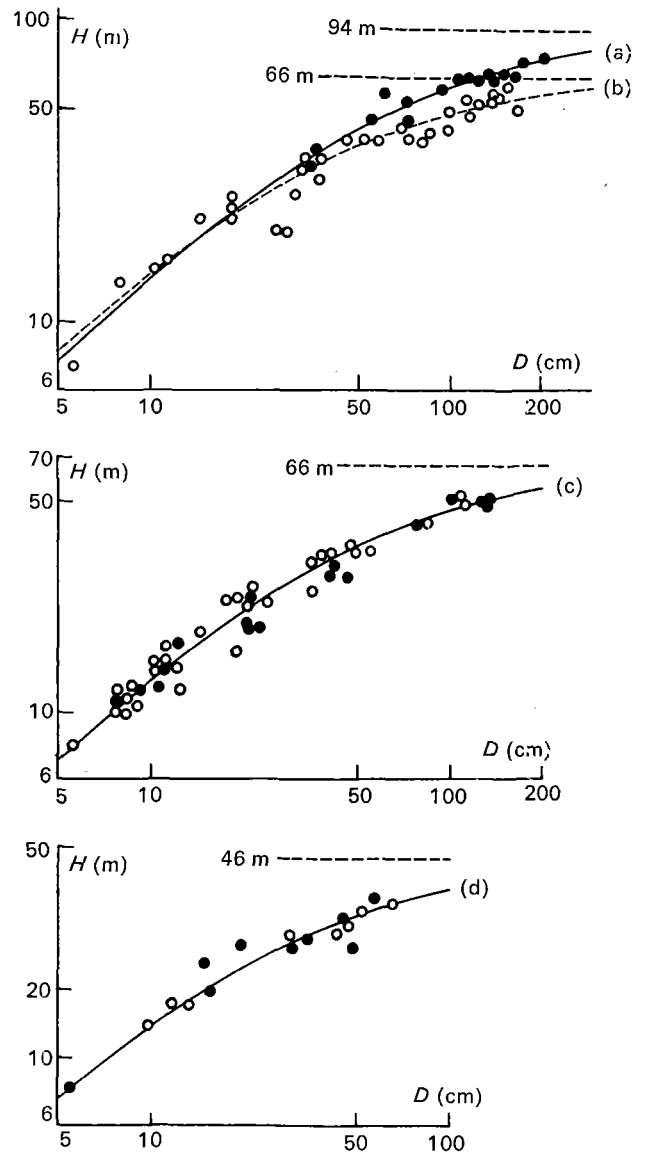


FIG. 10. Tree height-DBH relations observed in different types of undisturbed rain forest in Thailand and Malaysia. Eq. (2) can be fitted to the data as shown by the curves.
 (a) Mixed rain forests of eastern Sabah on well-drained sites;
 (b) Mixed rain forests of eastern Sabah on ill-drained sites;
 (c) Mixed rain forests of southern Thailand (open circles observed at Tale Songhong, and closed circles at Khao Chong);
 (d) Rain forests of West Malaysia under limited conditions (open circles observed in a heath forest on sand deposits at Kuala Rompin, and closed circles in a montane rain forest of Cameron Highland).

TABLE 1. Indirect estimation of biomass of south-east Asian rain forests according to eqs. (2)-(4). H_{max} in the table refers to the maximum tree height actually measured in the forest type concerned

	A	H^*	H_{max}	Biomass density	Leaf biomass density	Above-ground biomass	Leaf biomass
	m/cm	m	m	Γ_T t/ha.m	Γ_L t/ha.m	y_T t/ha	y_L t/ha
Rain forests of eastern Sabah on well-drained sites	1.62	94	76	5.25	0.121	493	11.4
Rain forests of eastern Sabah on ill-drained sites	1.84	66	60	6.77	0.164	447	10.8
Rain forests of southern Thailand	1.57	66	52	4.93	0.112	325	7.4
Hill evergreen forests (Cameron Highlands) and heath forests (Kuala Rompin)	1.77	46	34	6.27	0.150	288	6.9

tion and biomass increase may be greater. Without going further into these relations, we will only mention here the fact that the initial rate of growth of secondary forests observed after clearing tropical humid forests is astonishingly rapid, offering an attractive field for production ecologists.

Turning back to the comparison of the two forests of Ivory Coast and Thailand, the greatest difference is found in the absolute value of gross production rate, 123 t/ha.yr in the latter versus 52.5 t/ha.yr in the former forest. This is not surprising in view of the wide gap between the leaf biomass estimates in the two forests. The leaf area index of 11.2 ha/ha (undergrowth excluded) in the Khao Chong forest is three times as large as that in the Anguédédou forest (3.2 ha/ha). The comparison of the photographs given in the two reports indicates that the Khao Chong forest is apparently more luxuriant than the other.

The climates of Ivory Coast and southern Thailand are quite different, especially in the amount and seasonal distribution of rainfall. As shown by the water balance diagrams proposed by Thornthwaite (1948) in Figure 11, the Anguédédou forest suffers from water shortage much more severely and continually than the Khao Chong forest. Plant communities at Abidjan near Anguédédou must endure two dry seasons in a year, during which a total water shortage of 445 mm. occurs on average, whereas the water deficiency at Khao Chong is restricted to a single dry season of four months and its amount, 254 mm, is well within the moisture storage capacity of normal forest soil (assumed to be 300 mm by Thornthwaite and Hare 1955).

The average annual water shortage at Abidjan is nearly equivalent to that at Chieng Mai of northern Thailand (470 mm), where the climatic climax vegetation is the rain-green monsoon forest. A typical monsoon forest stand near Chieng Mai was found to have a leaf area index of 3.9 ha/ha (undergrowth excluded) that roughly corresponds to 3.2 ha/ha in the Anguédédou forest. Considering that Thornthwaite's formula for

calculating potential evapo-transpiration was derived from observations in herbaceous crop fields and that forests are likely to support greater leaf biomass than herbaceous communities (Kira, *et al.*, 1969a), actual moisture budgets in the tropics might be even tighter than are suspected from Figure 11. Thus there is little doubt that the leaf biomass and primary production in the Anguédédou forest are considerably limited due to water shortage, although the rather even distribution of rainfall in the district makes the forest remain evergreen through the year.

In south-east Asia, the transition from typical rain forest to deciduous monsoon forest is sometimes gradual, and we may distinguish a few intermediate forest types between the two, ranging from so-called evergreen seasonal forest (Richards 1954) to semi-deciduous tall forest.

An evergreen seasonal forest at Chékô on the south-western coast of Cambodia was studied by Hozumi's team in early 1965, although political events prevented them from continuing observation on biomass change. The forest was dominated by more or less isolated big crowns of dipterocarp trees 40-45 m tall, and the closed canopy was formed at about 10 m height above the ground, the reduced height of the closed canopy being an indication of the effect of prolonged dry season. As the water balance diagram of Sihanoukville shows, the dry season brings a quite severe drought. In fact, big crowns of *Dipterocarpus* spp. were observed to become simultaneously leafless for a short period at the beginning of the dry season.

The effect of winter drought was also apparent in the reduction of leaf area index to 5.7-5.8 ha/ha for tree components (7.3-7.4 ha/ha for the whole forest, including ground vegetation), which is much smaller than the corresponding figures in the Khao Chong rain forest, 10.8-11.4 (12.3) ha/ha. There is a danger of a certain overestimation in the latter values since we did not take into account the vertical change of leaf area/leaf weight ratio within a forest canopy (Kira, *et al.*, 1969a) in col-

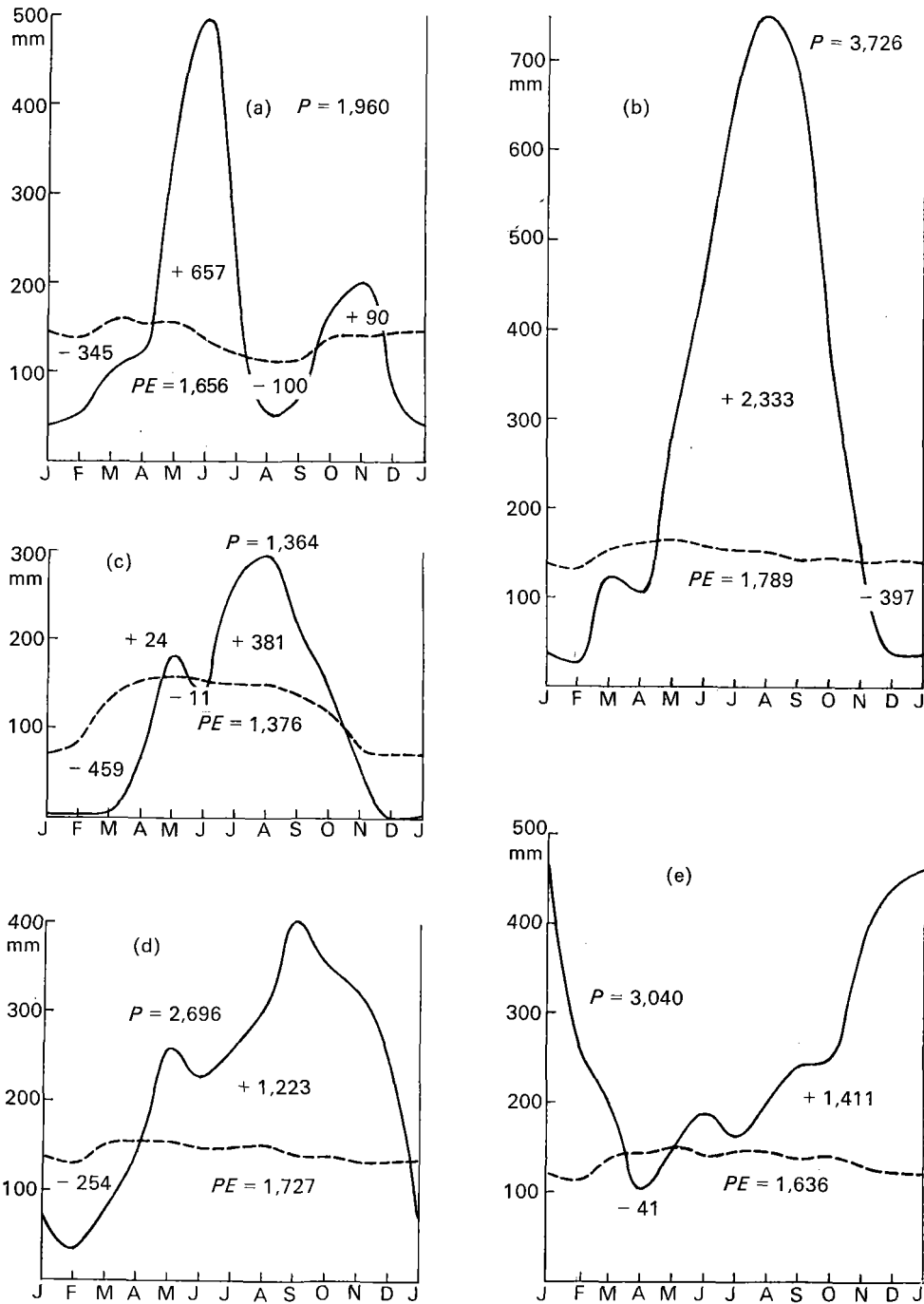


FIG. 11. Water balance diagrams at some selected stations in the tropics. Solid and broken lines represent respectively the annual march of monthly precipitation and potential evapotranspiration. P and PE are the total amounts of annual precipitation and potential evapotranspiration.
 (a) Abidjan, Ivory Coast;
 (b) Sihanoukville, Cambodia;
 (c) Chiang Mai, northern Thailand;
 (d) Khao Chong, southern Thailand;
 (e) Sankakan, Sabah.

lecting leaf area samples at Khao Chong, but we may safely conclude that the Cambodian evergreen seasonal forest is intermediate between the Thailand rain forest and the Ivory Coast forest with respect to its leaf area index. Obviously this sequence corresponds to the different amounts of water deficiency during dry seasons in the three districts.

Hozumi, *et al.* (1969b) tried to estimate the gross production rate in the forest, based on the Monsi-Saeki canopy photosynthesis model (Monsi and Saeki 1953, Saeki 1960) combined with the observations of solar radiation and photosynthetic rates of leaves taken from various parts of forest canopy. The obtained average rate of gross production for two winter months of 1965

amounted to 320 kg dry matter/ha/day. Simply extrapolating this daily rate to a one-year period, we have an estimated annual gross production of 117 t/ha/yr.

This is close to the rate obtained in the Khao Chong rain forest, 123 t/ha/yr, in spite of the above-mentioned difference in the leaf area index estimates. Two probable reasons may be conceived for this apparent contradiction. One is the possible overestimation of leaf area index in the Khao Chong forest mentioned above and another is concerned with the weather conditions during the study period in Cambodia. The winter of 1964-65 was unusually wet and trees were likely to have maintained a vigorous photosynthetic rate, while strong insolation during the dry winter months may have resulted in a production rate greater than the actual average.

In any case, we may reasonably say that the gross productivity of humid tropical forests can reach the level of at least 100 t/ha/yr, and hence the net productivity can be as large as 50 t/ha/yr provided the forest is young and growing rapidly. This conclusion is consistent with hitherto known records of timber produc-

tion in *Eucalyptus* and other rapidly growing trees of the tropics, and suggests that they are by no means exceptional cases.

Finally, mention should be made of the result of the biomass estimation in Table 1, which seems to suggest an increase of productivity from South Thailand through West Malaysia to East Malaysia. This trend is also apparently associated with the change of climate from the monsoon type to the equatorial seasonless climate. The east coast of Borneo, as shown by an example at Sandakan in Figure 11, exhibits the most abundant and even distribution of rainfall through all seasons so far as tropical Asia is concerned. If the leaf biomass estimates of Table 1 are accepted as valid, the most luxuriant south-east Asian rain forests may have leaf area indices amounting to 15 ha/ha and gross production rates over 150 t/ha/yr. Since our theoretical interest in tropical rain forest is mainly concerned with the pattern of biological productivity at its extremity, Table 1 clearly indicates the line of our study in the future.

Résumé

Estimation de la productivité primaire dans les forêts tropicales et équatoriales (T. Kira et H. Ogawa)

La technique d'analyse du tronc, basée sur les cernes d'accroissement annuel, n'est guère applicable aux arbres tropicaux; l'estimation exacte de la biomasse forestière est indispensable pour l'étude de la productivité, d'autant plus que l'augmentation annuelle nette de biomasse dans les forêts mûres climatiques est très faible (2% dans une forêt équatoriale du sud de la Thaïlande, 3% dans une forêt de Côte-d'Ivoire).

Or il a été montré que la biomasse, au-dessus du sol, des arbres des forêts tropicales peut être estimée avec une erreur relative de l'ordre de 5%, même en utilisant une droite de régression n'utilisant que les dimensions linéaires DBH et hauteur, si un nombre suffisant d'arbres échantillons de classes d'âges variées sont abattus et pesés.

Un perfectionnement de la technique de mesure de la productivité forestière est donc nécessaire pour les forêts tropicales et les problèmes qui y sont liés ont été traités ailleurs (Kira, 1969a).

Ici sont discutés certains des problèmes particuliers aux forêts tropicales, qui peuvent réduire la précision de l'estimation de la biomasse.

L'extrême diversité floristique n'est guère un obstacle: dans les forêts de l'Asie du Sud-Est, une seule formule de régression couvre le rapport poids du tronc / D²H de toutes les espèces d'arbres poussant dans le quadrat

choisi (fig. 1); des espèces exceptionnelles, comme *Alstonia spathulata*, qui produit le bois le plus léger d'Asie tropicale, sont sans influence.

L'abondance des lianes (leurs feuilles occupent jusqu'à un tiers de la biomasse totale des feuilles) est un obstacle plus sérieux, bien qu'une corrélation semble exister entre la biomasse d'une liane et le diamètre de sa tige (fig. 2), leur récolte étant particulièrement difficile.

Une hypothèse est envisagée, selon laquelle la réduction des feuilles et branches d'un arbre envahi serait plus ou moins exactement compensée par l'addition des tiges et feuilles des lianes envahissantes, de sorte que des arbres ayant le même D²H supporteraient la même quantité de tiges et feuilles, organes de l'arbre et des lianes additionnés; du point de vue technique, il conviendrait donc de traiter, comme biomasse d'un arbre abattu, celle de l'arbre lui-même plus celle de toutes les lianes qui le recouvrent.

Les figures 3 et 4 illustrent des essais faits dans deux forêts du Sud-Est asiatique; la compensation semble mieux se réaliser pour les feuilles que pour les axes.

Les racines étançons participent d'une manière importante à la productivité du tronc. La figure 5 illustre la structure et les dimensions d'un tronc étançon typique. La structure du tronc étançon est analysée quantitativement (fig. 6, 7 et 8), ce qui permet d'évaluer l'influence de ces étançons (qui est très forte) sur l'estimation de la biomasse du tronc.

Essai d'estimation de la biomasse forestière sans échantillonnage destructif

Un tel essai, basé sur le rapport existant entre la régression H-D (hauteur de l'arbre / DBH) et certaines propriétés fondamentales de structure foliaire (densité de la biomasse, densité du poids des feuilles) étroitement liées à la productivité primaire et à la biomasse, a fourni des formules valables pour des forêts stabilisées ou climatiques (voir fig. 10, p. 316, et tableau 1, p. 317).

Leur application à quelques types de forêts ombrophyles de l'Asie du Sud-Est a révélé que la biomasse des forêts non perturbées tend à augmenter quand on va de la Thaïlande du Sud, sous climat des moussons, vers la Malaisie orientale (Bornéo-Septentrional), où le climat est équatorial et sans saison; le phénomène est parallèle à la hauteur des forêts; les forêts les plus hautes tendent à avoir une plus grande biomasse de feuilles, et de là une productivité primaire plus forte.

Distribution géographique de la productivité primaire sous les tropiques

Les auteurs passent en revue les principaux travaux effectués sur la productivité primaire des forêts tropicales ombrophyles et certaines sources probables d'erreur.

Le premier travail sur la forêt d'Anguédédou, en Côte-d'Ivoire, a donné (Müller et Nielsen, 1965): une productivité brute modérée (52,5 t/ha/an); un large pourcentage de consommation respiratoire (75%); un incrément de la biomasse très lent (3% par an).

Deux ans plus tard, un travail de Kira, *et al.* (1967) sur la forêt réserve de Khao Chong en Thaïlande a donné: une productivité brute bien plus forte (123 t/ha/an); un pourcentage respiratoire du même ordre (77%); un faible incrément de la biomasse (1,6%).

La grande différence de productivité brute s'expliquerait par la différence de surface foliaire (3,2 ha par hectare à Anguédédou, 11,2 ha par hectare à Khao Chong), due à son tour à une différence dans le degré de sécheresse de la saison sèche; les photos montrent que la

forêt de Khao Chong est beaucoup plus luxuriante que celle de Anguédédou. Quant au fort pourcentage de consommation respiratoire et au faible incrément annuel de la biomasse, il apparaît que ce sont là des caractéristiques essentielles des forêts, et spécialement des climats forestiers.

Dans les jeunes forêts en pleine croissance (forêts secondaires), où le rapport de la biomasse des feuilles aux organes non photosynthétiques est plus grand que dans les forêts mûres, l'incrément annuel de la biomasse est beaucoup plus grand: la vitesse initiale de croissance de la forêt secondaire après coupe de la forêt tropicale humide est étonnamment rapide.

Certaines recherches de Hozumi et collaborateurs, interrompues par des troubles politiques, ont été effectuées sur la forêt de Chékô, au Cambodge, dès 1965. C'est une forêt saisonnière sempervirente à Diptérocarpacées (grands *Dipterocarpus* de 40-45 mètres dispersés, dominant un couvert dense de 10 mètres de haut), qui subit une forte sécheresse d'hiver: d'où la réduction de l'index foliaire à 5,7-5,8 ha/par hectare pour les arbres (7,3-7,4 ha/par hectare pour l'ensemble de la forêt). Cette forêt paraît intermédiaire entre Khao Chong et Anguédédou. Une estimation de la production brute donne 117 t/ha/an.

En résumé, on peut estimer raisonnablement que la productivité brute des forêts tropicales humides peut atteindre 100 t/ha/an, et que la productivité nette peut atteindre 50 t/ha/an si la forêt est jeune et à croissance rapide (*cf.* plantations d'*Eucalyptus*).

Une tendance à une augmentation de la productivité se manifeste si l'on passe du climat de mousson au climat équatorial sans saison. La côte est de Bornéo (Sandakan, fig. 11) est la plus régulièrement humide de toute l'Asie tropicale. Si l'on accepte les chiffres du tableau 1, on obtient dès lors, pour la forêt ombrophyte la plus luxuriante, les chiffres suivants: index foliaire, 15 ha par hectare; productivité brute, 150 t/ha/an.

Le tableau 1 indique clairement la voie à des recherches futures.

Discussion

G. BUDOWSKI. One has the impression, from the paper, that increased rainfall in the lowland produces increased biomass. Moreover there seems to be a peak with increased rainfall as seen in certain areas of the tropical lowland American forest where rainfall is exceedingly high (more than 8,000 mm a year). Here, as many measurements show, there is a lowering of the standing biomass, when compared to areas of less rainfall.

T. KIRA. Dans mon exposé, il a été question de forêt de basse altitude; la zone tropicale où s'observe la plus

haute productivité est celle de la zone ennuagée des montagnes.

G. LEMÉE fait des observations sur le terme de comparaison utilisé par l'auteur quant à la forêt ivoirienne: la forêt étudiée par Müller était dégradée (elle a maintenant disparu). L'étude en cours, dans le cadre d'un programme conjoint de l'ORSTOM et du PBI, qui porte sur deux réserves forestières de climax subéquatorial, fournit des valeurs de production annuelle de litière (10 t/ha/an), d'indice de surface foliaire (10 ha/ha) et de

biomasse totale très semblables à celles qui ont été obtenues en Thaïlande.

E. ADJANOHOUN. Les comparaisons établies par l'auteur entre la forêt de Thaïlande et la forêt de Côte-d'Ivoire étudiée par Müller ne sont pas valables, car il ne s'agit pas des mêmes types de forêts. Il existe en Côte-d'Ivoire des forêts analogues à celles de Thaïlande et je voudrais insister sur la nécessité de comparer des types essentiellement comparables réalisés dans des climats analogues

sur des sols également analogues. A l'heure actuelle, la forêt de Côte-d'Ivoire étudiée par Müller a cédé la place à d'importantes plantations de palmier à huile, d'hévéa et de pins tropicaux; les chiffres proposés ne peuvent même plus être vérifiés. De nombreuses réserves botaniques existent en Côte-d'Ivoire et pourraient être le siège d'études poussées dans le cadre du PBI. Le programme dirigé par Lemée devrait s'étendre en tenant compte de ces informations.

Bibliography / Bibliographie

- HOZUMI, K.; YODA, K.; KOKAWA, S.; KIRA, T. 1969a. Production ecology of tropical rain forests in south-western Cambodia. I. Plant biomass. *Nature & Life in South-east Asia*, vol. 6, p. 1-51.
- ; —; KIRA, T. 1969b. Production ecology of tropical rain forests in south-western Cambodia. II. Photosynthetic production by an evergreen seasonal forest. *Nature & Life in South-east Asia*, vol. 6, p. 57-81.
- KIRA, T. 1969. Primary productivity of tropical rain forest. Symposia on IBP Topics, Pan-Pacific Science Association Inter-Congress Meeting in Kuala Lumpur. (In press.)
- ; OGAWA H.; YODA, K.; OGINO, K. 1967. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. IV. Dry matter production, with special reference to the Khao Chong rain forest. *Nature & Life in South-east Asia*, vol. 5, p. 149-74.
- ; SHIDEI, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, vol. 17, p. 70-87.
- ; HARE, F. K. 1955. Climatic classification in forestry. *Unasylva*, vol. 9, p. 51-9.
- WHITTAKER, R. H. 1966. Forest dimensions and estimated production in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, vol. 47, p. 103-21.
- YODA, K. 1967. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. III. Community respiration. *Nature & Life in South-east Asia*, vol. 5, p. 83-148.

Root structure and underground biomass in equatorial forests

Jan Jeník

Department of Botany, Caroline University,
Prague (Czechoslovakia)

CONTENTS

Introduction
The intricate structure of tropical forests
The diversity of root forms
Tree roots
Underground layering and horizontal distribution of tree roots
Estimate of the underground biomass
Description of method
Résumé
Discussion
Bibliography / Bibliographie

INTRODUCTION

This paper endeavours to summarize the available knowledge on root forms and underground biomass in forests of the equatorial zone. The diversity of vegetation types and the variety of soils encountered in this region preclude an attempt to deal with the full range of the topic. Only the zonal formation of rain forest on ferrallitic soils, i.e., "tropical ombrophilous lowland forest" according to Ellenberg and Mueller-Dombois (1967), and the intrazonal alluvial forest on ground-water laterite or gley, i.e., "tropical ombrophilous alluvial forest" (Ellenberg and Mueller-Dombois 1967) were taken into consideration.

The abundance of participating species, and the complicated structure and size of rain forests, make the excavations and quantitative determinations of underground organs fairly difficult. The available evidence and literature are far from matching the corresponding research in European forests (e.g., Köstler, Brückner and Bibelriether, 1968). Many more observations and measurements are needed before a reliable account of tropical roots and underground biomass can be compiled.

However, in the course of the last fifty years, foresters and ecologists working in the tropics realized the eminent role of roots and underground organs in the life of rain forests. Growth rate, nutrition, competition, survival in waterlogged soils, use of the crown humus, etc., are often explained in terms of root structure and root function. Aerial roots amidst the forest interior were frequently taken as a symbol of the luxuriant tropical vegetation. Progressively, casual observations were substituted by purposeful excavations and experiments.

As in other fields of ecology, any root ecological review is bound to be biased by the experience of the author. Though a genuine effort was made to avoid such on-sidedness, the following outline remains under

the influence of the author's interests in the vegetation of equatorial Africa.

THE INTRICATE STRUCTURE OF TROPICAL FORESTS

Without mentioning the helter-skelter of secondary tropical forests influenced by Man, the primeval rain forests, too, possess a complicated structure which makes root studies rather specific. The complexity of the rain forests can be analysed on the basis of various criteria. Life-forms, synusiae, and species populations are frequently used in this connexion (Richards 1952). One more approach deserves attention in analysing the ombrophilous forest. All vascular plants composing this formation possess two kinds of physiologically active organs. Their roots supplying water and mineral nutrition represent a counterpart of leaves housing the photosynthesis. Accordingly two characteristic spheres can be distinguished within the space occupied by the forest ecosystem: the rhizosphere and the phyllosphere.

In temperate forests, the arrangement and mutual delimitation of the above-mentioned spheres are relatively simple. They tend to be organized in a strictly bipolar way, the rhizosphere and the phyllosphere being situated literally as counterparts. The soil and the aerial environment, respectively, form two opposing habitats. Roots are distributed exclusively in the soil. Thus, the soil equals the rhizosphere. The boundary between the two spheres coincides with the surface of the ground (see Fig. 1).

In tropical forests, roots and leaves tend to be

arranged less regularly. In the growth of roots and shoots the geotropism does not play a decisive role. Physical features of the soil and aerial habitat are less sharply delimited. Outliers of the rhizosphere occur anywhere in the above-ground space of the ecosystem. Modified roots can grow and perform their physiological functions on the ground surface, on tree trunks, in the crown humus, and in the open air space. The above-ground roots exposed to light even participate in photosynthesis. Briefly, in the rain forest the rhizosphere and the phyllosphere tend to be interlaced (see Fig. 1).

Constantly high humidity in the interior of the rain forest (wet litter, wet tree bark, wet crown humus, moist air) and the activity of ants, which transport mineral soil from the ground into the tree crowns, are the main ecological factors affecting the above-mentioned interlacing of the rhizosphere and the phyllosphere. However, the evolutionary aspect cannot be omitted. The richness of species of epiphytes, stranglers, and climbers, as well as the variety of root modifications in the rain forest reflect the old age of this formation type.

Two important conclusions can be drawn from the above account. First, the determination of the above-ground biomass in tropical forest must take into account the occurrence of mineral soil contained in crown humus and decaying bark occupied by roots. Separation of organic and inorganic material, as well as separation of living and non-living organic material can be a problem even in estimation of the above-ground biomass. Secondly, since a considerable proportion of roots occurs above the ground, the root biomass cannot be equated with the underground biomass.

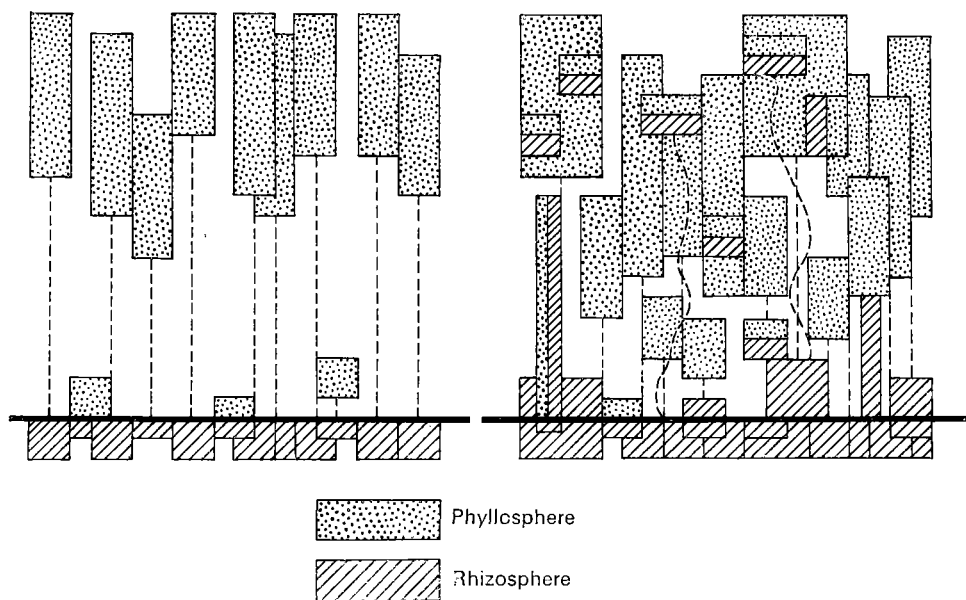


FIG. 1. Diagrammatic interpretation of spatial distribution of the phyllosphere and rhizosphere within the ecosystem of temperate forests (left), and tropical rain forests (right).

THE DIVERSITY OF ROOT FORMS

In equatorial forests, mineral soil, leaf litter, crown humus, disintegrated bark, surface of the bark, surface of the rocks, carpets of mosses, and even the free atmospheric environment serve as habitats for growing plant roots. Root forms of trees and herbs are adapted to these habitats. Their anatomy and morphology have often been subject of thorough examination (Ogura 1940, Troll 1941-42, Jeník 1967, Gill 1969 and others). Much knowledge is available on aerial roots with abnormal shapes which often attracted the attention of ecologists trained in temperate forests. On the other hand, normal underground roots were less frequently studied.

Epiphytes and vines even develop several kinds of roots within the same species. The brush-like roots of many orchids, e.g., *Ansellia africana*, grow in the negative geotropic direction and accumulate organic detritus, mineral soil supplied by ants, and moisture. This is a good example of the "active" role of roots in creating new outliers of the rhizosphere high in the tree canopy. Other orchids, like *Microcoelia caespitosa* (Africa) or *Taeniophyllum zollingeri* (south-eastern Asia), possess green roots which substitute for the shoot in photosynthesis. In tropical America, the suspending roots of many *Araceae* species are a familiar sight in the interior of the forest. Numerous vines of the same family develop clasping roots within the leafy zone in association with nodes.

In ferrallitic soils the ground herbs develop very small root systems which spread in the surface layer. However, in swampy alluvial forests, forbs of the families *Marantaceae* and *Zingiberaceae* can develop extensive systems of roots and rhizomes which play a considerable role in the total biomass of the ecosystem.

Woody climbers and many shrubs and trees of the tropical rain forest frequently form adventitious roots on their trunks and branches. Large woody climbers, e.g., *Salacia* spp. and *Agelaea* spp. in Africa, develop adventitious roots on all loops touching the ground. The abnormal thickening of these roots was studied by Obaton (1960). In *Scaphopetalum amoenum* and *Antho-notha macrophylla* (Jeník 1969), adventitious roots arise on arching shoots, creating a special kind of krummholz. Small trees in the undergrowth can form adventitious roots even within the leafy zone of their terminal branches: thus leaf litter and crown humus accumulating in the bunches of leaves serve as a source of water and nutrition.

The majority of underground roots of woody climbers, krummholz and pigmy trees spread in the surface layer of the ferrallitic soils.

TREE ROOTS

Both from the morphological and the biomass points of view, tree roots are dominant organs in tropical rain forest. Again, the abnormal tree roots are better known

than the usual roots spreading in the soil. Ogura (1940) quotes examples from south-eastern Asia. Jeník and collaborators (various works) described unusual tree roots in tropical Africa. Gill (1969) provided a list of root abnormalities from Porto Rico. Richards (1952) gave a very comprehensive description of the stilt roots and tabular roots (buttresses).

There is no doubt that the majority of abnormal roots develop in permanent swamps where various kinds of breathing roots (pneumatophores) are encountered. Yet the same modifications are encountered in alluvial forest and even in rain forest on ferrallitic soils. In Table 1 the abnormal tree roots of equatorial forests are listed.

The occurrence of abnormal roots interferes with biomass estimates in equatorial forests. Richly branched stilt roots, extensive tabular roots and a thick growth of pneumatophores make calculations of the above-ground timber volume very uncomfortable.

Little is known of features of normal tree roots spread in the soil of the rain forest. Büsgen (1905) examined roots of tropical trees grown in greenhouses. Coster (1932, 1933, 1935) was first to observe the development of roots in an open field; however, most of his observations refer to nurseries and plantations. Interesting data are available for tree crops, e.g., *Theobroma cacao*, *Hevea brasiliensis* and *Camellia sinensis* (Charter 1948, Kerfoot 1962, and others). Many tree species were studied by Kerfoot (1963) in East Africa. *Chlorophora excelsa* was a model tree in rhizological research in Ghana (Mensah and Jeník 1968). Moreover, causal notes on underground roots can be found in many papers dealing with tropical forests.

As to the morphology of these roots, we can distinguish: (a) skeleton roots, which are in a stage of progressed secondary thickening; and (b) distal end-roots, which are formed mainly of primary root tissues.

The end-roots consist of leading roots (macrorrhizae), and their smaller laterals (microrrhizae). The distinction between the macrorrhizae and the microrrhizae, a feature commonly known as heterorrhizis, is less pronounced than in trees of the temperate zone. The majority of subterranean end-roots of tropical trees resemble the end-roots of *Fraxinus* species. However, in *Aeschynomene elaphroxylon*, a leguminous tree growing in permanent swamps of tropical Africa, a well-differentiated heterorrhizis is manifested (Jeník and Kubíková 1969). Root-hairs develop on end-roots less frequently, and the absorptive capacity is concentrated in young end-roots. The ectotrophic mycorrhizae are a rare feature in tropical trees. Their occurrence is limited to a few species of the families *Caesalpinaceae*, *Myrtaceae*, *Fagaceae* and *Pinaceae* (Jeník and Mensah 1967). The endophytic fungi are present in the end-roots of most of the tropical trees (Janse 1897, Redhead 1960), yet their ecological meaning is more on the side of parasitism. An amorphous mucilagenous mantle is a common cover of the end-roots.

TABLE 1. Abnormal tree roots in equatorial forests

Root kind	Brief characteristics
Tabular root	Flattened horizontal roots protruding above the ground, merging in flattened spurs of the tree bole.
Flying horizontal root	Cylindrical horizontal root raised 0.5 to 1.0 m above the ground.
Stilt root	Root arising adventitiously on the lower part of the bole; curving down like an arch, it anchors in the soil and gradually develops as a thick stilt.
Root spine	Thorny structure arising adventitiously on the stem; its length does not surpass 10 times the diameter of the root.
Spine root	Thorny structure arising adventitiously on the stem; its length surpasses 10 times the diameter of the root; stilt root can develop from this organ.
Root broom	Branched cluster of roots arising upright on the tree bole.
Suspending root	Thin root of adventitious origin hanging freely from branches of the tree.
Column root	Root developed from suspending roots anchored in the soil.
Clasping root	Root of a strangler creeping down the tree bole of a host tree; the gradual anastomosis of clasping roots results in the formation of a pseudo-stem.
Peg root	Aerotropic root which protrudes a straight branch above the ground surface.
Stilted peg root	Aerotropic root with a leading aerial branch growing upwards, and a set of aerial laterals anchored in the soil.
Knee root	Aerotropic root growing towards the ground surface and sometimes above the ground surface, and turning back into the soil.
Root knee	A swelling on a horizontal root, extending above the ground surface.

The skeleton roots of tropical trees reflect both the inherited features of the species concerned and the environmental setting of a particular tree. Within the system of skeleton roots we can distinguish superficial horizontal roots, tap-roots and sinkers, i.e., distally situated vertical roots. Oblique "heart" roots radiating from the base of the bole are another form of skeleton roots. The shape and distribution of the skeleton roots vary with the age of the tree. In *Chlorophora excelsa*, for example, the successive development of the skeleton roots shows a marked transition from prominent vertical roots towards more dominant horizontal roots (Mensah and Jeník 1968). Many tropical species start with a sort of tap-root which successively disappears among the thickened heart roots and sinkers. *Shorea repusula* in Malaya can be quoted as an example (Wilkinson 1935).

The form and distribution of skeleton roots in soil serve as a basic criterion in the classification of root systems of tropical trees (Wilkinson 1935). Root morphology, together with the primary and adventitious origin of root primordia, were considered in the classification by Krasilnikov (1968).

With regard to the biomass estimates, a simple classification of root-systems is desirable. The following types of root systems can be distinguished:

1. Root system with large horizontal skeleton roots, sometimes tabular roots, stretching near the soil surface and merging in big spurs or plank buttresses at the tree base, with weak sinkers and less prominent tap-root.
2. Root system with large horizontal skeleton roots bearing well developed sinkers and a prominent tap-root; root spurs less marked (Fig. 2).

3. Root system with a prominent tap-root, numerous "heart" roots, and a network of weak surface roots.
4. Root system with large aerial stilt roots, and a network of weak underground sinkers and "heart" roots.
5. Root system with horizontal roots stretching in the subsoil and bearing aerotropic peg-roots or knee-roots.

Among emergent trees and large trees of the middle layer of the rain forest, types 1 and 2 generally prevail. Type 3 is very common in the lower tree layer, and in small trees of the undergrowth. Type 4 belongs to middle-sized and smaller trees growing in waterlogged soils, occasionally also in ferrallitic soils. Type 5 occurs in permanent swamps only.

UNDERGROUND LAYERING AND HORIZONTAL DISTRIBUTION OF TREE ROOTS

Examination of the underground biomass in equatorial forest is closely connected with the pattern of vertical layering and horizontal distribution of roots in the soil. In the relevant literature a common view is repeatedly expressed that tropical trees possess exceptionally shallow root-systems. Describing the tropical forests of Gabon, and summarizing his vast experience with African vegetation, Chevalier (1916, p. 353) stressed the lack of tap-roots and the prominent shallow-rootedness of the rain-forest trees. A similar conclusion is presented in many papers dealing with equatorial forests and soils of all tropical regions (Schnell 1950, Ahn 1960, Taylor

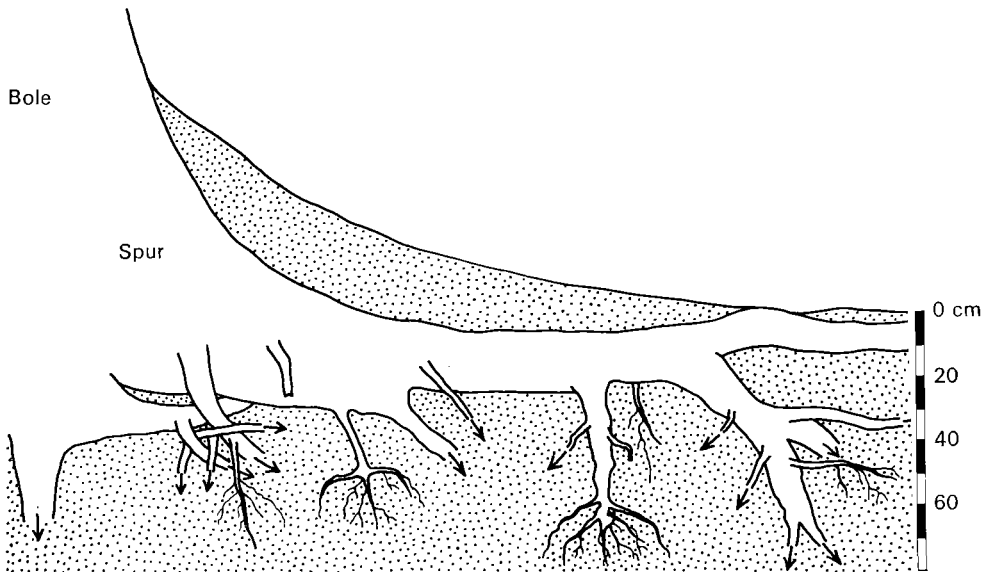


FIG. 2. Distribution of the skeleton roots of an emergent tree of *Chlorophora excelsa* in a ferrallitic soil of the rain forest in Ghana.

1960, Ellenberg 1959, Lemée 1961, Walter 1964, Burgess 1961, and others).

The estimates of the rooting depths in tropical trees are mainly derived from casual observations of wind-thrown trees, and from examination of soil pits prepared for soil survey. Obviously, both these sources of information are not very reliable. Single wind-thrown trees must be expected to be more shallow-rooted than average trees. Soil pits, usually, are situated far from bigger trees in order to avoid larger skeleton roots; consequently, they cannot provide data on root layering within the reaches of larger trees.

In our opinion (Mensah and Jeník 1968) the notion of the shallow-rootedness of tropical forest trees can be accepted only in the sense that the majority of feeding end-roots spread in the surface humus layer which is obviously shallower than the corresponding layer in soils of the temperate forest. Down in the subsoil, the quantity of roots decreases dramatically in a gradient

which is very similar to forests in other regions. Figures 3 and 4 give two examples of such a layering in the rain forest in Ghana. Despite the characteristic properties of ferrallitic soils, the layering of the underground biomass approaches the layering in mesophilous forest in Central Europe (Jeník 1957). However, in a more detailed sampling, the tropical forests would show superficial accumulation of roots in the surface layer of about 2 cm thickness.

The vertical and horizontal distribution of the skeleton roots, too, do not differ substantially from the conditions encountered in temperate forest. In *Chlorophora excelsa*, for example, the development of tap-roots, sinkers and horizontal roots was very much like that of European oaks. In ferrallitic soils, the total depth reached by the tap-root was estimated as 2 to 3 m. In large emergent trees with tabular roots and plank buttresses, the sinkers and the tap-root are weaker and penetrate to approximately 1 m. In waterlogged

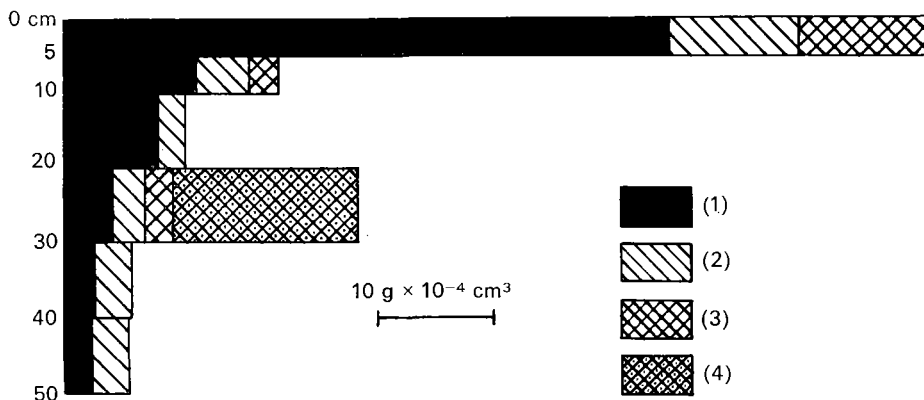


FIG. 3. Layering of the underground biomass in a ferrallitic soil in Ghana.

- (1) Root thickness under 2 mm;
- (2) Root thickness 2 to 5 mm;
- (3) Root thickness 5 to 10 mm;
- (4) Root thickness above 10 mm.

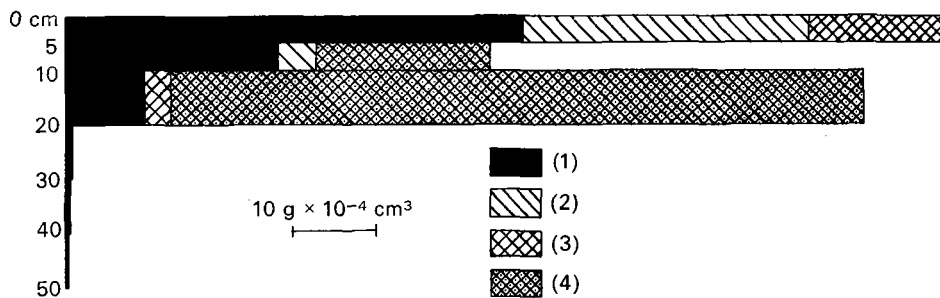


FIG. 4. Another example of vertical distribution of the root biomass in a ferrallitic soil in Ghana.

- (1) Root thickness under 2 mm;
 (2) Root thickness 2 to 5 mm;
 (3) Root thickness 5 to 10 mm;
 (4) Root thickness above 10 mm.

gleys all sinkers and tap-roots end at the depth of stagnating water, forming characteristic broom-like structures.

Generally, the rooting depth of tropical trees is controlled both by heredity and by soil properties. We can agree with Richards (1952) and Kerfoot (1963) that the aeration of the soil profile affects the distribution of roots very much. In layers with a field capacity dropping below 20 per cent, the root biomass decreased dramatically. In gleisols, the increase of root biomass in the subsoil is associated with the pneumatophores.

ESTIMATE OF THE UNDERGROUND BIOMASS

Unlike the single-dominant forests and plantations (Kira and Ogawa 1968, Karizumi 1968), in mixed tropical forests the identification of underground roots according to species is nearly impossible. Only exceptionally do thin end-roots and smaller skeleton roots possess morphological and/or anatomical features which could be practically used in the tedious sorting of roots. Moreover, the number of species and wide range of sizes of trees add to the difficulties in quantitative assessment of the underground biomass. Hitherto, only rough estimates were carried out.

Five successive steps are recommended in order to obtain a rough estimate of the underground biomass in the tropical forest:

1. Estimate of the biomass of larger skeleton roots;
2. Excavation of the soil blocks;
3. Separation of the roots from the soil;
4. Sorting of the roots and dry-weight determination;
5. Calculation and interpretation of results.

DESCRIPTION OF METHOD

Step 1. Within a sample plot, possibly an area of 50 m by 50 m, all larger horizontal roots creeping near the ground can be directly measured, and their volume readily calculated. The portion protruding above the ground must be subtracted from the portion situated under the ground. The size and volume of the tap-roots,

sinkers, "heart" roots and deeply situated horizontal roots is estimated in wedge-shaped soil pits excavated at the foot of representative trees. These trees are selected mainly according to the shape of root spurs, buttresses, stilt roots and surface horizontal roots, suggesting one of the above-mentioned five types of root systems. The wedge-shaped soil transect should be situated between two larger horizontal roots, the depth being greater near the tree base. All larger skeleton roots within a certain volume of soil are removed, dried and weighed. Alternatively, we can calculate the approximate biomass by using the volume and average specific gravity of wood in tropical tree roots. According to our experience 0.6 specific gravity would be a reasonable value for such a calculation.

Step 2. Soil blocks for the estimate of the biomass of smaller skeleton roots and end-roots are situated either at random over the given sample plot or along a transect line connecting two larger trees selected at random. Tree trunks and larger skeleton roots must be avoided. In ferrallitic soils, soil blocks were sampled on an area of 25 cm by 25 cm. In the topsoil, two rectangulars of 5 cm thickness were removed. Lower down, rectangulars of 10 cm thickness were excavated. In ferrallitic soils, 50 cm depth seems to include the majority of roots which could play a role in the rough estimate of the biomass. In view of the expense involved, these soil blocks appear to be a minimum, ten blocks an optimum for the rough estimate of the underground biomass.

Step 3. The separation of roots from soil samples is best done by the method of successive flotation in wash basins. The soaked soil sample is repeatedly stirred, and after sedimentation of heavy mineral particles the roots are sieved out from the water surface. More sophisticated equipment with a set of sieves tends to increase the error, owing to losses of the root fraction which is mixed with the mineral fraction and caught on the sieves or lost in the streaming water.

Step 4. A total estimate of the underground biomass does not require any further sorting of the roots washed from the soil blocks. However, many ecological questions

can be studied only after the sorting of roots, according to their diameter range. Most important is the category of the smallest roots under 2 mm diameter. Also, these roots provide a reliable pattern of vertical layering (Figs. 3 and 4) which is little disturbed by the casual occurrence of larger skeleton roots. As pointed out in the preceding paragraphs, sorting of roots according to their species origin is very difficult. In tropical Africa, *Chlorophora excelsa* possesses end-roots with bright yellow coloration, and older skeleton roots with bright yellow lenticells; despite this, the difficulties encountered in sorting these roots appeared to be insurmountable (Mensah and Jeník 1968).

Step 5. The dry weight of the roots separated from the soil blocks is calculated for the entire area of the sample plot, and the weight of the skeleton roots is added. The result is expressed as the total of the root biomass

per hectare, or as the percentage of the total biomass of the whole ecosystem. In the case of more detailed sorting of roots washed from the soil blocks, diagrams can be drawn similar to those given in Figures 3 and 4.

As to the results actually obtained, very few data on underground biomass in tropical forest were published hitherto. Rodin and Basilevich (1966) and Basilevich and Rodin (1968) published the first estimates derived from scattered data on equatorial forest. The figures presented in their tables correspond to younger stands and secondary forests affected by human interference. In a mature rain forest in Ghana, we have estimated higher values of underground biomass. There were 8 to 10 tons of smaller roots per hectare, and up to 200 tons of larger skeleton roots per hectare. A large emergent tree possesses up to 10 tons of skeleton roots (including their above-ground portions).

Résumé

La structure des racines et leur biomasse souterraine dans les forêts équatoriales (J. Jeník)

Dans la forêt équatoriale, la diversité des formes de racines et leur intrication dans le milieu rendent l'estimation de la biomasse souterraine plus difficile que dans la forêt tempérée.

Si l'on appelle rhizosphère l'espace occupé par les racines, et phyllosphère l'espace occupé par le feuillage, on voit (fig. 1) qu'en forêt tempérée, phyllosphère et rhizosphère sont simplement juxtaposées, la limite de séparation coïncidant avec la surface du sol, tandis qu'en forêt équatoriale, il y a intrication, de nombreuses racines aériennes étant distribuées dans la phyllosphère, au-dessus de la surface du sol. Les deux facteurs écologiques affectant cette intrication de la phyllosphère et de la rhizosphère sont l'humidité constante sous forêt et l'activité des fourmis transportant du sol minéral vers les couronnes des arbres.

Ainsi, dans la forêt équatoriale, les racines des plantes trouvent les habitats les plus divers pour se développer dans les formes les plus diverses et d'autant plus qu'elles peuvent appartenir à des lianes ou à des épiphytes. Les racines des arbres présentent beaucoup de structures anormales; l'auteur en établit la liste (tableau 1); ces structures anormales, et spécialement les racines tabulaires et les pneumatophores, compliquent considérablement l'évaluation de la biomasse aérienne.

Les racines d'arbres sont les organes dominants de la biomasse souterraine. L'étude morphologique du système racinaire des arbres et la forme et l'arrangement des racines squelettales dans le sol (fig. 2) a permis de distinguer cinq systèmes différents (p. 326), qui se rapportent à divers types d'arbres ou à divers types de sols, et qui sont utilisables dans l'estimation de la biomasse.

La stratification, dans le sol, des racines des forêts équatoriales ne diffère pas fortement de celle qu'on observe dans les forêts caducifoliées tempérées. Les racines pivotantes et les sinkers pénètrent à 2-3 mètres de profondeur dans les sols ferrallitiques. L'enracinement en surface souvent mentionné dans la littérature se rapporte à la concentration des racines terminales dans la couche d'humus, dont l'épaisseur ne dépasse parfois pas 2 cm.

Les figures 3 et 4 donnent des exemples d'une telle stratification dans deux forêts denses du Ghana.

En ce qui concerne l'estimation de la biomasse souterraine, elle peut se faire en 5 étapes: (a) estimation de la biomasse des grosses racines squelettales; (b) excavation de blocs de sol (25 × 25 cm) pour l'estimation de la biomasse des petites racines squelettales terminales; (c) séparation de ces petites racines du sol qui les contient; (d) triage des racines et détermination du poids sec; (e) calculs et interprétation des résultats.

Dans la forêt dense du Ghana, la biomasse souterraine est estimée à 200 t/ha.

Discussion

G. BUDOWSKI. Wide generalizations on shallow tropical rooting may not be valid, in the light of present knowledge. On the basis of my experience, tropical rooting compares little to that of the temperate forest because too many different factors exercise an influence, and the exact bearing of each factor has not been sufficiently isolated.

We should equally look for other factors influencing shallowness of roots, particularly in relation to: soil aeration, water saturation and other physical soil characteristics that

affect root penetration; increased rainfall within the same temperature ranges. The example of the natural forests in lowland western Colombia with an average rainfall of over 8,000 mm a year over vast areas was noted as an area with root shallowness because of exceedingly wet conditions. Yet, under the same temperature ranges, the nearly natural forests with about 2,000 mm of annual rainfall have a much deeper root system. The two examples given are of course related.

Bibliography / Bibliographie

- AHN, P. 1960. The mapping, classification, and interpretation of Ghana forest soils for forestry purposes. In: *Proc. Fifth World For. Congr.*, p. 1-10. University of Washington.
- BAZILEVICH, N. I.; RODIN, L. E. 1968. Reserves of organic matter in underground sphere of terrestrial phytocoenoses. In: M. S. Ghilarov (ed.), *Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms*, p. 4-8. Leningrad, Nauka.
- BURGESS, P. F. 1961. The structure and composition of lowland tropical rain forest in North Borneo. *Malay. Forester*, vol. 14, p. 66-80.
- BÜSGEN, M. 1905. Studien über die Wurzelsysteme einiger dikotyler Holzpflanzen. *Flora*, vol. 95, p. 58-94.
- CHARTER, C. F. 1948. *Cocoa soils—good and bad*. Tafo, West African Cocoa Research Institute. 125 p.
- CHEVALIER, A. 1916. *La forêt et les bois du Gabon*. Paris, A. Challamel. 468 p.
- COSTER, C. 1932. Wortelstudiën in de Tropen. I. De jeugdontwikkeling van het wortelstelsel van een zeventigtal boomen en groenbemers. [Root studies in the Tropics. I. The development of juvenile root system of seventy trees and amelioration species.] *Tectona*, vol. 25, p. 828-72.
- . 1933. Wortelstudiën in de Tropen. III. De zuurstofbehoefte van het wortelstelsel. [Root studies in the Tropics. III. The oxygen requirements of the root system.] *Tectona*, vol. 26, p. 450-97.
- . 1935. Wortelstudiën in de Tropen. IV. Wortelconcurrentie. [Root studies in the Tropics. IV. Root competition.] *Tectona*, vol. 28, p. 861-78.
- ELLENBERG, H. 1959. Typen tropischer Urwälder in Peru. *Schweiz. Z. Forstw.*, vol. 110, p. 169-87.
- ; MUELLER-DOMBOIS, D. 1967. Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. *Ber. geobot. Forsch. Inst. Rübel*, vol. 37, p. 21-55.
- GILL, A. M. 1969. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 6. Aerial roots. *J. Arnold Arbor.*, vol. 50, p. 197-209.
- JANSE, J. M. 1897. Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. *Ann. Jard. bot. Buitenz.*, vol. 14, p. 53-201.
- JENÍK, J. 1957. Kořenový systém dubu zimního a letního (*Quercus robur* and *Q. petraea*). [Root system of the oak trees.] *České Rozpr. Akad. Věd., řada mat.-přír. věd.*, vol. 67, no. 14, p. 1-85.
- . 1967. Root adaptations in West African trees. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, vol. 60, p. 25-9.
- . 1969. The life-form of *Scaphopetalum amoenum* A. Chev. *Preslia*, vol. 41, p. 109-12.
- ; HARRIS, B. J. 1969. Root spines and spine roots in dicotyledonous trees of Tropical Africa. *Öst. Bot. Z.*, vol. 117, p. 128-38.
- ; KUBÍKOVÁ, J. 1969. Root system of tropical trees 3. The heterorhizis of *Aeschynomene elaphroxylon* (Quill. et Perr.) Taub. *Preslia*, vol. 41, p. 220-6.
- ; MENSAH, K. O. A. 1967. Root system of tropical trees 1. Ectotrophic mycorrhizae of *Azelia africana* Sm. *Preslia*, vol. 39, p. 59-65.
- KARIZUMI, N. 1968. Estimation of root biomass in forests by soil block sampling. In: M. S. Ghilarov (ed.), *Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms*, p. 79-86. Leningrad, Nauka.
- KERFOOT, O. 1962. Tea root systems. *World crops*, vol. 14, p. 5.
- . 1963. The root systems of tropical forest trees. *Commonw. For. Rev.*, vol. 42, p. 19-26.
- KIRA, T.; OGAWA, H. 1968. Indirect estimation of root biomass increment in trees. In: M. S. Ghilarov (ed.), *Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organism*, p. 96-101, Leningrad, Nauka.
- KÖSTLER, J. N.; BRÜCKNER, E.; BIBELRIETHER, H. 1968. *Die Wurzeln der Waldbäume*. Hamburg and Berlin, Paul Parey.
- KRASILNIKOV, P. K. 1968. On the classification of the root system of trees and shrubs. In: M. S. Ghilarov (ed.), *Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms*, p. 106-14. Leningrad, Nauka.
- LEMÉE, G. 1961. Effets des caractères du sol sur la localisation de la végétation en zone équatoriale et tropicale humide. *Tropical soils and vegetation. Proceedings of the Abidjan Symposium*, p. 25-39. Paris, Unesco (Humid tropics research).
- MENSAH, K. O. A.; JENÍK, J. 1968. Root system of tropical trees 2. Features of the root system of Iroko (*Chlorophora excelsa* Benth. et Hook.). *Preslia*, vol. 40, p. 21-7.
- OBATON, M. 1960. Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. *Ann. Sci. Nat.*, 12^e série, Botanique et biologie végétale, vol. 1, p. 1-220.

- OGURA, Y. 1940. On the types of abnormal roots in mangrove and swamp plants. *Bot. Mag., Tokyo*, vol. 54, p. 389-404.
- REDHEAD, J. F. 1960. *A study of mycorrhizal associations in some trees of Western Nigeria*. Oxford, Forestry Institute, thesis.
- RICHARDS, P. W. 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge, University Press. 450 p.
- RODIN, L. E.; BAZILEVICH, N. I. 1965. *Dinamika organičeskogo veščestva i biologičeskij krugovorot zolnych elementov i azota v osnovnyh tipach rastitelnosti zemnogo šara*. (Dynamics of the biomass and biological cycle of the mineral elements and nitrogen in chief vegetation types of the world.) Moscow-Leningrad, Nauka.
- ; —. 1966. The biological productivity of the main vegetation types in northern hemisphere of the Old World. *For. Abstr.*, vol. 27, p. 369-72.
- SCHNELL, R. 1950. *La forêt dense*. Paris, P. Lechevalier. 330 p.
- TAYLOR, C. J. 1960. *Synecology and silviculture in Ghana*. Edinburgh, Thomas Nelson. 418 p.
- TROLL, W. 1941-42. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen* Bd. 1. Teil 3, p. 2007-2574. Berlin-Zehlendorf, Borntraeger.
- WALTER, H. 1964. *Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung*. Bd. 1. *Die tropischen und subtropischen Zonen*. Jena, Fischer. 538 p.
- WILKINSON, G. 1939. Root competition and silviculture. *Malay. Forester*, vol. 8, p. 11-5.

The primary productivity of equatorial tropical forests in Indonesia

A. Dilmy

Director Emeritus, Herbarium Bogoriense,
Djl. H. Djuanda 18, Bogor (Indonesia)

CONTENTS

Description of the forest stands
Stem biomass
Primary productivity
Productivity of teak forests
Conclusions
Résumé
Bibliography / Bibliographie

Basic scientific research in this matter has not yet been undertaken in Indonesia. The data obtained are results of applied forestry research, together with some data of very simple ecological research carried out before the IBP projects had been started.

DESCRIPTION OF THE FOREST STANDS

Several teams and individual workers have studied different forest stands.

The tropical lowland rainforest of Riau, East Central Sumatra has been studied and described by a team of the Aerial Foto Interpretation Institute. The region where forest occurs is very humid, with a mean annual rainfall of 2,422 mm, mean temperature of 26°C, and mean January and July temperatures of 25° and 25.4°C respectively. Organosols occupy the swamps, while alluvial plains and podzol occupy the drier sites. Two forest types were recognized, the lowland—and the swamp evergreen rainforest. Both are three-storied, the upper storey being 30-50 m, the middle storey 20-30 m and the lower storey below 25 m. The most abundant species were of the genera *Shorea* and *Hopea*. Further species are *Drijobalanops aromatica*, *Cotylelobium* sp., and *Scorodocarpus borneensis*. All the species mentioned above occur almost exclusively on drier sites, while *Palaquium* sp., *Tetramerista glabra* and *Durio carinatus* are found on swampy soil. Other common species are *Koompassia malaccensis* and *Eugenia* sp. The forest is situated along the coastal plain, between 0 and 50 m elevation.

The Semangus rainforest was studied and described by Bianchi and a team of forestry experts in 1965. This forest also is humid but is situated at a higher elevation (150 m). There is more rain: 3,000 mm. Most of the

area is covered by red-yellow-podzolic soil, but along the Keruh river some organosols occur. The forest is dominated by *Shorea leprosula*, *ovalis* and *parvifolia*; further species are *Triomma malaccensis*, *Koompassia malaccensis*, *Hopea menger wan*, *Iringia malayana*, *Scaphium macropodium* and *Dyera costulata*.

The tropical rainforest in north-eastern Kalimantan (Borneo). In 1962, a survey team of Indonesians and Japanese experts worked here. The climate of the area changes from a humid to a monsoon type towards the south. The rainfall in Tarak Kan in the northern part is 3,874 mm, whereas in Sangkulirang in the southern part it is only 1,625 mm. The mean temperature of Tarakan is 26°C; in January the temperature is 25.9° and in July it is 26.3°C. On drier sites, yellow and red-yellow podsol is found while there is clay on alluvial soils and valleys. A lowland rainforest at an elevation of 0-50 m and a midslope-forest at 50-500 m were distinguished. Both forests are three-storied: 55-45 m, 45-25 m and 25-10 m. Dominant trees were species of *Shorea*, *Dryobalanops* and *Dipterocarpus*. Other common trees are species of *Sindora*, *Litsea* and *Canarium*, *Eusideroxylon zwageri* and *Gluta renghas*. In Nunukan, in the northern section *Eusideroxylon zwageri* and *Dyera costulata* were found on wet sites while on drier sites there were species of *Shorea*, *Parashorea* and *Dipterocarpus*.

The natural Agathis forests in the Sampit area, Central Kalimantan. These forests were studied and described by Bakhoven and Dilmy (1942 and 1965). *Agathis borneensis* occurs in three types of forests: the *Agathis forest*, the *Tristania* and the peat-swamp forest, where *Agathis* also grows. The best *Agathis* grows on 10-metre high sand dunes. The mean annual precipitation in the Sampit area is 2,621 mm without a clear dry period.

According to Bakhoven (1942) and Arief and Susi-lowidjojo (1953) the soil in the peat-swamp forest consists of 0.25 to 4 m of peat, overlying a quart-sand layer of about 0.80 m thick, the lower part of which is compact. In the pure *Agathis* forest the soil is sandy and drier: this is also true of the soil in the *Tristania* forest, but here the land is higher.

Dilmy reported that the peat-swamp forest is dominated by *Shorea uliginosa*, *Palaquium* sp., *Combretocarpus motleyi* and *Mezzettia leptopoda*. *Agathis* forest is an almost pure stand of *Agathis borneensis*, with some of the above-mentioned tree species. *Tristania* forest is dominated by *Tristania obovata* and *Agathis borneensis* with some other species of *Eugenia*, *Tetramerista* and *Combretocarpus*.

The tropical montane rainforest of Mount Gede, West Java. This forest complex was investigated and described by Kramer in a study of the natural reproduction and selective cutting of this forest. The area studied is situated at an altitude of 1,100-1,500 m, that is

to say in the cloud zone. The climate is humid, with a rainfall of 4,300 mm per year. The mean annual temperature at Tjibodas is 17.7°C. The soil is andosol (high-mountain soil derived from materials of augiet and hipersten (andesitic). Kramer divided the tree-top layer into 3 stories. The dominant tree species of the upper storey are: *Altingia excelsa*, *Magnolia blumei*, *Michelia velutina* and *montana*, *Castanea* sp., *Quercus* sp., *Eugenia* sp., *Nyssa javanica*, *Schima noronhae*, *Podocarpus imbricata* and *nerifolia* and *Engelhardia spicata*. In the middle storey the following species are abundant: *Rhodamnia cineria*, *Dysoxylum* sp., *Nauclea lanceolata*, *Glochidion* sp., *Elaeocarpus* sp., *Toona sureni* and several *Lauraceae* species. In the lower storey are found: *Callicarpa pentandra*, *Homalanthus populneus*, *Macaranga* sp. and *Mallotus* sp.

STEM BIOMASS

The calculation of stem biomass was based on the standing volume of the trees and the specific gravity reported by Oey (1951). Usually only trees above 35 cm DBH were measured. Results are given in Table 1.

TABLE 1. Stem biomass of some forests in Indonesia

Forest areas and tree species	Volume (m ³ /ha)	Stem biomass (kg/ha)
1. Tropical lowland rainforest, Riau district, Sumatra		
(a) Siak/Mandai complex		
<i>Shorea</i> sp. and <i>Hopea</i> sp.	50.1	32 568
<i>Palaquium</i> sp.	25.2	20 412
<i>Tetramerista glabra</i>	17.3	13 148
<i>Koompassia malaccensis</i>	13.8	13 115
<i>Durio carinatus</i>	12.5	7 250
Other species	79.4	56 230
	198.3	142 723
(b) Dumai complex		
<i>Shorea</i> sp. and <i>Hopea</i> sp.	35.7	23 205
<i>Dryobalanops aromatica</i>	26.4	21 384
<i>Koompassia malaccensis</i>	20.9	19 855
<i>Palaquium</i> sp.	20.1	16 281
<i>Tetramerista glabra</i>	17.1	12 996
Other species	98.7	70 724
	218.9	164 445
(c) Duri complex		
<i>Shorea</i> sp. and <i>Hopea</i> sp.	57.9	37 635
<i>Cotylelobium</i> sp.	33.8	33 462
<i>Koompassia malaccensis</i>	16.8	15 960
<i>Dryobalanops aromatica</i>	13.4	10 854
<i>Eugenia</i> sp.	10.4	9 152
Other species	106.7	76 392
	239.0	183 455

2. The tropical rainforest Semangus, South Sumatra		
<i>Shorea</i> sp. (light)	48.9	24 764
<i>Shorea</i> sp. (heavy)	5.9	4 015
<i>Triomma malaccensis</i>	12.6	9 198
<i>Koompassia malaccensis</i>	8.9	8 455
<i>Hopea</i> , <i>Anisoptera</i> and <i>Dipterocarpus</i> sp.	7.3	5 036
Other species	104.5	76 405
	<u>188.1</u>	<u>127 873</u>
3. The tropical rainforest North East Kalimantan		
(a) Nunukan		
<i>Shorea</i> sp.	187.4	112 440
<i>Dryobalanops</i> sp.	58.2	42 486
<i>Dipterocarpus</i> sp.	27.0	20 250
<i>Eusideroxylon zwageri</i>	11.4	11 856
Other species	149.6	105 490
	<u>433.6</u>	<u>292 552</u>
(b) Tarakan		
<i>Shorea</i> sp.	126.8	76 080
<i>Dryobalanops</i> sp.	29.3	21 389
<i>Dipterocarpus</i> sp.	10.5	7 875
<i>Shorea laevifolia</i>	10.5	8 400
Other species	143.3	100 582
	<u>320.4</u>	<u>214 326</u>
(c) Sangkulirang		
<i>Shorea</i> sp.	58.5	35 100
<i>Dipterocarpus</i> sp.	22.4	16 800
<i>Dryobalanops</i> sp.	6.8	4 964
<i>Eusideroxylon zwageri</i>	5.1	5 304
Other species	153.2	107 990
	<u>246.0</u>	<u>170 158</u>
4. The <i>Agathis</i> forests, Sampit		
(a) The peat swamp forest		
<i>Shorea uliginosa</i>	37.2	23 808
<i>Combretocarpus motleyi</i>	25.2	17 640
<i>Palaquium</i> sp.	21.6	17 496
<i>Mezzettia leptopoda</i>	19.2	12 480
<i>Tetramerista glabra</i>	8.1	6 156
Other species	81.7	54 174
	<u>193.0</u>	<u>131 754</u>
(b) The <i>Agathis</i> forest		
<i>Agathis borneensis</i>	376.8	177 096
<i>Shorea uliginosa</i>	8.4	5 376
<i>Palaquium</i> sp.	7.2	5 832
<i>Tetramerista glabra</i>	4.8	1 560
<i>Tristania obovata</i>	1.5	22 227
Other species	30.5	20 435
	<u>429.2</u>	<u>232 526</u>
5. The tropical montane rainforest, Gede-Pangerango West Java		
<i>Altingia excelsa</i>	240.8	195 048
<i>Magnolia blumei</i> and <i>Michelia</i> sp.	37.8	22 680
<i>Rhodamnia cineria</i> , <i>Schima noronhae</i> <i>Podocarpus</i> sp. and other species	256.2	174 216
<i>Engelhardia spicata</i> , <i>Calo- phyllum teysmannii</i> , <i>Glochidion</i> sp., <i>Elaeocarpus</i> sp. and other species	224.7	157 290
	<u>759.5</u>	<u>549 234</u>

From the available data mentioned above, it can be concluded, that:

- In the Riau district the lowest stem biomass was found in the Siak-Mandai complex (peat swamp area), namely 142,720 kg/ha. In the Dri complex, where the soil is dry-podzolic, we found the highest stem-biomass in the area: 183,455 kg/ha. The Dumai complex with partly dry, partly swampy soil has an intermediate stem biomass value of 164,445 kg/ha.
- In the Semangus forest, where the soil is red-yellow podzolic the stem biomass is still lower: 127,873 kg/ha.
- In Kalimantan we can see that with the decrease of the annual rainfall, the stem biomass decreases from 292,522 kg/ha to 170,158 kg/ha.
- In the *Agathis* forest in the Sampit area, *Tristania* had the highest stem biomass (data lost), then the *Agathis* forest proper (215,139 kg/ha) and the peat swamp forest has a stem biomass of 131,754 kg/ha.
- The maximum value of stem biomass is found in the tropical montane rainforest of the Gede-Pangerango complex in West Java. In this forest also trees with a diameter of 10 cm were taken into account, while in the other forests only trees with a diameter of 35 cm and over were taken into account. The stem biomass of this forest is 5,449,234 kg/ha, while if the trees of less than 35 cm diameter are disregarded the stem biomass is 435,300 kg/ha.

PRIMARY PRODUCTIVITY

The primary productivity of a forest plantation consisting of stands can be determined easily but that of the mixed natural forests discussed in this paper is difficult to determine with the facilities and equipment we have at this moment in Indonesia.

Based on the available data presented in this paper, and accepting that the weight of the timber of trees smaller than 35 cm diameter is as much as the measured trees above 35 cm diameter we estimated that the productivity of the tropical lowland rainforests is around 5,800 kg/ha/year and that of the tropical montane rainforest is around 12,400 kg/ha/year.

The exact data could of course be found by measurements in future years, following the modern methods now applied in Göttingen, Munich and Ardennen.

PRODUCTIVITY OF TEAK FORESTS (*Tectona grandis*)

The productivity of the thinnings is approximately the same as the end productivity, namely maximum 400 (100 m³ timber, 300 m³ firewood) × 0.67 × 1,000 kg = 268,000 kg. Thus total maximum productivity during 80 years = 2 × 268,000 kg = 536,000 kg. Yearly productivity per hectare is 536,000/80 = 6,700 kg.

This amount is not too far from the yearly productivity of the tropical lowland rainforest. The teak forests with lower soilbonita have of course a lower productivity.

CONCLUSIONS

Soerianegara in his paper "The primary productivity of selected forests in Indonesia" attempted to present quantitative information on the stem biomass and productivity of selected natural forests in Indonesia.

Most of the forest stands belong to the tropical lowland rainforest dominated by *Shorea*, *Dryobalanops* and *Dipterocarpus*. These forests were compared with a natural *Agathis* forest in South Kalimantan (Borneo) and a tropical montane rainforest in West Java.

In the lowlands, at an elevation of 0-150 m, the biomass of the tropical rainforest varies from 127,873 kg/ha (tropical rainforest Semangus in South Sumatra (Bianchi)) to 292,522 kg/ha (Riau Archipelago) and is associated with change in drainage, soil type and

species composition. A similar increase in stem biomass was found for the natural *Agathis* forest complex at Sampit, Central Borneo (Bakhoven, Dilmy). In general, higher stem biomass was produced by forests of the drier sites.

In north-eastern Kalimantan a decrease in stem biomass was associated with a decrease in annual rainfall. On the island of Nunukan with a mean annual rainfall of 3,874 mm the stem biomass is 292,522 kg/ha, while at Sangkulirang with a mean annual rainfall of 1,625 mm the stem biomass is only 170,158 kg/ha.

It is estimated that the productivity of the tropical lowland rainforest is around 5,800 kg/ha/year, and that of the tropical montane rainforest around 12,400 kg/ha/year.

Coster and Soerianegara suggested that better photosynthetic efficiency and lower respiration in the montane zone, along with other factors, contribute to a higher stem biomass and productivity of the tropical montane rainforest.

Résumé

La productivité primaire des forêts tropicales équatoriales d'Indonésie (A. Dilmy)

En Indonésie, faute de moyens suffisants pour la recherche du type PBI, les données qu'on possède sur la productivité forestière proviennent d'études sylvicoles combinées à des recherches écologiques très simples. Les informations qu'on possède portent surtout sur le volume des troncs, qu'on peut convertir en biomasse grâce aux tables de gravité spécifique de Oey (1951).

Si l'on considère des forêts climax, la biomasse des troncs est une approche de leur productivité. L'auteur rassemble donc les données obtenues à ce sujet pour cinq grands types forestiers (avec divers sous-types) à Sumatra, Bornéo et Java; après en avoir décrit les caractéristiques climatologiques, pédologiques et floristiques, il donne la somme des volumes et biomasses de troncs à l'hectare des espèces d'arbres dont le tronc a un DBH supérieur à 35 cm (tableau 1).

Aux basses altitudes de Sumatra (0-150 mètres; précipitations annuelles, 2 422 mm) la biomasse des troncs de la forêt dense équatoriale (à dominance de *Shorea*, *Dryobalanops* et *Dipterocarpus*) varie de 128 t/ha à 183 t/ha en fonction du drainage du sol et de la composition floristique; une biomasse supérieure est produite sur les sols les mieux drainés.

A Bornéo, la biomasse des troncs de la forêt dense de l'île de Nunukan est de 292 t/ha pour une pluviosité annuelle de 3 874 mm, et tombe à 170 t/ha à Sangkulirang, où la pluviosité annuelle n'est plus que de 1 625 mm.

Ces forêts denses sont comparées à des forêts éda- phiques d'*Agathis borneensis* de Bornéo (pluviosité, 2 621 mm); le sous-type marécageux sur tourbe a une biomasse de troncs de 132 t/ha, le sous-type des dunes sableuses atteint 233 t/ha.

La forêt dense de montagne équatoriale du mont Gede (altitude 1 100-1 500 mètres; pluviosité annuelle, 4 300 mm), dans l'ouest de Java, à dominance d'*Altingia* et *Magnolia* et riche en *Podocarpus*, est beaucoup plus productrice: la biomasse des troncs atteint 549 t/ha si l'on tient compte des arbres de DBH supérieur à 10 cm, et de 435 t/ha si l'on ne prend que les arbres de DBH supérieur à 35 cm.

Si l'on passe à la productivité annuelle, on estime, pour la forêt dense de basse altitude, un accroissement des troncs de 5 800 kg/ha/an et, pour la forêt dense d'altitude, 12 400 kg/ha/an; la très forte productivité de cette dernière serait due à une meilleure efficacité photosynthétique et à une respiration moins forte (température plus basse).

Bibliography / Bibliographie

- ARDIKUSUMA, R. I. 1954. Plantations of *Shorea javanica* in Java. *Rimba Indonesia*, vol. 3, p. 141-51. (Indonesian with English summary.)
- ; NURKAMAL, M. T. 1955. A plantation of *Shorea leprosula* in Java. *Rimba Indonesia*, vol. 4, p. 299-337. (Indonesian with English summary.)
- BAKHOVEN, A. C. Voorkomen en exploitatie van *Agathis bosch* op Borneo. [The occurrence and exploitation of an *Agathis* forest in Borneo.] *Tectona*, vol. 4, p. 35. (Dutch.)
- BIANCHI, A. T. J. Verslag omtrent de proefbaanopname van 1946 in het boscomplex Semangoes. [Report about a strip survey of a part of Semangus forest reserve in Palembang (Sumatra).] *Tectona*, vol. 34, p. 286-328. (Dutch with English summary.)
- COSTER, Ch. 1937. De verdamping van verschillende vegetatievormen op Java. [The transpiration of different types of vegetation in Java.] *Tectona*, vol. 30, p. 1-124. (Dutch with English summary.)
- DANHOF, G. N. 1946. Forest regeneration around Kuala Lumpur. *Tectona*, vol. 36, p. 327-41. (Dutch with English summary.)
- DILMY, A. 1965. Ecological data from the Sampit area (Central Kalimantan). In: *Symposium on ecological research in Humid Tropics Vegetation, Kuching, 1963*. p. 217-24. Kuching, Sarawak, Unesco Science Co-operation Office for South-East Asia.
- HELLINGA, G. 1950. Data about growth of exotic broad-leaf species in experimental gardens in Java II. *Rep. For. Res. Inst.*, no. 27. (Dutch.)
- JAHN, H. C. 1965. Stock taking of the *Dipterocarp* forest at Sangeh (Bali). *Rimba Indonesia*, vol. 10, p. 17-23.
- JAPING, H. W.; OEY, D. S. 1936. Trial plantation of hardwood species in Gadoengan. *Short Commun. For. Res. Inst.*, no. 55. (Dutch.)
- KRAMER, F. 1926. Onderzoek naar de natuurlijke verjonging en den uitkap in Preanger gebergte bosch. [Research on the natural rejuvenation and clearing of Preanger mountain woods.] *Commun. For. Res. Inst.*, no. 14. (Dutch with German summary.)
- OEY, D. S. 1951. Perbandingen berat dari jenis2 kaju untuk keperluean praktek. [Specific gravity of Indonesian woods and its significance for practical use.] *Rep. For. Res. Inst.*, no. 46. (Indonesian.)
- SOERIANEGARA, I. 1964. The productivity concept in ecology and its significance in the investigation of Indonesian plants. *Warta Penelitian Pertanian*, vol. 2, p. 25-43. (Indonesian with English summary.)
- WЕСК, J. 1959. Regenwälder, eine vergleichende Studie forstlichen Produktionspotentials. *Die Erde*, vol. 90, p. 10-37.

Production potentielle ligneuse en région soudano-guinéenne

J. Parkan

Ingénieur docteur, expert de l'Unesco,
B. P. 119, Bamako (Mali)

Dans mon bref exposé, je me permettrai de présenter les résultats d'une recherche sur la productivité ligneuse potentielle de différents types de forêts en région soudano-guinéenne.

Les travaux de recherche sur le terrain ont été faits de 1960 à 1963. Le but essentiel en était d'apprécier la production ligneuse sans être obligé de procéder à de nombreux et coûteux travaux d'inventaire forestier sur tout le territoire de ladite zone.

La région soudano-guinéenne étant climatiquement plus ou moins homogène, il convenait de se baser sur un indice climatique rendant compte de la corrélation existant entre le climat et la production ligneuse. J'ai examiné, tout d'abord, la convenance (conformité) des deux indices, celui de Weck (dit approprié) et celui de Paterson. Cette comparaison basée sur les données climatologiques provenant de 31 stations météorologiques permanentes et sur celles de l'accroissement annuel du bois en m³/ha qui ont été obtenues pendant l'inventaire de près de 140 objets de sondage (placettes d'échantillonnage, parcelles d'expériences ou massifs forestiers inventoriés en vue d'être exploités) a montré que l'indice empirique de Paterson exprime au mieux la liaison climat-production plus que celui de Weck.

L'indice en question est donné par la formule suivante:

$$I_{vp} = \frac{P \cdot T_v \cdot G \cdot E}{T_a \cdot 12 \cdot 100}$$

- où P = pluviosité moyenne annuelle en millimètres.
T_v = température moyenne mensuelle du mois le plus chaud de l'année, en degrés centigrades.
G = nombre de mois de la saison de végétation.
E = facteur de réduction pour évapotranspiration exprimant en pourcentage la valeur du rapport de la radiation solaire au pôle à la radiation à la station considérée.
T_a = écart en degrés séparant les températures

moyennes mensuelles du mois le plus chaud et celui le plus froid.

L'indice de Weck est synthétisé dans la formule suivante:

$$I_w = \frac{\Delta T \cdot S \cdot P \cdot (G-2)}{T_v - 10}$$

où ΔT = différence en degrés entre le maximum moyen des températures diurnes et le minimum moyen des températures nocturnes du mois le plus chaud de la saison de végétation.

S = longueur moyenne des jours pendant la saison de végétation, en heures.

P = pluviosité moyenne annuelle en millimètres.

G = nombre de mois de la saison de végétation.

T_v = température mensuelle moyenne du mois le plus chaud de la saison de végétation.

Étant donné la très grande diversité que l'on trouve dans la production ligneuse forestière de la région étudiée, diversité due à l'intensité assez variable de la gestion forestière, on a étudié séparément les trois catégories de la forêt soudano-guinéenne.

1. Peuplements forestiers artificiels réguliers, composés d'espèces introduites, à croissance rapide (*Tectona grandis*, *Gmelina arborea*, eucalyptus divers, *Cassia siamea*, etc.), avec une révolution courte, de douze à trente-cinq ans, la gestion forestière et l'aménagement intensif. La production ligneuse y était exprimée en accroissement annuel moyen (en m³/ha) du bois fort.
2. Forêts denses humides hétérogènes, englobant les peuplements inéquiennes d'origine climatique ("formations forestières fermées climatiques"). Ces forêts sont soumises à une gestion conventionnelle beaucoup moins intensive que les peuplements de la catégorie précédente. La production ligneuse y était donnée en accroissement annuel courant (en m³/ha) du bois d'œuvre et d'industrie.

3. Forêts mixtes ouvertes composées essentiellement de savanes boisées, arborées et arbustives ("formations mixtes forestières et graminéennes"). Ces forêts ne sont pratiquement pas traitées, étant protégées d'une façon plus ou moins efficace contre les feux de brousse. L'accroissement annuel courant est exprimé en m³/ha du bois fort.

La relation entre les indices de Paterson et la production ligneuse forestière a été définie par une équation exponentielle:

$$Y = KX^b$$

Cette fonction transformée en logarithmes et dessinée sur papier bilogarithmique devient très remarquablement une droite.

Dans la région étudiée, les indices "I_{cvp}" varient de 900 à 12 000. La production potentielle ligneuse a les amplitudes suivantes: de 9 à 32 m³/ha/an dans les peuplements artificiels (catégorie 1); de 4 à 11 m³/ha/an dans les forêts denses humides hétérogènes (catégorie 2); de 0,2 à 1,8 m³/ha/an dans les savanes (catégorie 3).

L'analyse statistique de la corrélation entre l'indice de Paterson et la production ligneuse a montré une bonne concordance entre ces deux facteurs. Cet indice empirique convient donc pour apprécier séparément la production forestière selon l'intensité diverse de la gestion forestière. Il est évident que l'accroissement d'un peuplement composé d'une espèce à croissance rapide bien adaptée aux conditions écologiques de la région fait parfois le double ou le triple de celui d'un peuplement naturel local. L'aménagement de la forêt joue un rôle important dans la production forestière en zones tropicales, plus important que dans les régions tempérées.

D'autre part, il est bien entendu que ce système de Paterson n'est pas utilisable pour les formations forestières édaphiques, notamment pour les mangroves, forêts périodiquement inondées et forêts marécageuses tropicales. Dans de telles forêts, on trouve des conditions écologiques beaucoup moins uniformes et l'emploi de la liaison climat / production ligneuse est devenu statistiquement non significatif.

L'indice de Paterson ne peut s'appliquer qu'à des unités de gestion forestière assez grandes. La détermination de la production forestière d'une station écologique selon cet indice devient impossible.

La production potentielle ligneuse, calculée pour une

superficie de 56 000 km² de terres forestières (en République de Guinée) pouvant porter une végétation forestière permanente, atteignait 14 millions de m³.

Pendant mon séjour en Guinée, je me suis occupé aussi de la détermination de la production des forêts édaphiques dites "mangroves". Du point de vue de l'aménagement forestier, on peut distinguer quatre principaux types de la mangrove guinéenne:

A. Mangrove à grand palétuvier rouge — *Rhizophora racemosa* — composée de trois quarts au moins de palétuviers rouges. La hauteur du peuplement varie de 7 à 12 mètres.

B. Mangrove à petit *Rhizophora racemosa*, composée de 50% au moins de ce palétuvier. La hauteur moyenne est de 3 à 4 mètres.

C. Mangrove à grand palétuvier blanc — *Avicennia nitida* — composée de 75% de cet arbre.

D. Mangrove à petit *Avicennia nitida*, d'une hauteur moyenne de 3 à 4 mètres.

La superficie d'ensemble de la mangrove a été estimée à 353 200 hectares. L'examen de clichés photo-aériens a démontré l'existence de 18 900 ha du type A, qui seul présente un intérêt économique. Cette superficie offre 1 228 000 tonnes de bois exploitable du palétuvier rouge. La moyenne par ha est donc de 64,98 tonnes, ce qui correspond à 57,5 m³ de bois à l'état vert.

Dans la mangrove des autres types (B, C, D), le volume exploitable de bois sur pied par hectare varie de 0,40 à 0,81 tonne, équivalant à 0,32 à 0,70 m³ de bois à l'état vert.

Une exploitation abusive de la mangrove en Guinée, sans aménagement préalable, a conduit au remplacement du *Rhizophora racemosa* par l'*Avicennia nitida*, dont le bois n'est pas, technologiquement ni économiquement, appréciable. Dans le domaine des pâtes blanchies, le *Rhizophora* présente de l'intérêt sous forme de papier d'impression. Mais le stock actuel de ce bois n'est pas suffisant pour alimenter une usine cellulosique tropicale avec une capacité de production rentable. Comme le mazout a chassé le bois de chauffe et le butagaz le charbon de bois, provenant presque uniquement de la mangrove autour des grands centres d'habitation, il conviendrait de transformer de vastes étendues de sols à mangrove et de les exploiter avantageusement après leur assainissement sous forme de rizières ou de plantations industrielles en niaouli, *Melaleuca leucadendron*.

Summary

Potential timber production in the Sudan-Guinea region (J. Parkan)

In the climatically more or less homogeneous Sudan-Guinea region, the correlation between the climate (data from 31 meteorological stations) and timber production

(survey of 140 stands) may best be expressed by Paterson's index:

$$I_{cvp} = \frac{P \cdot Tv \cdot G \cdot E}{Ta \cdot 12 \cdot 100}$$

As productivity varies greatly owing to the great

variations which occur in the intensity of forest management, three categories of the Sudan-Guinea forest were studied separately for their productivity (in cubic metres of large timber or building timber per hectare):

1. Regular artificial stands composed of rapid-growing introduced species (category I).
2. Dense, humid, heterogeneous climatic forests (category II).
3. Woodlands, mixed grass-and-forest formations (category III).

The relationship between Paterson's indexes and timber production has been defined by an exponential equation

of the type $Y = KX^b$, which when transferred to bilogarithmic paper gives a straight line.

For indexes I_{cvp} lying between 900 and 12,000, the range of potential timber production is as follows:

Category I: 9-32 m³/ha/yr

Category II: 4-11 m³/ha/yr

Category III: 0.2-1.8 m³/ha/yr.

This system is only applicable to fairly large units of forest management and is not valid for edaphic formations such as mangroves. The author says a few words about the mangroves in Guinea (353,200 hectares), their timber production, changes they are at present undergoing and the possibilities of exploiting them.

Discussion

P. DUVICNEAUD. Pour la catégorie 3, vous parlez de forêts mixtes ouvertes composées essentiellement de savanes boisées arborées ou arbustives (formations mixtes forestières et graminéennes). Considérez-vous ces formations comme naturelles ou anthropogènes?

J. PARKAN. La catégorie 3 (forêts mixtes ouvertes) est la catégorie qui peut être considérée presque uniquement comme anthropogène. Les savanes boisées que j'ai rencontrées en Guinée ne sont donc pas climatiques, étant donné la très forte pression démographique dans ce pays.

Bibliographie / Bibliography

BRYAN, M. 1943. *Area determinations with the modified acreage grid*. Washington, U. S. Forestry Enterprises N. W.

HART, M. G. R.; CARPENTER, A. J.; JEFFERY, J. W. O. 1963. Problème d'assainissement des mangroves salines en Sierra Leone. *Rapport du Comité régional ouest-africain pour la conservation et l'utilisation des sols*. Londres, CROACUS.

PARKAN, J. 1965. Porosty Guinejského mangrove a jejich hospodářský význam [Importance économique de la mangrove en République de Guinée]. *Sborník Vědeckého Lesnického Ústavu Vysoké Školy Zemědělské v Praze*, n° 8, p. 353-71. (En tchèque.)

—. 1968. Potenciální dřevní produkce lesů v Guinejské republice a stupeň jejího současného využití [Production potentielle ligneuse des forêts en République de Guinée; degré de son utilisation]. *Sborník Vědeckého Lesnického Ústavu Vysoké Školy Zemědělské v Praze*, n° 11, p. 197-224. (En tchèque.)

PATERSON, S. S. 1956. *The forest area of the world and its potential productivity*. Göteborg University. 216 p.

**8 Synthèse : productivité
primaire des forêts du monde**

**8 Synthesis : world forest
primary productivity**

World forest productivity, its basic regularities and relationship with climatic factors

N. I. Bazilevich, A. V. Drozdov, L. E. Rodin
Dokuchaev Soil Institute, Moscow; Geographical Institute,
Academy of Sciences of the U.S.S.R., Moscow;
Komarov Botanical Institute, Academy of Sciences
of the U.S.S.R., Leningrad (U.S.S.R.).

CONTENTS

Methods of productivity mapping
Geographical regularities governing distribution of
annual productivity of the earth's forests
Résumé
Bibliography / Bibliographie

The green photosynthesizing and, partly, chemotrophic plants are the most significant creators of organic matter. Plants comprise about 99 per cent of all the earth's organic matter.

The available data on the productivity of the vegetative cover make possible their mapping, which helps to elucidate the regularities governing the geographical distribution of plant productivity and to better handle the vast amount of material.

METHODS OF PRODUCTIVITY MAPPING

The map of world vegetation from the atlas for teachers which is being prepared for publication has been used as the basis for compiling the productivity maps. Some additional material has been taken from the continental vegetation maps published in the *Physico-Geographical Atlas of the World* (1964).

At the same time, because of incompleteness of data (mainly for the tropical and subtropical zones), we had to unite similar types of vegetation and to schematize their contour lines and basis. The following types of vegetation (31) are enclosed on the maps by contour lines and denoted by Arabic numerals:

1. Arctic deserts, arctic tundras and subarctic meadows and swamps.
2. Tundras.
3. Mountain tundras.
4. *Forest tundra*¹ (and the coastal grassland vegetation).
5. *Northern taiga forests*.
6. *Middle taiga forests*.
7. *Southern taiga forests*.
8. *Broadleaved-coniferous forests (including mountain ones)*.

1. The *forest types* listed here.

9. *Aspen-birch subtaiga forests.*
10. *Broadleaved forests (oak, beech, etc.).*
11. *Subtropical broadleaved and coniferous forests (including mountain ones).*
12. *Xerophytic woodlands and shrubs, mountain communities.*
13. Forest steppes (meadow steppes).
14. Temperate dry and dry steppes (including mountain ones).
15. Pampas and herbaceous savannas.
16. Arid steppes.
17. Subboreal sagebrush deserts.
18. Subboreal saltwort deserts.
19. Subtropical semi-deserts.
- 19a *Desert woodland (Haloxyloneta).*
20. Subtropical deserts.
21. High mountain deserts.
22. Alpine and subalpine meadows.
23. *Moist evergreen tropical rain forests.*
24. *Alternmoist deciduous tropical forests.*
25. *Tropical xerophytic woodlands.*
26. *Tropical savannas.*
27. Tropical deserts.
28. *Mangroves.*
29. Solonchaks.
30. *Subtropical and tropical herbaceous-woody thickets of the tugai type.*

It is mainly the zonal types of vegetation which are under review. For clarifying a number of peculiarities we used also some materials on the characteristic interzonal types.

Productivity, as well as other quantitative characteristics, are shown on the maps by hatching (the higher the above indices, the denser the lines).

It is clear that the aggregate annual increments of the above-ground and underground parts of plants communities (as well as other indices) may prove to be similar for quite different types of vegetation. For instance, in the dry deserts and in the northern taiga the annual increment is 4-6 t/ha; the dry masses of green assimilating organs in grassy savannas and subtropical rain forests (in hardwood forests) as well as in northern and middle taiga dark coniferous forests are very close to each other, reaching about 6-12.5 t/ha.

The quantitative values of different indices vary rather widely in the different vegetation types of the continents. With the object of making a better survey of all this variety, a numerical scale from T to X was proposed (Bazilevich and Rodin 1964) in which the lowest productivity was allotted the numbers I-IV, the middle range V-VII and the highest VIII-X. It is obvious that the quantitative values, corresponding to certain numbers of the scale, are subject to change. If, for example, an aggregate annual increment of <1 t/ha corresponds to number I and that of >50 t/ha corresponds to number X, the increments of green parts of the same plant communities will be equal to <0.5 t/ha and >20 t/ha respectively.

GEOGRAPHICAL REGULARITIES GOVERNING DISTRIBUTION OF ANNUAL PRODUCTIVITY OF THE EARTH'S FORESTS

Before discussing the geographical regularities of the aggregate annual increment distribution of the terrestrial plant communities (of their above-ground and underground parts), let us examine the distribution of the green assimilating organs in the different types of forests (Fig. 1). To some extent, such data permit a relative appraisal of the significance of the photosynthesizing apparatus of different plant communities, depending upon their type and occurrence in various bioclimatic zones.

The lowest amount of assimilating organs is found in desert woodlands (*Haloxyloneta*): 0.3-1 t/ha (number III). Here the development of assimilating organs is limited by an extreme shortage of moisture.

The lowest numbers (according to the above scale) characterize the desert plant communities, including arctic deserts (numbers I and II).

The amount of assimilating organs in the open woodlands of the subtropical belt is higher (1.6-2.5 t/ha; number V).

In the forest tundra, in the small-leaved and broad-leaved forests, the production of green mass is still higher (2.6-6 t/ha; numbers VI-VII). In the subtropical broad-leaved forests, tropical open woodlands and mangrove forests it may reach 12.5 t/ha. In the coniferous-taiga forests it is of almost the same order.

The highest quantity of green mass (12.6-50 t/ha) has been recorded in the rain evergreen forests (both the true ones and those of changeable humidity) as well as in the herb-tree-bush communities of the tugai type in tropical and subtropical zones.

Thus, the accumulation of the mass of green photosynthesizing organs is regulated, firstly, by the amounts of light, heat and moisture and, secondly—but in no less degree—by the biological peculiarities of edificators composing the phytocoenoses.

The latter circumstance becomes especially evident when we compare the production of green parts in such different types of vegetation as, for example, savannas and coniferous taiga forests.

At the same time a clear tendency towards an increase in the amount of green organs can be traced from northern latitudes to southern ones in the deciduous forest which is, evidently, associated with the duration of the vegetation period.

The correlations between this factor (and the degree of moistening) and the aggregate annual increment are still more obvious.

Examination of the schematic map of the aggregate annual increment (Fig. 2) shows that the mass of organic matter annually created due to photosynthesis increases in the direction from the northern latitudes to the temperate zone (from the forest tundra to the taiga,

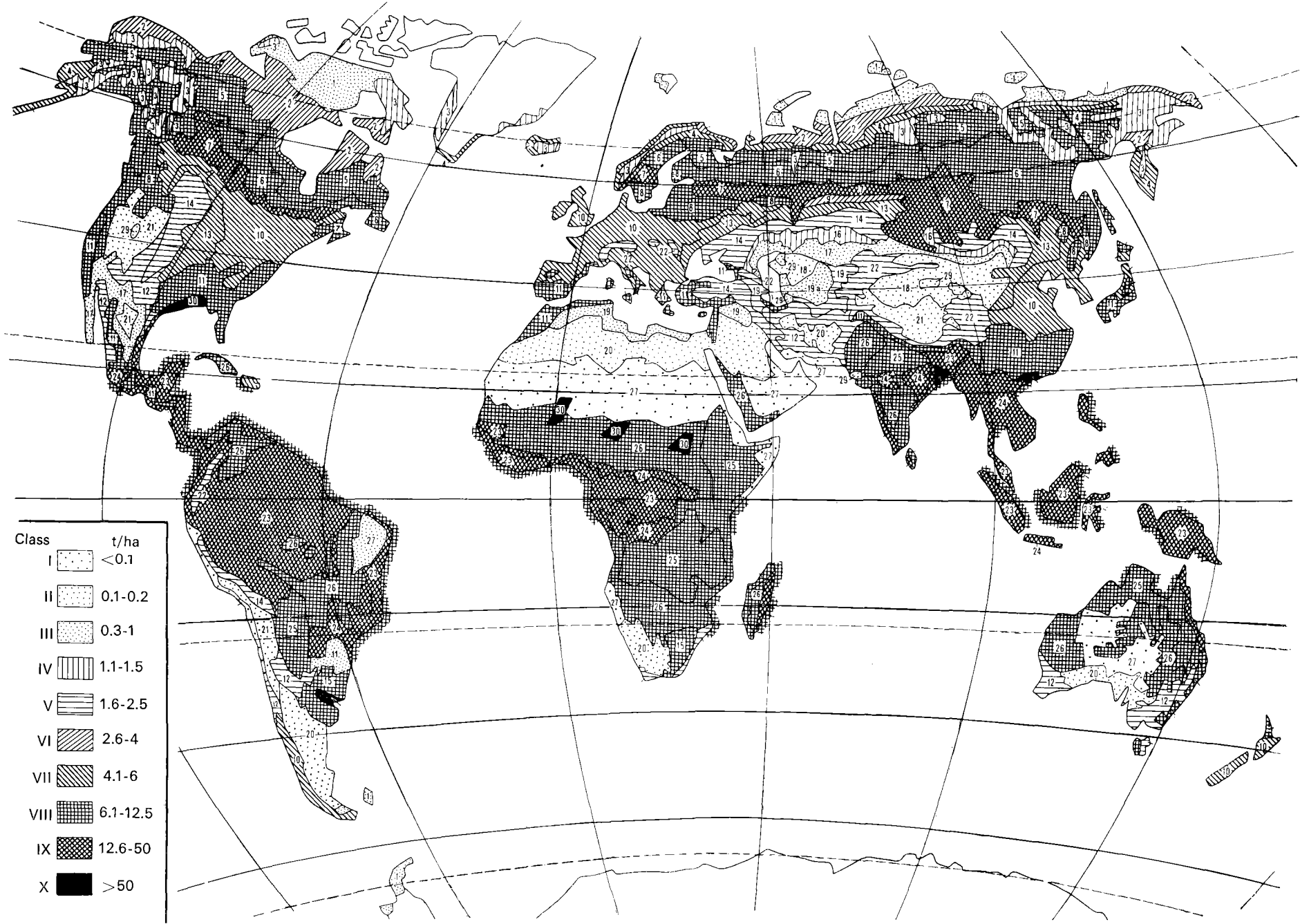
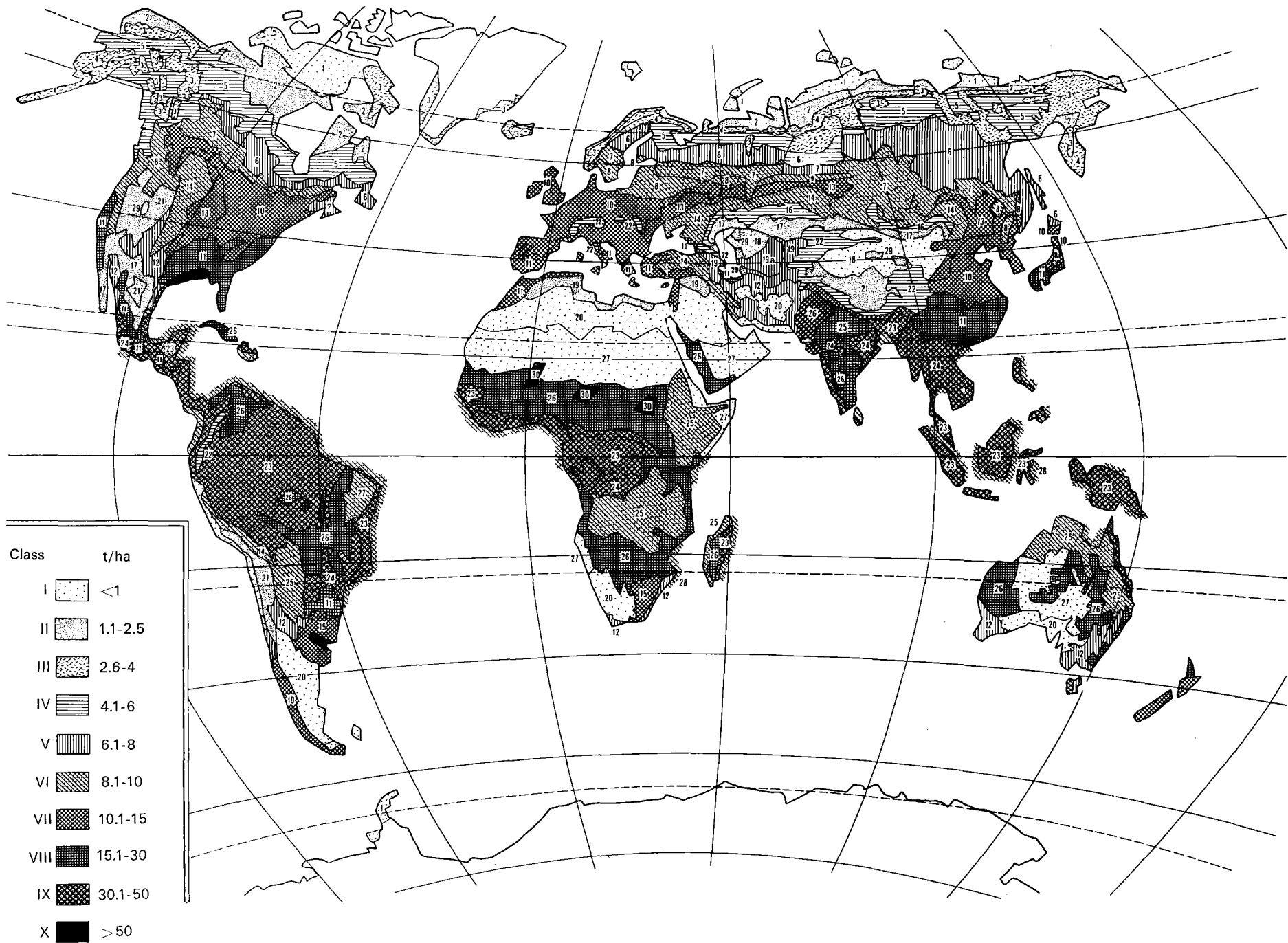


FIG. 1. Distribution of the green assimilating organs (t/ha, dry matter).



mixed and broad-leaved forests from 1 t/ha to 5 t/ha). Further to the south, due to increasing aridity in the temperate dry steppes, the annual increment falls to 8.1-10 t/ha. It falls still more in the desert woodlands— to 6-8 t/ha (number V).

Further south again, the annual increment increases once more: in the tropical woodlands, up to 8.1-10 t/ha (number VI), and especially in the subtropical forests; up to 10.1-15 t/ha (number VII) in the Mediterranean xerophytic forests; and up to 30 t/ha in the subtropical rain forests (number VIII).

The quantity of annual productivity is even higher in the tropical evergreen rain forests and those of changeable humidity where it reaches 30.1-50 t/ha (number IX).

The maximal annual increment (> 50 t/ha; number X) is characteristic of the woody-herbaceous communities of the tugai type growing within the tropical and subtropical zones (in the mouths of the Ganges and Mississippi, areas flooded by the White Nile, etc.). These habitats are distinguished by the extremely favourable combination of heat, moisture and inflow of nutrients.

Therefore, the annual production of the zonal types of forests stands in the closest relation to the distribution over the land surface of heat and moisture and, particularly, to the over-all effect of these factors.

The third factor determining plant productivity, i. e. inflow of nutrients, manifests itself with an exceptional clearness in the intrazonal types of forest vegetation singled out in accumulative landscapes.

Turning to the data on the annual increment of only the green assimilating parts of terrestrial forest communities (Fig. 3), we see that these values are also in close correlation with the distribution of heat and moisture over the surface of land. The geographical regularities of the annual increment of the green mass of different types of forests are virtually the same as those of the aggregate annual increment.

The relationships between the productivity of plant communities and hydrothermal régime of a territory have been considered by Grigorjev and Budyko (Grigorjev 1954, Budyko 1956, Grigorjev and Budyko 1956, 1965).

These authors proposed to estimate the influence of heat and moisture on plant productivity by means of the annual values of the radiation balance (R kcal/cm²/year) and the radiation index of aridity denoted by R/Lr , where Lr is the quantity of heat required to evaporate the total annual precipitation (r = precipitation, L = the latent heat of the phase changes). Grigorjev and Budyko have formulated the following assumptions:

1. The productivity of plant communities reaches its maximum at an optimal value of R/Lr approaching 1 and decreases at R = constant, when R/Lr ratios deviate from the optimal value.
2. At the optimal value of the R/Lr ratio, the greater the absolute values of R and Lr the higher is the plant productivity.

Grigorjev and Budyko used mainly the materials on the increment of the above-ground mass of the plant communities of the U.S.S.R. Recently, some materials have been accumulated which characterize the aggregate (above-ground and underground) increment of vegetation in the different regions of the world (Rodin and Bazilevich 1965). It seems expedient to compare these as well as more recent data with the climatic indices R and R/Lr .

But let us first consider in greater detail the indices we are to compare. It is evident that a value of the aridity index exceeding 1 implies "excess" heat and inadequate moistening. But if the value of the index is less than 1, the "excess" of moisture will cause overmoistening. These considerations will be justified and comparison of different regions according to their radiation aridity index will be possible if the compared territories are characterized by almost similar topography and are sufficiently large, and the index is calculated from long-term average data.

However, one must bear in mind that the average long-term indices still do not fully characterize seasonal climatic peculiarities. For instance, equal annual amounts of precipitation in different areas do not exclude their uneven seasonal distribution, although the annual aridity indices for these areas (at equal values of R) will be the same. At the same time, the seasonal values of R/Lr will differ greatly. The last circumstance may stipulate considerable differences in the productivity of these areas and different increments will correspond to the same values of the aridity index. As for the radiation balance in those regions where the cold season is a "non-vegetative" one with negative R , its annual value there usually almost corresponds to that of the vegetation period (Budyko 1956).

The enumerated properties of the climate parameters used determine the following requirements for the productivity indices: they must represent the average productivity of the territory whose hydrothermal régime is estimated by parameters R and R/Lr (when such data are lacking, one may use the data on the zonal communities which are in dynamic equilibrium with the environment). As the most expressive characteristic of productivity one must use the aggregate (above-ground and underground) annual increment of the phytomass, calculated as the weight of dry organic matter on the defined area.

In accordance with these requirements, we have selected some data on productivity of plant communities (Table 1).

Now let us analyse the results of our comparison of values of the aggregate annual increment with the hydrothermal régime (Figs. 4, 5, 6). The indices R and R/Lr have been calculated from the data contained in the *Atlas of Heat Balance* (1963) and reference books on climate.

The relationship between productivity and availability of moisture (Fig. 4) in the warm thermal zone is similar

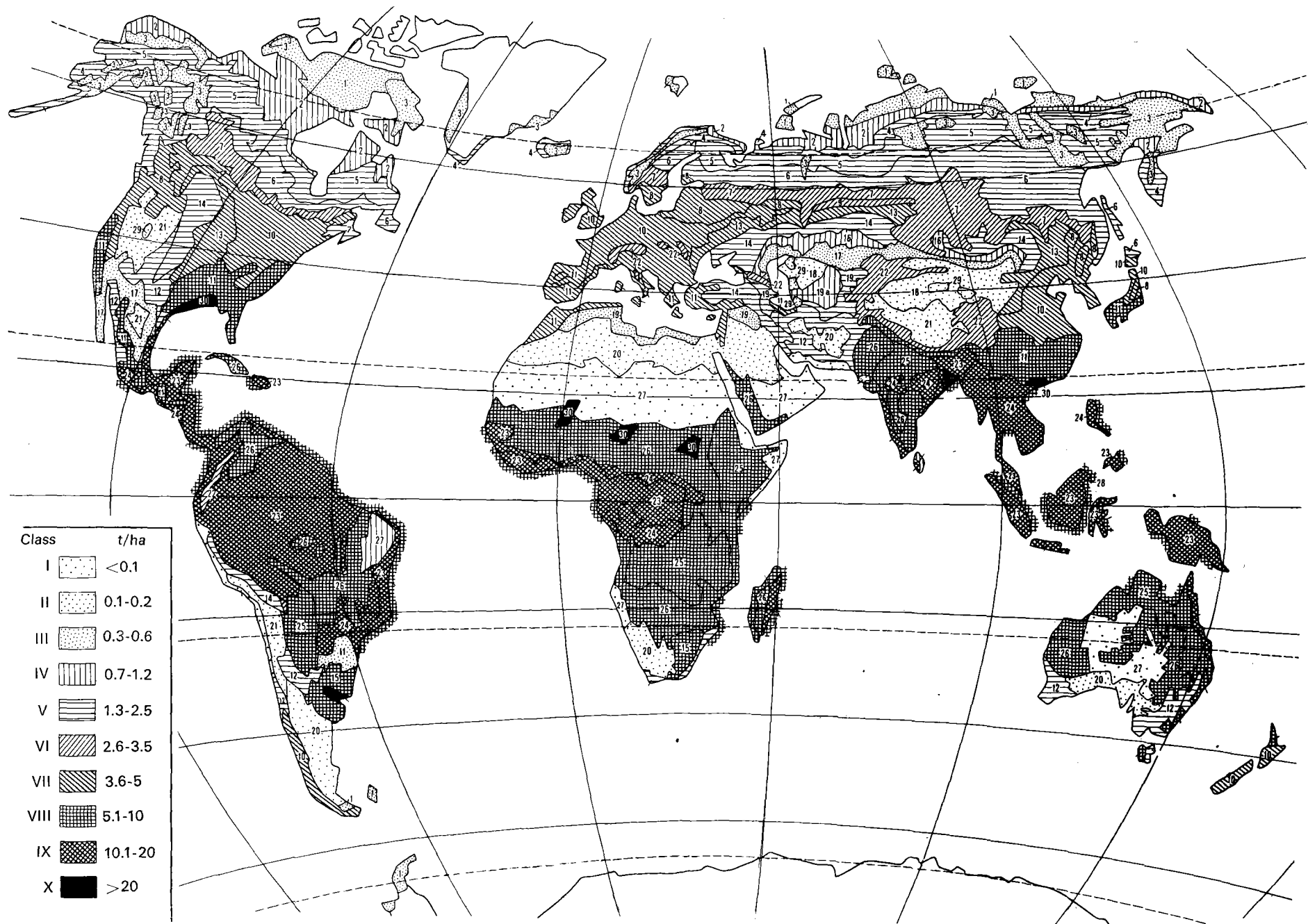


FIG. 3. Distribution of the annual increment of green assimilating organs (t/ha, dry matter).

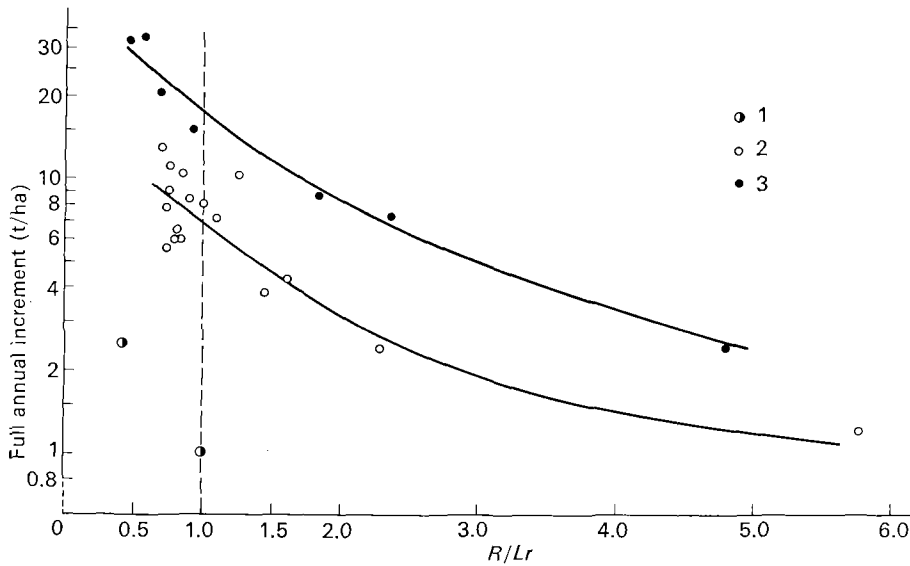


FIG. 4. Dependence of full annual increment of zonal plant communities on humidity conditions in different thermal zones
 1. Temperate warm zone;
 2. Warm zone;
 3. Very warm zone.

to that in the very warm one (in the division of the thermal zones we follow Grigorjev and Budyko 1959). The annual increment decreases clearly and invariably with an increase in the aridity index (a uniform decrease in increment in the direction from the subtropical zone towards the equator starts from index 0.5, which corresponds to the maximum productivity). It is important to mention that in the warm and very warm zones, the changes in increment go in one direction only. There is no change in the direction even if the values of the aridity index exceed 1. The increment increases markedly with a change of the index towards overmoistening if the heat resources are sufficiently large, which is especially characteristic of the subtropical and more southern latitudes.

The heat factor (Fig. 5) acts in one direction: with an increase of R in any intervals of the aridity index the productivity also increases. However, the rate of change is different under low R values where an additional amount of heat brings about a rapid growth of relative productivity; in conditions of high heat supply, the same amount of additional heat results in a smaller relative increment of productivity (curve 1). Under higher values of the aridity index (curve 2) the addition of heat does not have such a great effect on productivity.

The joint effect of heat and moisture is illustrated in Figure 6 which is somewhat schematic due to the scarcity of available data. If the values of the radiation balance do not exceed $40 \text{ kcal/cm}^2/\text{year}$, productivity rises quickly following an increase in heat. However, under high values of R ($>40 \text{ kcal/cm}^2/\text{year}$) the productivity increment is predominantly influenced by the availability of moisture, this being especially noticeable when the aridity index drops below 1.

Figure 6 also makes it possible to analyse the changes in increment depending on the variability of R or R/Lr when the value of one of these factors is fixed. For

instance, if the value of the aridity index is equal to 1, the increase of heat (from the lowest values observed) leads, at first, to a marked rise in the yearly productivity but subsequently there is almost no increment at all.

Our conclusions are in agreement with those in the literature. For instance, Lopatin (1959) pointed out that in the warm zone the increase of plant mass increment follows the change from moistening to overmoistening.

The data on plant productivity in the sites near Chany Lake (Novosibirsk region) serve as additional material for judging the influence of moistening on the increment of plant biomass in communities existing in practically equivalent conditions of heat. These sites are situated in close proximity and, consequently, receive nearly the same totals of solar radiation and

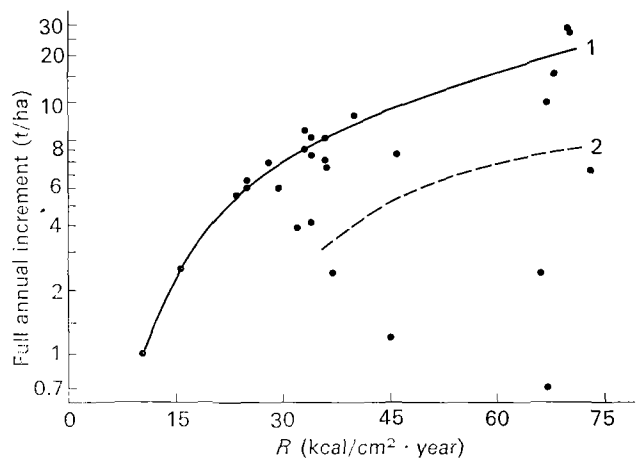


FIG. 5. Relations between the full annual increment of zonal plant communities and the radiation budget
 1. For values of dry index between 0.4 and 1.4;
 2. For values of dry index 1.5 and 2.5.

precipitation. The territories are covered with lowland reed swamps, meadows and steppe. Their production in a year of average precipitation amounts to as much as 15 t/ha, 10.4 t/ha and 8.7 t/ha respectively (Bazilevich 1965). The annual reserves of productive soil moisture in the upper 1-metre layer are 6,660 m³, 1,274 m³ and 561 m³/ha respectively. The greatest increment was observed in the most moistened (overmoistened) habitats.

As has been shown above, the increment in the equatorial swamps and herb-tree-shrub thickets of the tugai type proved to be higher than that on the placors (flat uplands), although both of them receive the same quantity of heat. At the same time, in the northern and middle taiga the productivity of swampy forests is usually lower than that of forests on placors (Remesov, Bykova and Smirnova 1959, Piavchenko 1960).

On the basis of the foregoing, one can arrive at the following conclusion: with a change of the aridity index towards overmoistening (up to a value of 0.5) and values of *R* exceeding 40 kcal/cm²/year, a significant increase can be observed in the productivity of phytocoenoses. This means that an aridity index equal, a close to, 1 is not an optimal one for maximum productivity in all thermal zones.

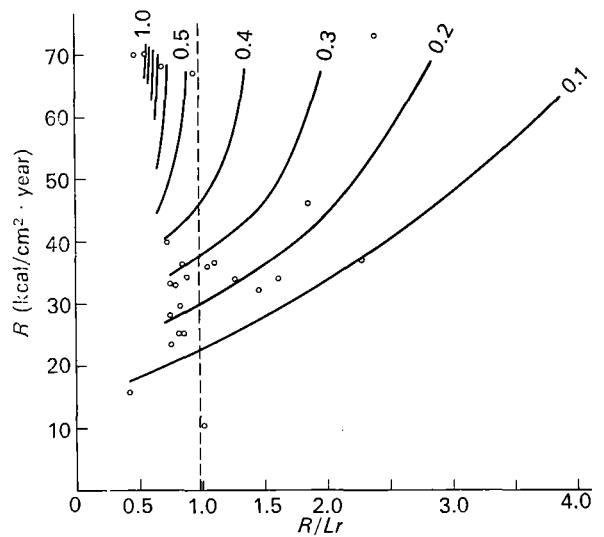


FIG. 6. Schematic changes of relative full annual increment (maximal increment = 1) of zonal plant communities related to radiation budget and humidity conditions.

TABLE 1. Indices of forest productivity and hydrothermal régime

Types of forest	Locality	Aggregate annual increment, (t/ha)	Radiation balance, (kcal/cm ² /year) (<i>R</i>)	Radiation aridity ¹ index (<i>R/Lr</i>)
Green-mossy spruce forest (northern taiga)	Arkhangelsk region	5.6	23.5	0.74
Bilberry spruce forest (northern taiga)	Khibiny	6.5	25.0	0.82
Green-mossy spruce forest (northern taiga)	Arkhangelsk region	6.0	25.0	0.83
Bilberry spruce forest, grass-green-mossy spruce forest (middle taiga)	Vologda region	6.0 ¹	29.5	0.82
Green-mossy spruce forest, mixed spruce forest (middle taiga)	Arkhangelsk region	7.9	28.0	0.73
	Nelidovo forest	9.0 ¹	33.0	0.75
Grassy birch forest	Moscow region	III	33.0	0.76
Sedge-goutweed lime forest	Mordvinian reservation	8.4 ¹	34.0	0.90
Oak forest	Tellerman forest	7.2 ¹	36.5	1.10
Sedge-goutweed oak forest	Voronezh reservation	8.1 ¹	36.0	1.03
Beech forest	Western Europe	13.0 ²	40.0	0.70
Dry savanna	India	7.3	73.0	2.38
Savanna	Ghana	15.0 ²	67.0	0.93
Subtropical camphortree forest	Japan	20.5	68.0	0.69
Rain forest	Thailand	32.0 ²	70.0	0.47
Equatorial forest (secondary)	Congo	33.0 ²	70.0	0.58

1. Average increment values of several communities situated close to each other, e. g., in the same conditions of moisture and heat supply.

2. Calculated values of increment.

Résumé

La productivité forestière mondiale, ses constantes de base et ses rapports avec les facteurs climatiques (N. I. Bazilevich, A. V. Drozdov et L. E. Rodin)

Les particularités géographiques générales de la productivité biologique des forêts telles que: (a) la biomasse d'organes verts assimilateurs (fig. 1); (b) l'accroissement annuel total (aérien et souterrain) de la matière organique (fig. 2); (c) la productivité annuelle des organes assimilateurs (fig. 3), sont soumises à l'influence des facteurs climatiques et dépendent également des caractères biologiques des plantes.

Les valeurs de ces indices, pour des types zonaux de végétation, sont liés en premier lieu aux proportions de chaleur et d'eau. Il ne faut cependant pas perdre de vue un autre important facteur de la productivité végétale: la nutrition minérale, qui s'observe particulièrement bien dans les types intrazonaux de communautés végétales rassemblées dans des paysages spéciaux.

Dans des conditions normales d'alimentation en eau, on peut observer, en allant du nord vers le sud, une augmentation des indices de l'accroissement annuel total

et de la productivité annuelle des organes assimilateurs, qui suivent l'augmentation des ressources calorifiques.

Dans des conditions entièrement favorables de température, d'eau et d'alimentation minérale, l'accroissement annuel total de la masse organique des forêts atteint son maximum, soit plus de 50 t/ha (fourrés d'herbes, arbres et arbustes du type tugai en zone subtropicale et tropicale).

La relation entre productivité et humidité peut avoir un caractère différent suivant l'influx de chaleur dans le territoire considéré. En région chaude (forêts tropicales et subtropicales), l'augmentation de l'humidité s'accompagne d'une nette augmentation de la croissance annuelle.

L'augmentation de l'accroissement annuel total en fonction de la chaleur est particulièrement visible quand les valeurs de R (bilan radiatif) sont inférieures à 40.10^3 cal/cm²/an. Dans des conditions de très grande chaleur, quand R dépasse 40.10^3 cal/cm²/an, l'eau devient le facteur le plus important pour la productivité biologique.

Bibliography / Bibliographie

- ANON. 1963. *Atlas of heat balance*. Leningrad, Gidrometeoizdat. (In Russian.)
- ANON. 1964. *Physico-geographical atlas of the world*. Moscow.
- BAZILEVICH, N. I. 1965. *Geochemistry of soils of soda type salinity*. Moscow, Nauka. (In Russian.)
- ; RODIN, L. E. The types of mineral elements and nitrogen biological turnover in the main natural zones of the northern hemisphere. In: *Genesis, classification and mapping of soils of the U.S.S.R.*, p. 134-46. (Papers to the International Soil Science Congress.) Moscow, Nauka. (In Russian.)
- BUDYKO, M. I. 1956. *The heat balance of the earth surface*. Leningrad, Gidrometeoizdat. (In Russian.)
- GRIGORJEV, A. A. 1954. The geographic zonality and some of its regularities. 13 v. *Akad. Nauk S.S.S.R., Ser. geographicheskaya*, no. 5, p. 17-39, no. 6, p. 41-50. (In Russian.)
- ; BUDYKO, M. I. 1956. The periodicity law of geographic zonality. *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.*, vol. 110, no. 1, p. 129-32. (In Russian.)
- ; —. 1959. Classification of climates of the U.S.S.R. *Izv. Akad. Nauk. S.S.S.R., Ser. geographicheskaya*, no. 3, p. 3-19. (In Russian.)
- ; —. 1965. The relationship between heat and water balances and the intensity of geographical processes. *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.*, vol. 162, no. 1, p. 151-4. (In Russian.)
- LIETH, H. 1964/65. Versuch einer kartographischen Darstellung der Produktivität der Pflanzendecke auf der Erde. *Geographisches Taschenbuch*, p. 72-80. Wiesbaden, Frank Steiner.
- LOPATIN, V. D. 1959. Types of humidity regimes and biomass productivity of natural vegetation. *Soobshchenia Sakhalinskogo kompleksnogo nauchno-issledovatel'skogo instituta*, vol. 8, p. 85-108. (In Russian.)
- PIAVCHENKO, N. I. 1960. Biological circulation of nitrogen and ash elements in boggy soils. *Pochvovedenie*, no. 6, p. 21-32. (In Russian.)
- REMESOV, N. P.; BYKOVA, L. N.; SMIRNOVA, K. M. 1959. *The use and turnover of nitrogen and mineral substances in the forests of the European part of the U.S.S.R.* Moscow Univ. Publ. House. (In Russian.)
- RODIN, L. E.; BAZILEVICH, N. I. 1965. *The dynamics of organic matter and mineral substances and nitrogen turnover in the main types of terrestrial vegetation*. Moscow-Leningrad, Nauka. (In Russian.)
- ; —. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Edinburgh and London, Oliver & Boyd.

**IV Secondary
productivity**

**IV Productivité
secondaire**

**1 Pests and damages caused
to forests**

**1 Pestes et dégâts causés
aux forêts**

Pests and the damage which they cause to forests

P. M. Rafes
Forest Sciences Laboratory,
Uspenskoye, odintsovskiy rayon, Moscow Region (U.S.S.R.)

CONTENTS

Pests and the damage which they cause to forests

Appendix: The determination of increments losses in forest plantations due to damage of assimilation apparatus caused by insects by M. Golosova

Résumé
Bibliography / Bibliographie
Discussion

Insects and many other organisms may affect woody plants by devouring their green tissues, sap, reproductive organs, bark and wood. In the enormous body of publications which report on the harmful activities of various organisms, one may find data which estimate the amount of damage in various ways. It is next to impossible to review such a large volume of information. A critical analysis of the publications is impracticable, *inter alia* because each author assesses in his own manner the amount of damage which is caused by different pests (among other things) to various woody plants growing in a great variety of sites, to different parts of plants, not at the same period of the season, in dissimilar climatic conditions, and during dissimilar years.

In order to arrive at a more exact determination of the research task we must first of all clarify the basic principle. If the numbers of phytophages do not exceed the mean value fluctuation limits which are specific to the given biogeocoenose,¹ the host plants are adapted to losses due to feeding. These losses are covered by the production excess and may therefore be considered as non damaging. Injurious activity by phytophages is characterized by consumption which goes beyond the limits of fluctuation about the mean value, i.e., exceeds the normal maximum. In this case one must bear in mind that the damage to trees is manifested not only by the loss of that part of the phytomass which is utilized by consumers: the essential injury consists in an interference with physiological processes, i.e., a disturbance of the normal vital activity.

The transformation of matter and the energy flow from plants to phytophages, and the interference with

1. The term "biogeocoenose" used by Soviet ecologists is in principle analogous to "ecosystem", i.e., it determines the biocoenosis and biotope unit but within defined chorological limits which usually coincide with a phytocoenotic territory. The term ecosystem is used with this meaning in the present article.

physiological processes in plants, first of all in photosynthesis, upsets the normal turnover in a given forest ecosystem. This phenomenon is followed by the alteration of other flows; some of these secondary changes compensate the first ones, but others increase them.

The aims of the study of damage caused by pests are: first, to evaluate the losses caused by injury to woody plants; second, to clarify the consequent changes in the ecosystem in question; third, to investigate the effects of such ecosystem changes on woody plants and pests.

In the early stages of research it will be advisable to restrict the problem so as to consider only the most important damage variant, if possible. The greatest injury is caused by green mass consumption, since it curtails the photosynthetic apparatus, and consequently diminishes the ecosystem's productivity. However, it is extraordinarily difficult to analyse even these data. The very great body of publications deals with the correlations between injuries to the assimilative apparatus and the wood increment loss in following years. However, the increment decrease is caused not only by curtailment of the photosynthesizing mass but is also conditioned by the site of the forest, its phytocoenotic association, the physiographical and climatic situation, the time of the damage, and many other causes. That is why the author of this article, in his report to the Working Meeting at Gatlinburg (Tennessee, United States, 1968) limited himself to a review of the works conducted in the U.S.S.R. under the guidance of A.I. Voronov (Voronov, Golosova, Mozolevskaya 1966, Voronov 1967) and analysed by him; these works are distinguished by their sound biological approach.

It has been observed that the foliage consumption during various periods of the growing season influences the increment formation of wood to different degrees, and on this basis the leaf-eating insects were divided into phenological groups:

1. Spring insects (tortricids, winter moth, pale bridled beauty moth, Gipsy moth).
2. Spring-summer insects (*Notodonta anceps* Goeze).
3. Summer-autumn insects (buff-tip moth, pale tussock moth).

The data demonstrated the mean percentage loss in diameter increment as the result of tree crown defoliation, during one of two consecutive seasons, caused by the pests of the first, second or third phenological group. This damage applies to situations where grazing was intense, i.e., foliage loss in excess of 75 per cent; when foliage damage is less severe (under 50 per cent consumption), increment losses are negligible. The data were obtained from forest steppe, and forest zones; the climatic and soil conditions were taken into account. A review has been published in the transactions of the Gatlinburg Meeting (Rafes 1970) and I need not repeat it here. It should be added that the Soviet investigator M. A. Golosova, in her report to the XIIIth International Entomological Congress (Moscow 1968) proposed

methods for the determination of increment losses due to the assimilation apparatus; the text of Golosova's report is given as an appendix to this article.

The investigations mentioned above are of great practical importance inasmuch as they enable one to predict the wood increment losses on the basis of the green mass consumption. This was achieved by measuring both magnitudes and by explaining the variance of the second in dependence on the first. However, these investigations do not analyse the other changes in an ecosystem which follow the increasing green mass consumption by insects.

The phytosynthesis changes resulted from such a consumption, and the changes in other matter and energy flows linked with photosynthesis should certainly be considered in relation with the matter turnover and the energy flow in a forest ecosystem as a whole.

Figure 1 draws the turnover pattern proposed by the Gatlinburg meeting, with appropriate supplements and changes to analyse the flows in question. Matter created by the producers is shown on the left, the primary consumers are in the centre and the secondary consumers are on the right.

It is well known that the green mass of woody plants and the chemical energy accumulated in it (transformed from solar radiation) run in two flows: the first goes to the insects consuming the green mass, the second (the untouched part) into the soil. In the process of feeding, insects leave the withered parts of partly eaten leaves. There are two flows from the insect biomass too: the first goes to the predators, the second (excretion and cadavers) goes into the soil. In addition, carbonic acid and metabolic heat energy are released into the atmosphere.

It is particularly important to trace into which flow runs the matter subtracted by insects which is transformed to various degrees and the energy allied with it: which parts are used again by woody plants for synthesis and which parts are not.

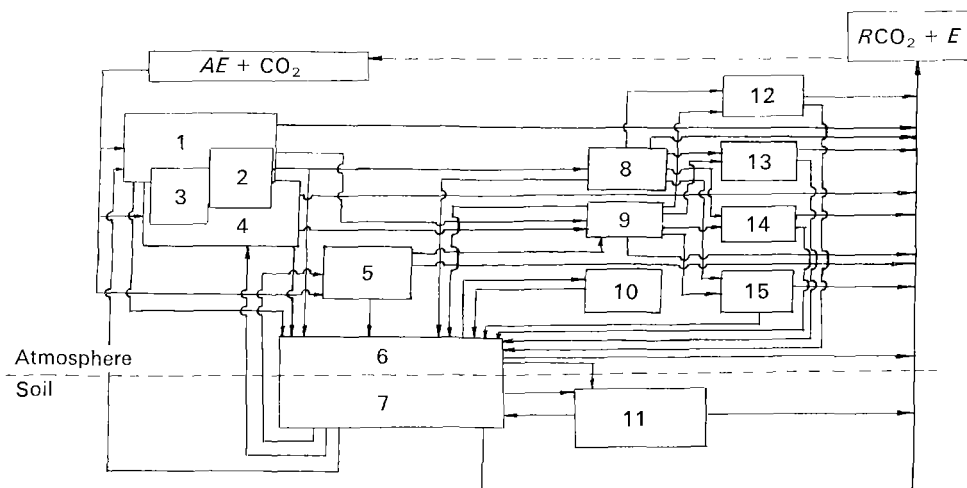
Besides the pattern of the forest ecosystem, the Working Meeting in Gatlinburg proposed to develop the study at three levels:

1. Determination of the chemical composition and biomass of separate components.
2. Revealing, as far as possible, linkages among them.
3. Investigation of the energy flows inside the ecosystem. Examples of the scheduled flows are leaf fall from crowns to litter, and phytomass transport from plants to deer in the feeding process.

In this article we propose to analyse the foliage flow from oaks to the Gipsy moth (*Ocneria dispar* L.). The data were collected in 1967-69 in Tellerman forest (Voronezh region) by Professor Molchanov with co-workers of Laboratory of Forest Science.¹ In outline this information fits the first and partially the second

1. The author wishes to thank Professor A. A. Molchanov for kindly putting these data at his disposal.

FIG. 1. Matter and energy flows which are recorded during phytophage consumption and productivity investigations. $AE + CO_2$ —atmospheric energy and CO_2 ; $RCO_2 + E$ —respired CO_2 and energy; 1, overstorey plants; 2, consumed green mass; 3, wood increment; 4, understorey plants; 5, ground plants; 6, layers and kinds of litter; 7, humus and soil organic matter; 8, insect consumers of the green mass; 9, other phytophages; 10, litter animals and microbes (decomposers); 12, invertebrate predators and parasites; 13, mammals; 14, birds; 15, reptiles and amphibians.



levels of comprehensiveness (in accordance with the Gatlinburg classification) and will be used for the further modelling of a matter turnover and energy flow in the ecosystems under study (the third level). The suggested data handling may serve as an approach to the model of a flow from the host plant biomass to the leaf-feeding insects.

The observations were conducted on the experimental areas in stands of four ages which were attacked by Gypsy moth in various degrees. In the specific composition of these stands, the oak (*Quercus robur* L.) dominates; the oak, the most preferred host-plant of Gypsy moth is accompanied by other species on which this insect can feed—elm, ash, lime, maples (two species)—and hazel.

As may be seen from Table 1, the observations were conducted when the Gypsy moth mass reproduction

was nearing its culmination. During the latent period egg-masses occur very rarely and their density seldom reaches some tens to a hectare, but in 1967 they were encountered in thousands. These figures are composed with mean values from the same territories, but over the years when this pest was absent and the vegetation was practically untouched.

The comparison of egg-mass densities in 1967 and 1968 shows that the moth population has been increasing; during this period not only the number of egg-masses on one hectare was raised from thousands to hundreds of thousands, but the number of eggs in one mass was raised from 300 to 550. However, the cold winds of the long, severe winter of 1968/69 and the vigorous attacks of predators and parasites have suppressed mass reproduction of the moth; in 1969 it practically did not affect the trees.

TABLE 1. Gypsy moth density in the stands of Tellerman Experimental Forest in 1967–68

Time	Recorded phenomenon	Age of oak-stands in 1967 (years)			
		32	58	73	227
1967 Autumn	Egg-masses on 1 hectare	1 044	6 000	7 980	14 000
	Eggs in one mass	290	290	298	310
	Eggs on hectare	312 000	1 740 000	2 390 000	4 340 000
1967/68 Winter	Eggs destroyed by bark-beetles, rodents, parasites and by physical environmental factors	96 000	550 000	650 000	1 830 000
1968	Larvae on 1 hectare	216 000	1 190 000	1 740 000	2 510 000
	Moths	174 000	800 000	1 390 000	2 280 000
	Egg-masses	350 000	220 000	910 000	1 750 000

The answers to the problems stated can be obtained if we evaluate the following magnitudes: (a) the part of the photosynthetic apparatus which is subtracted as a result of consumption by the larvae; and (b) the degree to which the composition of litter fall is changed to the end of the season.

Table 2 shows that the chemical composition of the foliage of various trees is not similar, and differs notably from the composition of larvae faeces and tissues.¹

TABLE 2. Mean nutrient concentrations of the leaves, frass and tissues of larvae (per cent per cent)

	N	P	K	Ca	Mg
Leaves of the					
Oak	2.59	0.05	1.04	1.15	0.13
Ash	1.79	0.18	1.50	2.12	0.33
Maple	1.33	0.14	1.38	1.87	0.38
Lime	2.65	0.11	1.79	1.65	0.21
Hazel	1.38	0.14	1.49	1.92	0.38
Frass	3.26	0.20	3.21	1.87	0.76
Larvae	9.62	1.53	2.98	0.39	0.27

Let us base our consideration on the belief that in stands practically not affected by pests, the spring foliage realizes photosynthesis throughout the whole vegetational season, and falls in autumn. In the damaged stands the lost part of spring foliage (eaten and fallen prematurely as debris of partly eaten leaves) does not produce an increment, neither does the foliage which grows after moth pupation (in the second half of the season). At the same time, the insect excrements and cadavers are added to the leaf litter and this addition considerably changes the litter composition.

Table 3 and Figure 2 show a comparison between leaf litter quantities in the stands unaffected by Gipsy moth and the affected ones where there is an addition of frass and cadavers of insects. The relation between quantities of debris of partly eaten leaves remains of spring leaves and leaves formed after moth pupation is found from the composition of litter fall in collectors. The litter fall formed by partly eaten leaves was collected from the beginning of the vegetation season until 12 August. After this date the autumn leaf fall was recorded; at this time the new leaves differ from the spring ones

1. The figures of the foliage composition are average values over a period of time (Molchanov 1964) and can fluctuate in dependence on the site, on the part of the season, and on conditions in a given year. In the present tables, the composition data of leaves taken from branches are used because the litter composition is always changing as a consequence of its lying on the soil. The larvae and faeces analyses were made from occasional samples: these figures can change in dependence on the host tree composition on various sites and on some other conditions. The concrete data will be considered later in this study.

by their freshness and fineness. Moreover, the leaves formed in the second part of summer remain on the branches comparatively longer; overwintered foliage was recorded in the early spring of 1969. Here it might be well to point out that in the 228-year-old stand the defoliation of oak crowns was complete and the crowns of other species only partly so.

The amount of foliage eaten by larvae shown in Figure 2 is taken as twice the weight of debris of partly eaten leaves. This calculation is in accordance with mean data of defoliating insect feeding, with the average proportion and usual food consumption by heterotrophs and in particular by Gipsy moth larvae (8-10 weight-units of food for 1 weight-unit of insect). These figures are in accordance with Gipsy moth densities in older stands; in the 30-year-old stands there seems to be a considerable underestimation of egg-masses and other developmental stages because the population density recorded in Table 1 could not give the number debris of partly eaten leaves which were caught in collectors.

Frass consisting of very small pellets was underestimated by the collectors, which were punctured to allow water to pass through them. In Figure 2 the frass amounts were taken as 50 per cent of the foliage eaten; this is in accordance with many publications.

The cadaver amounts are taken as an estimated 20 per cent of the whole mass because the greater part is usually eaten by various insectivorous and saprophagous animals.

Spring foliage amounts on the damaged areas may be considered as the totals of debris of partly eaten leaves, plus eaten foliage, plus remains on the branches.

Table 2 shows that the main nutrient (N, P, K) concentration in larvae tissues and frass is much higher than in foliage. It follows that the considerable damage which is caused by pests to foliage does not impair, but rather enhances the chemical composition of litter because it raises the main nutrient concentration. Table 3 shows that in the particularly damaged stands (74 and 228 years old) the main nutrient concentrations are considerably better; there are more biogenous elements such as nitrogen, phosphorus and potassium for a smaller total weight of litter. On this basis it may be assumed that the changes in the soil will encourage vegetation feeding during the following season; therefore its vitality and foliage formation will be greater.

Let us conclude. The indisputable basic principle is that the main damage which results from the destruction of foliage (especially in spring) by leaf-eating insects is a lowering of phytomass transformation into woody tissues, i.e., into permanent organic matter reserve. Therefore we must know precisely the dependence of the photosynthetic process on the green mass amount. It would be incorrect to assume that the synthetic intensity fluctuates proportionally with changes of the working mass amounts. Plant physiologists and forestry scientists are elaborating new and sufficiently reliable

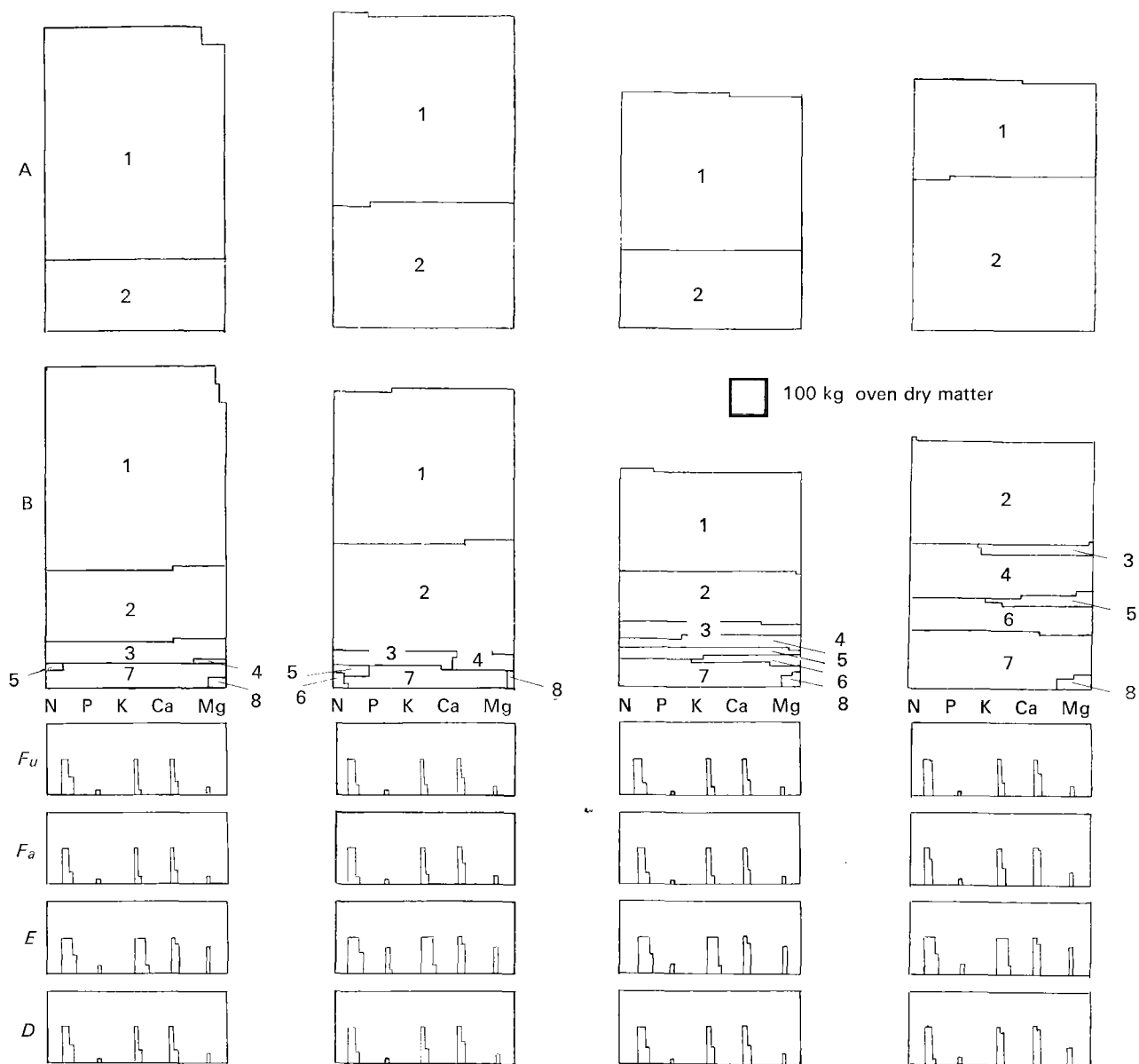


FIG. 2. Litter fall composition in various stands of Tellerman Experimental Forest in 1968, and nutrient concentration in it depending on the damage caused by Gipsy moth. Columns 33, 59, 74, 228—stands of those ages. Series A—unaffected areas; B—affected areas; 1, spring oak leaves; 2, the same of other species; 3, debris of partly eaten leaf pieces of oak; 4, the same of other species; 5, regenerated oak foliage; 6, the same of other species; 7, frass; 8, insect cadavers; F_u , biogene element content in 1 ton of leaf litter at unaffected areas; F_a , that of affected areas; E , that in 1 ton of entomogenous matter; D , that in 1 ton of the total litter fall on affected areas.

methods for the calculation of this dependence. It is important to note that tree plants are able to regenerate the foliage after its destruction by phytophages. However, this mass does not fully compensate the damage because photosynthesis during the second half of the vegetation period does not form the wood tissues which could be produced at the beginning of summer.

The second type of losses results from the fact that the matter destroyed by phytophages is not fully compensated in the whole ecosystem balance. Reserves of plastic matter and energy are spent for phytomass regeneration and this process exhausts the plant organisms; besides, the secondary phytomass increment is much smaller and poorer than the normal one. The

TABLE 3. Litter fall composition in various stands of Tellerman Experimental Forest in 1968 and nutrient concentrations in litter, in dependence upon damage caused by Gipsy moth (values 0.05 and less are noted as 0.0)

Litter type	Oven dry weight of litter and nutrients (kg/ha/year)											
	33-year-old stand						59-year-old stand					
	Totals in	N	P	K	Ca	Mg	Totals in	N	P	K	Ca	Mg
<i>Unaffected areas:</i>												
Spring foliage of oak	3 220	84.0	1.5	33.2	37.0	4.3	2 620	67.8	1.3	27.2	30.0	3.4
Of other species	1 000	16.5	1.5	14.9	19.4	3.4	1 740	32.3	2.4	27.1	32.8	5.2
TOTALS	4 220	100.5	3.0	48.1	56.4	7.7	4 360	100.1	3.7	54.3	62.8	8.6
<i>Affected areas:</i>												
(a) Debris of partly eaten oak leaves	306	7.9	0.2	3.2	3.5	0.4	134	3.5	0.1	1.4	1.5	0.2
Of other species	4	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	80	1.2	0.1	1.3	1.6	0.2
TOTALS	310	8.0	0.2	3.2	3.6	0.4	214	4.7	0.2	2.7	3.1	0.4
(b) Spring foliage remains of oak	2 810	72.5	1.3	29.2	32.2	3.8	2 120	55.0	1.1	22.0	24.4	2.8
Of other species	1 000	16.5	1.5	14.9	19.4	3.4	1 520	25.8	2.6	22.7	31.5	5.2
TOTALS	3 810	89.0	2.8	44.1	51.6	7.2	3 640	80.8	3.7	44.7	55.9	8.0
(c) Regenerated foliage of oak	10	0.3	0.0	0.1	0.1	0.0	27	0.7	0.0	0.3	0.3	0.0
Of other species	—	—	—	—	—	—	13	0.2	0.0	0.2	0.2	0.0
TOTALS	10	0.3	0.0	0.1	0.1	0.0	40	0.9	0.0	0.5	0.5	0.0
Total amount of leaf fall	4 130	97.3	3.0	47.4	55.3	7.6	3 894	86.4	3.9	47.9	59.5	8.4
(d) Frass	330	10.7	0.7	10.6	6.2	2.6	230	7.5	0.5	7.4	4.3	1.7
(e) Insect cadavers	15	1.4	0.2	0.4	0.1	0.0	10	1.0	0.2	0.3	0.0	0.0
Total amount of entomogenous matter	345	12.1	0.9	11.0	6.3	2.6	240	8.5	0.7	7.7	4.3	1.7
Total amount of litter	4 475	109.4	3.9	58.4	61.6	10.2	4 134	94.9	4.6	55.6	63.8	10.1
<i>Losses of photosynthetic apparatus:</i>												
(a) Eaten foliage	650						450					
(b) Debris of partly eaten leaves	310						214					
TOTALS	960						664					
Spring foliage	4 770						4 304					

phytophage biomass is many times smaller than the consumed phytomass because more than a half of it is always excreted and in metabolism (respiration) as well as during the working of animals a rather large part of matter is oxidized. As a result of these processes, energy (heat), water and CO₂ are liberated, but only the latter is used in photosynthesis; the heat energy and water vapour are dispersed into the atmosphere.

Nevertheless, it must be noted that foliage consumption by insects is not followed only by losses. The observed CO₂ increase in the forest atmosphere (where the air currents are slower than in open territories) is the first positive circumstance which follows phytophagy.

A positive phenomenon which is no less important is the soil enrichment resulting from phytophagy; besides the reported data there is an interesting study conducted in Merlewood (Carlisle, *et al.*, 1966). The increased nutrient concentration in soil exerts a direct

positive effect on tree growth, and on green mass formation as well. However, investigations in this direction are only at the initial stages. W. Kaczmarek's (1967) review of publications dealing with elements of energy flow in forest ecosystems is another demonstration that information on this question is insufficient. This work provided a basis for some assumptions in this article. Further, we must have the actual figures of nutrient flow from plants to phytophages, into the soil, and along the further food chains.

For example, the increased nutrient concentration in the soil stimulates animal and plant (meso- and micro-organism) activity in the soil. This stimulation reinforces root feeding and increases the "soil respiration" *i.e.*, still further enriches the atmosphere with carbonic acid gas.

The CO₂ increase in forest and the soil enrichment are associated with losses during the period of intense

TABLE 3 (continued).

Litter type	Oven dry weight of litter and nutrients (kg/ha/year)											
	Totals in 33-year-old stand	N	P	K	Ca	Mg	Totals in 59-year-old stand	N	P	K	Ca	Mg
<i>Unaffected areas:</i>												
Spring foliage of oak	2 180	56.4	1.1	22.6	25.0	2.8	1 340	34.8	0.7	13.9	15.4	1.7
Of other species	1 100	18.9	1.6	16.9	21.0	3.7	2 140	33.9	2.9	33.5	40.2	7.4
TOTALS	3 280	75.3	2.7	39.5	46.0	6.5	3 480	68.7	3.6	47.4	55.6	9.4
<i>Affected areas:</i>												
(a) Debris of partly eaten oak leaves	206	5.3	0.1	2.1	2.4	0.3	95	2.5	0.0	0.9	1.1	0.1
Of other species	136	2.0	0.2	2.0	2.7	0.5	631	9.0	1.0	9.4	12.3	2.4
TOTALS	342	7.2	0.3	4.1	5.1	0.8	726	11.5	1.0	10.3	13.4	2.5
(b) Spring foliage remains of oak	1 410	36.6	0.7	14.7	14.2	1.8	0	—	—	—	—	—
Of other species	710	12.4	1.3	10.6	15.0	2.3	1 450	25.9	2.6	21.8	30.6	4.8
TOTALS	2 120	49.0	2.0	25.3	29.2	4.1	1 450	25.9	2.6	21.8	30.6	4.8
(c) Regenerated foliage of oak	120	3.1	0.1	1.2	1.4	0.2	80	2.1	0.0	0.8	0.9	0.1
Of other species	60	0.8	0.1	0.9	1.2	0.2	410	5.7	0.6	6.1	7.9	1.6
TOTALS	180	3.9	0.2	2.1	2.6	0.4	490	7.8	0.6	6.9	8.8	1.7
Total amount of leaf fall	2 642	60.2	2.5	31.5	36.9	5.3	2 666	45.2	4.2	39.0	52.8	9.0
(d) Frass	350	11.4	0.7	11.2	6.5	2.7	750	24.4	1.5	24.1	14.0	5.7
(e) Insect cadavers	17	1.6	0.3	0.5	0.1	0.0	35	3.4	0.5	1.1	0.1	0.1
Total amount of entomogenous matter	367	13.0	1.0	11.7	6.6	2.7	785	27.8	2.0	25.2	14.1	5.8
Total amount of litter	3 009	73.2	3.5	43.2	43.5	8.0	3 451	73.0	6.2	64.2	66.9	14.8
<i>Losses of photosynthetic apparatus:</i>												
(a) Eaten foliage	700						1 500					
(b) Debris of partly eaten leaves	342						726					
TOTALS	1 042						2 226					
Spring foliage	3 162						3 676					

activity of green mass consumers, and may be considered as protective reactions of a forest ecosystem. They are feedback mechanisms, and therefore have importance as regulators.

Other phenomena are known which can have both positive and negative characters.

The increased transparency of the canopy after destruction in the upper storey improves the lower storey insolation; at the early stages this can improve the stand's condition as a whole. However, when the phytophage are especially active it can lead to forest-type succession.

From the above considerations, we may conclude that the effects of consumption of the green mass of trees by insects must not be considered to result only in damage. For the ecological evaluation of changes which take place in photosynthesis we must note the positive processes too.

Besides the enumerated phenomena, the conditions of their appearance need to be analysed. Among these factors are:

1. The time of green mass losses, which determines the character and intensity of photosynthesis.
2. The position of leaves in crowns, because "shade" leaves and the "sun" leaves realize photosynthesis quite differently.
3. The site of the stand is of great importance for the resistance of trees and for their ability to restore normal life.

The green mass characteristics should be studied with special attention in periods which precede intensive consumption. There is a sufficient basis for the assumption that it is precisely the change in given mass composition (the toxicity decrease of some ingredients, the increase of vitamins, sugars of fats, and so on) which is responsible for higher than usual consumption, and

thereby for phytophage population growth and the increased attack on trees. It is very important to study the phytophage tissue and frass chemical composition as a function of assimilation characteristics or phyto-mass distinguishing features.

International efforts are necessary to study photosynthesis not only in "normal" conditions, i.e., when

the pest populations are in latent periods of their existence, but also during periods of increased injurious activity too. Photosynthesis intensities in different periods should be compared, taking account of soil, microclimate and other conditions changed as a result of the effects of injurious insects.

Appendix

THE DETERMINATION OF INCREMENT LOSSES IN FOREST PLANTATIONS DUE TO DAMAGE OF ASSIMILATION APPARATUS CAUSED BY INSECTS

M. Golosova

Forest Technical Institute, Moscow (U.S.S.R.)

SAMPLING

In a dimensionless test plot 100 trees are sampled at random for general condition analysis during which their diameters are measured. Out of this number some models are selected from which, using an increment test drill, test samples are taken for measuring current characteristics. This method of sampling is expected to yield the volume loss (ΔV) of current increment in the forest plantation, with as great an accuracy as possible. The volume loss of increment can be presented as the product of the surface area of the tree trunk by the radial loss value (ΔR). $\Delta V = \sum_1^n S_i \Delta R_i$. It directly follows that the most accurate results will be obtained by way of stratified diameter sampling. The stratified sampling volume will be at its optimum level when the number of trees subjected to analysis in each class of diameters (n_i) is in proportion to the surface area of trees in this class in the plantation (S_i).

$$D_V = \sum_1^n S_i^2 = \frac{D \Delta R}{n_i}$$

where $D\Delta R = \text{constant}$;

$D_V = \text{dispersion of volume.}$

Differentiation for n_i and equating the results to 0, gives the optimum sampling values:

$$n_i = \sum_1^n \frac{S_i}{S} N$$

where N is the total sampling volume which is determined either by the time available or the required accuracy.

In practice, the distribution of trees is obtained from a count taken in sampling. The surface area of the tree (S_i) is looked up in forest estimation reference books. The number of measurements for each tree must be constant.

The sampling volume n for an individual test is obtained from the formula:

$$n = \frac{\sigma_{ws} \sqrt{T}}{\sigma_{bs} \sqrt{t}}$$

where σ_{ws} is standard quadratic deviation within the sampling;

σ_{bs} is standard quadratic deviation between the sampling;

T is the time taken for describing the sampling and the count of the trees;

t is the time taken for the analysis of an individual tree.

MEASUREMENTS

The volume of each tree can be expressed by the formula:

$$V = h \frac{\pi D^2 f}{4}$$

where V is the volume of the tree;

h is the height of the tree;

D is the diameter of the tree; and

f is the shape coefficient.

The increment volume for the 0 period of time is expressed by the following formula:

$$V_1 - V_0 = (Dh + h_0) \pi \frac{(D_0 + \Delta D)^2}{4} (f_0 + \Delta f) - h_0 \frac{\pi D_0^2}{4} f_0$$

the index of the tree being 0 for the 0 instant of time, and the change within 0-1 period of time being Δ with an appropriate subscript. Not taking into account terms of negligible value we can reduce the formula to the following form:

$$V_1 - V_0 \approx \frac{\pi}{4} (\Delta h D_0^2 f_0 + 2D_0 h_0 f_0 \cdot \Delta D + h_0 D_0^2 \Delta f).$$

Let us express Δh and Δf in terms of ΔD :

$$\Delta h = f(D_0 h_0 A_0 f_0) \Delta D$$

$$\Delta f = f(D_0 h_0 A_0 f_0) \Delta D.$$

We introduce the above values into the formula. Putting ΔD in front of the brackets and denoting the multiplier of ΔD by a , we obtain:

$$V_1 - V_0 \approx \Delta D a.$$

Hence: $\Delta V(\%) \approx \Delta R(\%)$.

This approach makes it possible to reduce the problem to studying only the diameter increment losses of trees, measured at chest height.

CALCULATIONS

In order to find the radial current increment loss we must know the value of the increment that would have been observed if defoliation of the trees had not taken place, all other factors being equal.

The first value is easily obtained by extrapolating the increment in the years when there is no defoliation on the basis of the process development in the past. Chebyshev's method is advisable to facilitate the calculations.

The shape of the equalizing curve is not of great importance.

Satisfactory results are obtained by the direct or demonstrative function

$$y = ax + b; \quad y = ae^{-Bx}$$

where x denotes time, or the years from the beginning of the count.

Subtracting the approximated value of increment from the actual value gives the loss we have been looking for and then one proceeds to rate it, dividing it by the approximated increment.

The study of the increment presents certain difficulties because it varies greatly, irrespective of the degree of defoliation by insects.

To eliminate this variation, test samples are taken from trees showing different degrees of defoliation.

The dependence found between the degrees of defoliation and relative losses of increment is approximated by a line whose intersection with the ordinate axis marks the starting point for counting the actual increment losses free of any incidental influence of the season.

Résumé

Les pestes et les dégâts qu'elles causent aux forêts (P. M. Rafes)

Les insectes et beaucoup d'autres organismes hétérotrophes peuvent s'attaquer à des plantes ligneuses en dévorant les tissus verts, la sève, les organes de reproduction, l'écorce, le bois.

Le principe de base est que les plantes hôtes sont adaptées à subir les pertes nécessaires à l'alimentation d'un nombre de phytophages ne dépassant pas les limites moyennes de leurs fluctuations, qui sont spécifiques de l'écosystème considéré; ces pertes sont couvertes par un excès de production et ne peuvent donc pas être considérées comme nuisibles.

Par contre, si les limites normales de fluctuation du phytophage sont dépassées, et qu'une gradation de sa population se développe dans le sens d'une pullulation, les arbres subissent des dommages dont l'évaluation est difficile, car il y a du négatif et du positif dans le bilan qu'on s'efforce d'établir.

Pour limiter le problème, on n'a considéré ici que la consommation de la masse foliaire, qui est la nuisance principale puisqu'elle restreint le processus de photosynthèse, diminuant ainsi la productivité de l'écosystème: on ne compte plus les publications où une corrélation est établie entre la perte d'incrément annuel du bois et le degré d'attaque des feuilles assimilatrices; un travail précis, tenant compte de l'époque de l'attaque et divisant les insectes phyllophages en trois groupes

phénologiques — insectes de printemps, insectes de printemps-été, insectes d'été-automne — a été effectué en 1966 et 1967 par Voronov dans des forêts caducifoliées et mixtes de l'URSS, et les conséquences sur l'incrément des troncs ont été analysées en détail; ce travail a été développé dans le rapport Rafes de Gattlinburg, 1968, et ses conclusions principales sont reprises par Grison dans la présente publication.

La méthode de détermination des pertes d'incrément a été mise au point par Golosova, et est décrite dans l'annexe.

La question des rapports entre la consommation du feuillage et la diminution de l'incrément du bois est d'une grande importance économique mais, dans l'étude de l'écosystème, elle n'est qu'une partie du problème. Les résultats de la consommation du feuillage se répercutent en effet sur le flux d'énergie, sur le cycle des éléments biogènes, sur le réseau trophique.

L'énergie chimique (transformation de l'énergie solaire) accumulée dans les feuilles suit deux chemins: l'un conduit aux insectes consommateurs, le second conduit au sol (litière); les insectes, en se nourrissant, abandonnent des morceaux de feuilles mâchées, qui tombent aussi au sol. Des insectes phytophages, l'énergie suit à nouveau deux chemins: l'un vers les prédateurs, l'autre vers le sol sous forme de cadavres ou d'excréments. En plus, le CO_2 et l'énergie calorifique du métabolisme sont relâchés dans l'atmosphère.

Il est important de connaître l'importance relative de ces divers chemins, et le colloque de Gattlinburg a attiré l'attention sur ce point dans ses résolutions.

Dans le présent article, on a seulement considéré comme exemple précis et détaillé le flux joignant la biomasse foliaire du chêne (*Quercus robur L.*) à son phytophage *Ocneria dispar L.* Les recherches ont été effectuées dans la forêt tant de fois citée de Tellerman (région de Voronezh), par un groupe de chercheurs dirigés par Molchanov.

On a considéré 4 peuplements de *Quercus*, âgés respectivement de 32, 58, 73 et 227 ans, attaqués à des degrés divers, le peuplement de 73 ans et celui de 227 ans ayant subi une défoliation quasi totale en 1964.

Le tableau 1, qui donne l'évolution de la densité des œufs, chenilles et adultes en 1967 et 1968, permet de voir la succession des phénomènes.

Les observations, qui ont commencé pendant l'automne 1967, montrèrent que la densité des œufs atteignait une valeur exceptionnelle (des milliers au lieu de dizaines à l'hectare) et qu'une pullulation se préparait pour 1968; celle-ci se produisit effectivement.

Cette reproduction massive fut interrompue dès 1969 par un hiver rigoureux (1968-1969) et par une attaque vigoureuse des prédateurs et des parasites.

Le tableau 3 donne les détails des réponses à deux questions importantes:

1. Quelle est la quantité de biomasse végétale soustraite à l'appareil photosynthétique du fait des chenilles consommatrices?

Cette partie, qui totalise la matière ingérée et les morceaux déchiquetés tombés au sol, est respectivement de 960 kg/ha pour les forêts moyennement attaquées de 33 ans et de 664 kg pour celles de 59 ans; elle est respectivement de 1042 et 2226 kg/ha pour les forêts fortement attaquées de 74 et 228 ans.

La biomasse foliaire normale (arbres non attaqués) est, pour les peuplements jeunes, de 4 220 à 4 360 kg/ha et, pour les peuplements âgés, de 3 280 à 3 480 kg/ha.

Les quantités d'excréments et de cadavres ont aussi été évaluées; la matière entomogène ainsi rendue au sol est respectivement de 345, 240, 367 et 785 kg/ha pour les quatre classes d'âge des chênaies.

2. A quel degré la composition chimique de la litière est-elle changée en fin de saison?

Le tableau 2 montre des différences notables dans la teneur en éléments biogènes des feuilles, des chenilles, et de leurs excréments, et une concentration en NPK beaucoup plus élevée dans les matières entomogènes.

Il s'ensuit que le dommage causé au feuillage est compensé par une amélioration du niveau NPK dans la litière (tableau 3): il est permis de supposer que ce changement dans le sol produira une amélioration dans la nutrition minérale des arbres au cours de la saison suivante, et qu'ainsi leur vitalité et la formation de leur feuillage seront augmentées.

De tout cela, on peut conclure que l'action des insectes défoliateurs a, à la fois, ses côtés nuisibles et ses côtés bénéfiques pour l'écosystème. La destruction du feuillage par des insectes défoliateurs diminue sans aucun doute la transformation des photosynthétats en tissus ligneux. Mais il paraît incorrect de penser qu'il y a proportionnalité entre la masse photosynthétique et l'intensité photosynthétique, c'est-à-dire les photosynthétats élaborés: un argument est que les arbres peuvent régénérer leur feuillage après sa destruction par les phytophages, mais que cela ne compense pas les pertes, parce que la photosynthèse de la seconde génération de feuilles est trop faible.

Un autre type de perte de biomasse pour l'écosystème provient de ce que la phytocénose, ayant dépensé ses réserves, est plus ou moins épuisée; de plus, l'augmentation de biomasse du niveau secondaire ne compense pas la perte de biomasse du niveau primaire, puisque l'efficacité de transformation de la matière organique est mauvaise: plus de la moitié est excrétée, et une grosse partie de ce qui reste est dissipée en énergie respiratoire due au métabolisme et à la motilité.

Le bilan n'est cependant pas uniquement négatif. La concentration forestière en CO₂ est augmentée par la respiration des phytophages, et la photosynthèse des parties vertes non consommées peut augmenter.

L'enrichissement du sol en éléments biogènes peut avoir des effets positifs sur la croissance des arbres, directement ou indirectement, en stimulant la pédoflore et la pédofaune, et leur action sur le fonctionnement de la rhizosphère et sur la respiration du sol.

L'enrichissement de l'atmosphère forestière en CO₂ et l'enrichissement du sol en éléments biogènes, combinés aux pertes dues à l'activité renforcée des insectes défoliateurs, peuvent être considérés comme des réactions protectrices de l'écosystème: ce sont des mécanismes de rétroaction ayant une importance régulatrice.

Un autre point encore: la défoliation augmentant la transparence du feuillage, elle pourrait améliorer la structure de l'écosystème par une plus forte insolation des strates inférieures; mais elle pourrait aussi être à l'origine de stades de succession.

Enfin, il est de la plus haute importance d'analyser les conditions d'apparition des phénomènes énumérés: époque de la défeuillaison, position des feuilles dans le feuillage (les feuilles d'ombre réalisant une photosynthèse très différente des feuilles de lumière), site forestier (si important du point de vue de la résistance des arbres).

La composition chimique des masses foliaires (composition inorganique et organique: substances toxiques, sucres, huiles, vitamines, etc.) doit être étudiée au cours de la période précédant la consommation.

L'intensité photosynthétique devra être étudiée dans les périodes d'activité accrue du phytophage comme dans les périodes normales.

Bibliography / Bibliographie

CARLISLE, A.; BROWN, A. H. F.; WHITE, E. J. 1966. Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak woodland. *J. Ecol.*, vol. 54, no. 1, p. 65-85.

KACZMAREK, W. 1967. Elements of organization in the energy flow of forests ecosystems (preliminary notes). In: K. K. Petrusewicz (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems.*, vol. II, p. 663-78. Warszawa-Krakow, Panstwowe Wydawnictwo Nauk.

MOLCHANOV, A. A. 1964. *Scientific principles of forestry in forest-steppe oak-forests.* Moscow, Nauka. 255 p. (In Russian.)

RAFES, P. M. 1970. Estimation of the effects of phytophagous insects on forest production. In: D. E. Reichle (ed.), *Analysis of temperate forest ecosystems.* Heidelberg and New York, Springer.

VORONTSOV, A. I. 1967. Criteria for chemical control of pests in deciduous plantings. *Problems in protection of forests.* no. 15, p. 19-29. Moscow, Forest Engineering Institute. (In Russian.)

—; GOLOSOVA, M. A.; MOZOLEVSKAYA, E. G. 1966. Criteria for the basis of chemical control of leaf eating insects. *Problems of forest protection.* p. 3-10. Moscow, Central Institute for Forestry Information. (In Russian.)

Discussion

P. GRISON. Il se peut que les défoliateurs stimulent la productivité lorsque la défoliation est inférieure à 50%. Par contre, on observe parfois une sorte d'imprégnation empêchant la reprise

de la marche normale de la production: une défoliation importante peut avoir un effet rémanent à long terme.

Observations sur l'impact des insectes défoliateurs sur la productivité primaire

P. Grison

Station de recherches de lutte biologique et de biocénétique,
La Minière, 78 Versailles (France)

SOMMAIRE

Les relations biocénétiques
Production secondaire des arthropodes phytophages
Incidence de l'insecte défoliateur sur la production ligneuse
Summary
Bibliographie/Bibliography

“Dans une communauté forestière en équilibre avec le milieu, chacun des niveaux et même chacune des chaînes trophiques doit trouver sa stabilité grâce au jeu des effectifs en présence, se contrôlant mutuellement par action et par rétroaction. Les facteurs, mal connus, qui assurent cet équilibre dynamique correspondent essentiellement à des rapports de nourriture, de populations, de fluctuations et de rythmes de facteurs écologiques. Un déséquilibre dans le niveau de consommation donne lieu à des processus spectaculaires qui sont les pullulations de ravageurs.” (P. DuVigneaud et M. Tanghe, 1967.)

Cette acception générale et pertinente nous incite à considérer les catégories de problèmes suivants: les conditions de stabilité, c'est-à-dire les facteurs d'équilibre relatifs à la présence des arthropodes dans l'écosystème forestier; ensuite, du point de vue de la production, qui est l'objet de ce colloque, l'impact de la consommation primaire sur la production nette de la forêt; enfin, les conditions d'instabilité qui sont susceptibles de se présenter plus ou moins périodiquement ou occasionnellement sous l'effet des “gradations” d'arthropodes, en particulier lorsqu'il y a eu intervention de l'homme dans un milieu naturel, même lorsqu'il ne s'agit pas du cas extrême de cette intervention de l'homme qui est représentée par la culture forestière proprement dite.

LES RELATIONS BIOCÉNÉTIQUES¹

Les communautés biotiques sont infiniment plus riches dans les écosystèmes forestiers que dans les “agro-

1. Nous substituons ce terme à celui d'équilibres biocénétiques, car ce dernier a été souvent controversé et, pour Jermy (1957), il représente même une fiction. Il ne faudrait cependant pas transformer l'écologie en discussion de sémantique, et le terme d'équilibres biocénétiques reste d'un emploi représentatif si on lui accorde une valeur dynamique dans le sens d'une succession permanente d'équilibres.

cœnoses". Selon Frei-Sulzer (1941), la hêtraie d'Europe centrale hébergerait une entomofaune de 5 210 espèces, ce qui est certainement sous-évalué par rapport à l'effectif global des espèces qualifiées de "rares" en raison de la faiblesse de leur représentation numérique. En trois ans de récolte non systématique dans le mélèze briançonnais, considéré comme un écosystème pauvre, nous avons dénombré 30 espèces de tenthrèdes (du mélèze et des strates arbustives et herbacées sous-jacentes), en voyant notre inventaire s'accroître chaque année, dont deux nouvelles espèces pour la faune de France, inféodées au mélèze.

Tous les éléments de ces communautés sont étroitement imbriqués les uns dans les autres par leurs liaisons trophiques, qui les rendent interdépendants dans l'écosystème selon le schéma d'Ovington (1962), en sorte qu'il s'établit un "équilibre biocœnotique" au sens de Schwenke (1953), c'est-à-dire correspondant à un rapport constant des valeurs moyennes de densités de population entre les espèces d'une biocœnose. En réalité, on est toujours en présence d'une succession d'équilibres biocœnotiques résultant des interactions interspécifiques consécutives aux fluctuations d'une ou de plusieurs espèces dans le temps et de manière telle qu'une "niche écologique" soit constamment occupée.

Il est admis comme un postulat que les "places vides" n'existent pas dans la nature, mais qu'au contraire chaque milieu (ou chaque niche écologique) offre une certaine capacité trophique que peuvent se disputer plusieurs espèces concurrentes. Comme corollaire, toute tentative d'éradication d'une espèce nuisible est une panacée illusoire.

Les populations naturelles sont dans un statut de modifications permanentes; non seulement les quantités, le *sex ratio*, les classes d'âge et tous les phénotypes changent, mais encore le stock génétique est modifié par chaque individu qui s'éloigne du groupe, qui s'y maintient ou qui s'y introduit.

Dans le cas de *Thaumetopoea pityocampa*, si l'on tient compte, d'après Androic (1956), de la théorie de la constitution génétique des populations comme facteur gradologique clé, la sélection naturelle n'interviendrait pas en conditions climatiques ou phénologiques favorables, ce qui donnerait lieu à une population de constitution génétique défectueuse particulièrement sensible à certains facteurs limitants comme les maladies ou l'affaiblissement physiologique vis-à-vis des conditions climatiques défavorables.

On voit ainsi que les poussées démographiques brusques de certains arthropodes consommateurs primaires des forêts sont liées à la mise en évidence de certains paramètres qu'on soumet à l'analyse démographique et qui ont donné lieu à des modèles mathématiques comme Auer (1968) a pu en établir pour le cycle périodique des "gradations" de *Zeiraphera griseana* dans les mélèzeins de l'arc alpin.

Compte tenu de la "mobilité" et du "comportement spécifique" de chacun des arthropodes susceptibles

d'être potentiellement de gros consommateurs primaires, il convient d'accorder à l'environnement la place qu'il peut occuper dans le jeu des fluctuations numériques des populations d'insectes phytophages.

Ainsi, les conditions de recolonisation d'un massif forestier posent des problèmes essentiellement éthologiques auxquels Demolin a consacré de perspicaces investigations chez la processionnaire du pin (1969). La connaissance des processus éthologiques qui gouvernent l'émigration et l'immigration des papillons, ainsi que l'interprétation du rôle de certains facteurs climatiques dans le maintien ou la régression des populations de chenilles dans les "biotopes ouverts" et les "biotopes fermés", au sens de Demolin, permettent de mieux comprendre les circonstances de l'extinction apparente ou réelle d'une épizootie à virose qui a pu se déclencher à partir d'un foyer naturel ou artificiellement provoqué.

Mais le problème est encore beaucoup plus compliqué, car la régulation naturelle d'une espèce phytophage dans une biocœnose forestière est toujours assurée par la présence simultanée ou successive de différentes espèces entomophages s'attaquant à un même stade ou à des stades successifs de l'hôte.

En effet, du point de vue de l'entomologie écologique, on ne peut dissocier des fluctuations démographiques des arthropodes phytophages la présence d'un complexe d'espèces s'attaquant à ces phytophages pour en limiter la prolifération; ces espèces entomophages représentent une biomasse de consommateurs secondaires et tertiaires dans une chaîne parasitaire généralement négligée en écologie de la production, par rapport aux chaînes prédatrices dans lesquelles on assiste à l'augmentation progressive de la taille des animaux de niveaux trophiques en niveaux trophiques successifs.

En fait, en écologie forestière, une seule espèce entomophage est rarement suffisante, car, au cours de la gradation, on assiste généralement à une succession d'espèces qui se relaient dans le temps pour assurer le "contrôle" de l'insecte phytophage. Pschorn-Walcher et Zwölfer (1968) en citent plusieurs exemples empruntés aux excellents travaux entrepris par les stations du Commonwealth Institute for Biological Control (CIBC) et notamment par la station de Délémont en Suisse.

Dusaussay et Geri (sous presse) mettent en évidence des processus de régulation analogue chez *Diprion pini* L. en forêt de Fontainebleau où se sont succédés plusieurs espèces parasites après l'effondrement de la gradation, en 1964, provoqué par les oophages et principalement par *Achrysocharella ruforum* Krausse. Ainsi l'ichneumonidé *Holocremnus cothurnatus* Holm, peu important jusqu'en 1966, se manifeste soudain en deuxième génération du lophyre, en 1966, pour décroître l'année suivante au moment où s'observe pour la première fois *Lamachus ophthalmicus* Holm.

Un groupe de travail sur la processionnaire du pin animé par G. Demolin cherche à préciser l'incidence de chaque espèce parasite sur les fluctuations de la popu-

lation de l'hôte au cours des différentes séquences de la gradation.

Ainsi donc, dans une chaîne alimentaire comprenant un hôte phytophage et un complexe d'espèces liées avec l'hôte directement ou indirectement, les liaisons entre chaque espèce de ce complexe de parasites peuvent être de nature très différentes; elles influencent la fréquence et les fluctuations de chaque parasite de même que le rendement de l'ensemble du complexe. Les liaisons synécologiques entre espèces d'un complexe de parasites peuvent être interprétées comme des "manifestations de concurrence" que Pechorn-Walcher et Zwolfer n'assimilent pas au concept communément admis de la compétition interspécifique mais plutôt au concept anglais de l'"ecological interference" (Miller, 1967).

PRODUCTION SECONDAIRE DES ARTHROPODES PHYTOPHAGES

Citons encore Duvigneaud: "On peut se rendre compte, d'une façon grossière, de la masse des feuilles consommées au cours de la période de végétation d'une communauté forestière en équilibre, par l'éclaircissement léger, mais net, des frondaisons d'une chênaie à charme. Chaque feuille est généralement entamée en l'un ou l'autre point. Au total, la surface chlorophyllienne se réduit, mais dans une proportion qui ne semble pas dépasser le cinquième. Dans les cas exceptionnels de défoliation totale suite à une rupture d'équilibre, on peut affirmer que les consommateurs ont ingéré plusieurs tonnes de feuilles à l'hectare (jusqu'à 4 tonnes de poids sec)."

C'est ce problème qui est traité dans ce colloque par le professeur P.M. Rafeš, traitant le cas particulier des pullulations de *Lymantria dispar* en période de culmination dans une chênaie mixte.

Traiter un tel problème, que les entomologistes n'ont pas encore cherché à résoudre en termes de production secondaire, paraissait être une gageure. Certes, la consommation des insectes phytophages est toujours prise en considération dans le flux de matière et d'énergie tel qu'il est présenté par Ovington (1962) et d'où il semblerait qu'au total on retrouve une certaine perte d'énergie dans l'"output" mais sans que cela ait été chiffré, comme cela ressort des travaux de Vorontsov rapportés par Rafeš.

Il aurait été intéressant d'évaluer en termes de production ce que représente le cycle pucerons - fourmis dans un écosystème forestier comme Wellenstein (1959) nous en donne une première approximation. On sait ainsi que la miellée d'une population de pucerons ou de cochenilles peut représenter une production de 15 kg/ha par an en forêt riche en colonies de fourmis, alors qu'elle est seulement de 10 kg en forêt pauvre en *Formica rufa*, *Epolyctena* et/ou *F. nigricans*.

Puisque les données numériques manquent dans le domaine de la production secondaire des arthropodes

phytophages, on est amené, sur la base des conclusions du rapport de Rafeš, à considérer comme la plupart des phytoécologistes que la production des animaux a une incidence négligeable dans la production nette de l'écosystème. Un tel résultat peut être considéré comme un paradoxe par la plupart des zoologistes: F. B. Golley (1968) évalue qu'avec une assimilation de 20% de l'énergie par les invertébrés, la production nette de ceux-ci est beaucoup plus élevée que chez les oiseaux et les mammifères.

En fait, il y a certainement lieu d'approfondir davantage les données du problème et, pour le moment, nous en sommes réduits d'abord à considérer sur une base théorique le recyclage des éléments de la production secondaire et ensuite à considérer d'une manière plus pragmatique, comme nous le ferons au paragraphe suivant, l'incidence de la consommation primaire sur une production considérée d'un point de vue strictement forestier.

Dans le cas de *Lymantria dispar* exposé par Rafeš on remarque que le recyclage des éléments biogéniques est incomplet; il est intéressant de constater que, dans un témoin non défeuillé, la masse de la litière tombée au sol est essentiellement d'origine végétale. Par opposition, lorsqu'il y a eu défeuillaison totale ou quasi totale, la masse de la litière n'est représentée que par une faible proportion d'éléments d'origine végétale, et par une plus forte proportion d'éléments d'origine animale riches d'ailleurs en constituants biogéniques.

Mais le bilan qu'en donne Rafeš ne constitue pas à proprement parler un "budget", car il aurait fallu savoir dans les deux cas ce qui aurait été recyclé définitivement dans l'écosystème après intervention des décomposeurs: or il est certain que la structure qualitative et quantitative des décomposeurs de la litière n'est pas identique dans les deux cas, et il eût fallu en faire l'analyse.

Nous nous sommes d'ailleurs posé cette question avec le professeur Lemée à la suite de la gradation du lophyre du pin, *Diprion pini* L., qui eut lieu dans les peuplements de pin sylvestre en forêt de Fontainebleau en 1964. Un phénomène analogue s'est produit dans la station PBI de *Quercus ilex* étudié par le professeur Lossaint dans la région méditerranéenne, comme il nous l'a signalé dans le rapport présenté à ce colloque.

Dans tous les cas, il faut donc attirer l'attention des zoologistes sur la nécessité de pousser plus loin leurs investigations s'ils veulent transformer en termes de production les conséquences d'une défeuillaison partielle ou totale provoquée par un insecte phytophage. Ce sera le mérite de ce colloque d'avoir mis ce fait en évidence et aussi d'avoir souligné l'importance que ces mesures peuvent présenter pour une meilleure interprétation de la production secondaire.

Enfin, le graphique présenté par Duvigneaud nous montre que, dans un écosystème en équilibre tendant vers la stabilité, la production nette tend à décroître avec le temps. Toutefois, si cet écosystème est soumis

régulièrement aux pratiques sylvicoles périodiques (l'éclaircie et la coupe), la courbe de la production nette primaire accuse à chaque intervention de l'homme une diminution brutale suivie d'une remontée progressive, en sorte qu'elle se présente, par la succession des inflexions périodiques, en forme de dents de scie aboutissant finalement à une régulation. De ce fait, cette production est maintenue à un certain niveau moyen constant.

Il peut se produire quelque chose d'analogue lorsque l'insecte phytophage intervient par ses gradations plus ou moins périodiques dont l'impact écologique ne peut être apprécié dans le schéma théorique de Duvingneaud que durant toute une période ou même deux cycles gradologiques et non pas seulement par l'analyse d'une seule séquence correspondant à une phase de culmination du consommateur phytophage.

Or, jusqu'ici, les études faites sur les fluctuations dynamiques des niveaux de populations d'insectes forestiers depuis Schwerdtfeger (1935, 1941) se rapportent essentiellement à des problèmes de structure démographique dont le plus représentatif est sans aucun doute celui de l'école suisse de P. Bovey, C. Auer et W. Baltensweiler sur la tordeuse du mélèze, *Zeiraphera griseana* HB. Dans ce dernier cas des précisions sont recueillies sur les "coïncidences phénologiques" entre le végétal et l'insecte phytophage d'une part, et entre l'insecte phytophage et les espèces entomophages d'autre part, en raison de l'importance qu'elles présentent pour interpréter les processus de régulation. Mais l'impact des facteurs gradologiques sur les fluctuations des cycles biogéochimiques ne pouvait pas être pris en considération par les entomologistes avant que ceux-ci puissent appuyer de telles recherches sur une connaissance satisfaisante de la nature et du rythme même des niveaux de population d'insectes défoliateurs.

INCIDENCE DE L'INSECTE DÉFOLIATEUR SUR LA PRODUCTION LIGNEUSE

Puisqu'il n'est pas possible actuellement de recueillir des données, même préliminaires et rudimentaires, sur l'impact de l'insecte phytophage sur la production nette, au moins pouvons-nous considérer son action sur certaines séquences du cycle de production, ce qui revient à le considérer dans le cadre beaucoup plus pragmatique de la production forestière.

En fait, les données, bien qu'elles existent dans certaines estimations des pertes de production ligneuse recensées par de nombreux services forestiers, sont difficilement disponibles pour une évaluation rigoureuse de l'impact de l'insecte. Badoux (1952) a essayé précisément de chiffrer des dommages résultant de l'action de la tordeuse du mélèze au moment de sa pullulation maximale et qu'il estime à 30% environ de l'accroissement. Mais ces résultats n'ont été obtenus qu'à poste-

riori, par comparaison avec des accroissements sur arbre abattu et notations anciennes très sommaires sur l'importance des attaques du déprédateur.

On s'est aussi demandé dans quelle mesure une défeuillaison de printemps, rapidement suivie par une deuxième pousse estivale, affecte la production du bois. Juttner (1959) considère que, chez le chêne, les chenilles réduisent l'incrément annuel de bois au tiers ou au quart du maximum possible. Varley et Gradwell (1960) ont confirmé et précisé cette action, qui doit être évaluée en termes technologiques, car c'est le "bois d'été", très fibreux et très dur, qui est le plus affecté.

Quelques auteurs ont donc tenté d'établir une liaison un peu plus précise entre ces deux faits, c'est-à-dire entre l'intensité de l'attaque et l'importance de la perte. Nous citerons plus particulièrement les travaux de Joly (1959 et 1969), qui a pratiqué la défeuillaison artificielle d'espèces à feuilles persistantes et à feuilles caduques.

Dans le cas du peuplier, où il s'agissait de simuler une attaque de *Stilpnotia salicis* L. sur des scions de deux ans, un demi-éfeuillage se traduit, trois ans plus tard, par une croissance de 88% par rapport à celle du témoin; tandis qu'avec un éfeuillage complet le rapport des croissances n'est plus que de 37%.

Le pin maritime, qui subit fréquemment les attaques de la chenille processionnaire, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., a fait l'objet d'expériences analogues pratiquées sur arbres de 10-12 ans. Les taux de croissance cumulée par rapport à ceux des arbres témoins sont les suivants:

	Trois ans plus tard	Neuf ans plus tard
Deux demi-éfeuillages	60%	86%
Un éfeuillage complet	28%	47%
Deux éfeuillages complets	6%	17%

L'auteur enregistra donc une divergence continue dans les courbes de croissance des deux échantillons, ce qui montre des effets prolongés à longue échéance d'une action brutale sur la biomasse foliaire de l'arbre et explique les difficultés rencontrées pour procéder à une évaluation précise des pertes dues au consommateur phytophage.

Il faut ajouter que, dans le cas de deux éfeuillages complets, il y eut un tiers d'arbres morts et un cinquième d'arbres en cours de dépérissement. On pourrait penser être dans une tout autre situation que celle traduite en chiffres d'éléments biogéniques par Rafeš, si on ne retrouvait des relations analogues dans les travaux de Vorontsov présentés également par Rafeš au colloque de Gattlinburg (1968) et que nous croyons devoir citer (tableaux 1 et 2).

Les résultats obtenus par Vorontsov sont intéressants puisqu'ils sont établis en fonction des attaques naturelles des défoliateurs et en fonction d'un édaphotope et d'un climatope bien définis. Certes, ces différentes données n'apportent aucune information sur le rôle de la pro-

TABLEAU 1. Relation entre les pertes de croissance en diamètre et les pertes en volume chez des arbres (*Quercus robur* L.) attaqués par des insectes défoliateurs (Vorontsov, 1967).

Classe d'âge	Perte en volume: perte en diamètre de la plante		
	Minimum	Moyenne	Maximum
	%	%	%
20 ans	1,01	1,18	1,48
25-39	0,52	0,73	0,86
40-59	0,59	0,83	0,96
60-79	0,67	0,86	0,97
80-100	0,59	0,79	0,90
Total pour les chênaies	0,52	0,88	1,48

duction secondaire dans le recyclage des éléments biogènes à l'intérieur d'un écosystème déterminé; mais, si les données de Joly pouvaient être confirmées dans des milieux naturels, elles auraient l'avantage de mettre en évidence le ralentissement des processus de production primaire, c'est-à-dire une diminution non négligeable de la productivité, celle-ci étant considérée comme le rapport de la production brute à l'unité de temps. En fin de compte, il serait plus important de savoir si, en reconsidérant le schéma de Duvigneaud, le niveau moyen de la production primaire nette tend à diminuer du fait de l'intervention des défoliateurs plutôt que de constater qu'à un moment donné il n'y a pas de rupture d'équilibre, grâce au recyclage des éléments biogènes. Indépendamment de ces données brutes à signification économique en matière d'accroissement, l'impact des arthropodes consommateurs primaires doit être considéré sous des aspects beaucoup plus complexes dont je ne citerai que quelques-uns.

En premier lieu, le système arbre - Insecte défoliateur est beaucoup trop simple pour nous donner une idée réelle de la fonction des arthropodes dans l'éco-

système. En effet, le plus fréquemment, on est en présence non pas seulement d'une action unique liée à la présence et à l'abondance d'une seule espèce de consommateur, mais d'un groupe d'espèces dont l'association, ou la succession, sur l'ensemble des fonctions du développement du végétal peut avoir des incidences beaucoup plus critiques; le deuxième tableau de Vorontsov est déjà significatif à cet égard!

Par exemple, en considérant la seule action de *Lymantria dispar* L. ou de la cheimatobie, *Operophtera brumata* L., dans une chênaie, on met en évidence une seule défeuillaison printanière suivie par une nouvelle feuillaison estivale qui permet au processus de la photosynthèse de ne pas rompre le cycle global de la production, même si l'activité photosynthétique d'été est relativement plus faible que celle de printemps. Mais l'action défoliatrice de *Lymantria dispar* peut être suivie par l'action d'autres défoliateurs appartenant au groupe phénologique estival automnal (*Phalera bucephala* L., *Dasychira pudibunda* L.), lesquels, en réduisant le potentiel de feuillaison et d'activité photosynthétique estivale, aggravent considérablement la nuisance du premier défoliateur.

Dans un autre cas ce n'est pas seulement la défeuillaison et la quantité de biomasse foliaire supprimée qu'il faut prendre en considération, mais le moment où se produit le dommage et la nature des organes attaqués, comme les organes de la reproduction, fleurs, fruits ou graines, qui recèlent les promesses d'une croissance continue de la phytocénose et d'une régénération permanente du peuplement forestier et dont la destruction provoque un préjudice très grave au potentiel de production future de l'écosystème.

On sait qu'une attaque de *Tortrix viridana* dans une chênaie peut non seulement anéantir la glandée pendant une ou deux saisons successives mais, en affaiblissant les capacités reproductrices de l'arbre, réduire considérablement les glandées suivantes, qui deviennent insuffisantes pour d'autres catégories de consommateurs, tels que les rongeurs ou les insectes frugivores, lesquels

TABLEAU 2. Pourcentage moyen d'arbres dépérissants endommagés par les lépidoptères défoliateurs (Vorontsov, 1967).

Type de forêts	Pourcentage d'arbres dépérissants selon la durée des attaques					
	Insectes de printemps		Insectes de printemps et d'été		Insectes d'été et d'automne	
	2 ans	3 ans	2 ans	3 ans	2 ans	3 ans
Zone steppique						
Forêts sèches d'érables et de taillis de chênes	0	2,0	3,0	9,0	0	—
Forêts humides de chênes	4,0	8,5	5,0	10,0	2,0	—
Zone de transition						
Forêts de chênes, érables et tilleuls sur taillis	2,0	4,0	4,0	12,0	0	—
Forêts de chênes sur pelouse	4,0	6,0	5,0	10,0	—	—
Zone forestière de Moscou						
Forêts caducifoliées (chênaies)	1,5	3,0	1,5	—	—	—
Forêts mixtes de chênes, pins et épicéas	1,5	3,0	1,5	—	—	—

interviendront sur le potentiel de régénération non pas seulement pendant une ou deux saisons mais, comme on le constate souvent dans nos forêts d'Europe occidentale, pendant près d'une décennie, c'est-à-dire jusqu'à la gradation suivante de la tordeuse. Tout l'équilibre biocœnotique est alors gravement compromis.

On admettra que, dès l'instant où la régulation de l'écosystème est soumise d'une manière aussi rigoureuse à l'action des arthropodes consommateurs, il suffit de quelques catastrophes, d'origine climatique par exemple, pour voir se prolonger un état de chose qui devient alors préjudiciable pour le maintien de l'équilibre à long terme et qui engage tout l'écosystème dans un processus de dégradation mettant en cause son existence même.

Par ailleurs, indépendamment de ces interventions cycliques de certaines catégories d'insectes phytophages dont les effets restent encore à évaluer, il faut envisager aussi l'intervention des arthropodes dont les effets nocifs ne sont pas perçus immédiatement (xylophages,

suceurs de sève) et dont l'apparition ou l'extension brutale, massive et anormale est à l'origine de véritables dévastations. La forêt française en a fait la douloureuse expérience par l'action inattendue et imprévisible de la cochenille *Matsucoccus feytaudi* Duc., sur la forêt de pins maritimes des Maures qu'elle a complètement décimée en moins de dix ans.

On conviendra alors qu'à ce stade ultime d'anéantissement, il n'y a plus lieu de considérer le maintien d'un quelconque équilibre de la production primaire nette, puisque celle-ci n'existe plus, et qu'il convient alors de se pencher sur le problème des successions biocœnotiques à plus ou moins longues échéances. Si, en nous plaçant dans le cadre des forêts soumises aux traitements de l'homme, nous nous sommes écartés des propositions du PBI, nos exemples et nos hypothèses concernent la chênaie et la pinède de climat tempéré, où l'on peut admettre qu'un certain équilibre biologique se maintient en dépit des agressions périodiques mais fugaces provoquées par les gradations de quelques éléments dominants de l'entomofaune dans la biocœnose.

Summary

Observations on the impact of defoliating insects on primary productivity (P. Grison)

In this paper certain problems arising in the important matter of the interactions between producers (green plants) and primary consumers (phytophagous organisms, and in particular, defoliating insects) are posed and subjected to critical examination.

The first problem is that of the normal biocœnotic relations of the defoliating insects and of their importance for the *stability* of the forest ecosystem. A stabilized forest ecosystem (in relative equilibrium) is characterized by a relatively constant relation between the average population-density values of the various species forming the particular trophic level. This relation is sometimes called a *biological equilibrium* (Schwenke), but what we really have is a succession of *biocœnotic equilibria* produced by the fluctuations in time of a *more particular species*, while each ecological niche is nevertheless filled at all times.

The continuous fluctuations of the phytophage populations, affecting at once number, sex ratio, age groups, phenotypes and genetic strain have to be related not only to the climatic environment but also to the regulation of each population by groups of entomophagous predators and by less known but probably more effective groups parasitic on it (cf., the regulation of *Diprion pini* L).

The result is the development of extraordinarily complex phenomena of *ecological interference*.

A second problem is that of production: what is the secondary productivity of the defoliating insects?

Here figures are lacking. However, an indirect way is to study the impact of defoliating insects on the net primary productivity of the forest.

A principle generally accepted by botanists but regarded by most zoologists as paradoxical is that in a relatively balanced forest the incidence of animal production on the net production of the forest ecosystem is negligible.

Apart from the fact that invertebrate production is much greater than vertebrate, to which one's thoughts turn first, there is the fact that a change in the cycle of biogenic elements must be expected when a large part of the foliage is eaten by phytophagous organisms. In this event we get a litter on the soil surface containing a high proportion of materials of animal origin rich in biogenic elements.

Often phytophage fluctuations proceed by *gradations* of relatively regular periodicity. As there is *phenological coincidence* between plant life and phytophagous insects on the one hand and entomophagous species on the other, there is bound ultimately to be a correlation between the rises and falls of the phytophagous populations and the biogeochemical cycles on which primary production depends. This should be a pointer for future research.

This brings us to the third problem, which arises when the rise ends in an *invasion of phytophagous organisms*, creating conditions of instability in the eco-

system which lead to a breakdown of the biological equilibrium. In particular a fairly noticeable decrease in ligneous production occurs. Efforts are being made to establish a connexion between the intensity of the attack to the magnitude of the loss. Here it is appropriate to recall Joly's research on artificial defoliation (1959, 1969), demonstrating that even a partial defoliation of poplars or sea-pines, produces a notable decrease in the rate of growth which remains manifest for a long time, at least nine years. It should be added that after two successive complete defoliations one-third of the trees were dead and one-fifth dying. The very long-term effects of violent modification of a tree's leaf biomass explain the difficulties encountered in undertaking a precise evaluation of the losses due to phytophagous consumers.

However, these primary production losses may be considerable and Vorontsov's tables, submitted to the Gattlinburg Symposium by Rafes and reproduced here, are eloquent on this point (Tables 1 and 2) as regards the various types of deciduous or mixed forests in the U.S.S.R.

Again, more complex problems have to be envisaged, for instance, the case where the defoliation is the work of several kinds of phytophaga that succeed each other phenologically. In an oak-wood the defoliating action of vernal phytophagous organisms such as *Lymantria*

dispar or *Operophtera brumata* L. in the spring may be followed by a new leafing in the summer. However, if these organisms are followed phenologically by estival phytophaga such as *Phalera bucephala* L. or *Dasychira pudibonda* L., which devour the new growth of leaves, the end result is a much more serious total of destruction.

Another aspect of the problem is the nature of the organs attacked. If the flowers, fruits or seeds are attacked, this may seriously prejudice the permanent regeneration, the continuity of the ecosystem as such, or at least its future productivity potential—as, for instance, when gradation, e.g., the build-up of *Tortrix viridana*: when the level of pullulation is reached, there is a destruction of the mast whose consequences are felt for a decade, that is, until the next gradation of oak-moth numbers.

It is thus apparent that the regulation of the ecosystem may be drastically affected by the action of arthropoda and that certain catastrophes, climatic or other, may lead to a depredation jeopardizing the ecosystem itself.

Even so, nothing has been said of the xylophaga or the sap-sucking insects (scales), whose abrupt expansion is the prime cause of veritable devastations. For instance the scale *Matsucoccus heytaudi* Doc, in less than ten years has decimated sea-pine, Forêt des Maures, in the South of France.

Bibliographie/Bibliography

- ANDROIC, M. 1956. Contribution à l'étude de *Cnethocampa pityocampa* Schiff. *Rev. Path. végét. Entom. agric.*, vol. 35, n° 4, p. 251-262.
- AUER, C. 1968. Erste Ergebnisse einfacher stochastischer Modelluntersuchungen über die Ursachen der Populationsbewegung des grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* Gn (= *Z. griseana* Hb) im Oberengadin 1949/66. *Z. angew. Ent.*, vol. 62, no. 2, p. 202-235.
- BADOUX, E. 1952. Notes sur la production du mélèze. *Ann. Inst. féd. Rech. for.* (Zurich), n° 28, p. 209-270.
- DEMOLIN, G. 1969. Comportement des adultes de *Thaumetopea pityocampa* Schiff., dispersion spatiale, importance écologique. *Ann. Sci. for.*, vol. 26, n° 1, p. 81-102.
- DUVIGNEAUD, P.; TANGHE, M. 1967 (2^e édit.) *L'Écologie, science moderne de synthèse*. Vol. 2: *Écosystèmes et biosphère*. Bruxelles, Ministère de l'éducation nationale de Belgique. 137 p.
- FREI-SÜTZER, M. 1941. Erste Ergebnisse einer biocoenologischen Untersuchung schweizerischer Bucherwälder. *Ber. Schweiz. bot. Ges.*, vol. 51, p. 479.
- GOLLEY, F. B. 1968. Secondary productivity in terrestrial communities. *Amer. Zool.*, n° 8, p. 53-59.
- JERMY, T. 1957. O nekotorykh teoreticheskikh voprosakh biotseno logitsheskikh issledovaniy v prikladnoj entomologii [Sur quelques problèmes théoriques de la recherche biocoenologique en entomologie appliquée]. *Zh. Obsch. Biol.*, vol. 18, n° 4, p. 263-274. (En russe.)
- JOLY, R. 1959. Influence des défoliateurs forestiers sur l'accroissement. *Rev. for. franc.*, n° 11, p. 775-784.
- . 1969. Incidences économiques des insectes en forêt. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, vol. 55, n° 11, p. 833-835.
- MILLER, R. S. 1967. Pattern and process in competition. *Adv. ecol. Res.*, n° 4, p. 1-74.
- OVINGTON, J. D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Adv. ecol. Res.*, n° 1, p. 103-183.
- PSCHORN-WALCHER, H.; ZWÖLFER, H. 1968. Konkurrenzercheinungen in Parasitenkomplexen als Problem der biologischen Schädlingsbekämpfung. *Anz. Schädlingsk.*, n° 5, p. 71-76.
- SCHWENKE, W. 1953. Biozönotik und Angewandte Entomologie. *Beitr. Ent.*, n° 3, p. 86-162.
- SCHWERDTFEGER, F. 1935. Studien über den Massenwechsel einiger Forstschädlinge. *Z. Forst- u. Jagdw.*, n° 67, p. 15-38, 85-104, 447-482, 513-540.
- . 1941. Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. *Z. angew. Ent.*, n° 28, p. 254-303.
- VARLEY, G. C.; GRADWELL, G. R. 1960. Key factors in population studies. *J. Anim. ecol.*, n° 29, p. 399 et 400.
- WELLENSTEIN, G. 1959. Möglichkeiten und Grenzen des Einsatzes von Krankheitserregern, Nutzinsekten und Vögeln im praktischen Forstschutz. *Forstwiss. Zbl.*, vol. 78, n° 516, p. 150-166.

2 Productivity of forest
vertebrates

2 Productivité des vertébrés
de la forêt

On the vertebrate secondary production of forests

F. J. Turcek

Institute of Landscape Biology,
Slovak A. S. Research Station,
Banska Stiavnica (Czechoslovakia)

CONTENTS

Introduction
Methods and technique
Results and application
The function of secondary producers
Résumé
Bibliography / Bibliographie

INTRODUCTION

For almost forty years, the founder of quantitative ornithology in Europe, Pontus Palmgren (1930), has drawn attention to the positive correlation between stand bonity, timber production and the density—as well as the biomass—of birds in Finnish forests. This finding has proved, meanwhile, to be of general acceptance. Another, more recent, statement of no less importance is that of Margalef regarding species diversity and production of marine ecosystems, adapted recently by McNaughton (1967) to terrestrial ecosystems, to California grassland in particular. This finding says that species diversity results in community stability, while dominance—i.e., the dominance of a single, or a few species populations—results in productivity. Just like the first, this second statement is of general acceptance.

Apparently, we have a choice between stability and production of the forest communities. We want both of them within one definite community, and modern forest management—from silviculture to forest protection and conservance—tends to that goal. Besides stand bonity, timber production and species diversity or spectrum there are some modifying factors and circumstances regarding bioproduction and community stability, such as general structure, stratigraphy (both vertical and horizontal) of the entire community and the functional aspect of community biota, of secondary producers in particular.

In the present paper the main forest stands and forest ecosystems of the temperate zone will be briefly discussed. Broad-leaved communities include the bottomland, riverside or estuarine stands of poplar, willow and admixture tree populations, such as we may find in and around the deltas of the Rhône, Po, Rhine, Elbe, Danube, Vistula, etc.; further, there are communities of elm-ash and of these two plus oak; next within the series of secondary succession are stands of oak

hornbeam and oak-lime, then oak-beech and finally the submontane and montane beech stands (within the marine clima lowland beech stands, also). Within this series, primary production decreases somewhat towards the end (climax) community. Of the mixed stands, we should mention (if *macchia*, *Juniperus* stands, birch, alder and other mixed shrubberies are omitted) the relatively widely distributed community of oak-pine, oak-spruce, oak-beech-spruce, mixed larch and beech-maple-fir; some remains of the last-named are to be found within Europe. Finally, coniferous forest communities of importance include stands of Scots pine and Austria pine, Cembran pine, mixtures of pine and spruce, fir and spruce, spruce and larch and the extensive spruce communities.

From the point of view of biological, and especially secondary, production not only the type of community, e.g., the species composition of tree dominants, is of importance. There are, in fact, a number of other factors, such as geographical and hypsometrical (altitudinal) distribution of the community of interest, the age and stratigraphy of the stands, both vertical and horizontal, and finally the management and utilization (from grazing to cutting) of the forests. Of no less importance is the general situation of any forest within the landscape: its neighbouring communities, the length and width of the ecotone between forest and other communities.

One question remains open: where does a forest as such, considered as a community possessing all, or most of the properties of a community, begin: practically, does this require an area of twenty or a hundred hectares? Therefore, we can—with respect to production in general—speak of a forest being large enough but not of a forest being small enough. If we consider the evolution of our landscapes in the perspective of land utilization all over the world, we may suppose that there will be rather more small forests, woods rather than large areas of forested land, for the last named will be progressively redistributed into smaller units, invaded by man and his cultures and civilization in general. Thus, the problem of defining where the forest begins seems to be of more than passing interest.

METHODS AND TECHNIQUE

Let us first discuss general methods of approach to biological, and especially secondary production.

The branches of science involved include ecology, physiology, biochemistry and bioenergetics. The gathering of scientific information involves both observation and experiment.

In ecology, both the quality and quantity of objects investigated are important from the methodological point of view. As to quality, the following should be studied: the species composition (spectrum, diversity), faunistics, biogeography, phenology and life histories

of the particular species and species populations. In general, the species population is in all cases the unit that produces. Further subjects of study might include affinities between communities and biomes, landscapes and geographical areas. At the species level, species populations need the attention of taxonomists, as well as the determination of measures and weights (for biomass, in particular) of different sexes and age groups of animals, their natality and mortality rates, and so on. With respect to individual weight, and the biomass of particular populations, there is another hitherto unsolved problem: what is biomass? Is it the inorganic matter—first of all water, which makes up roughly 70 per cent of the fresh body weight of animals, or the shells of snails which amount to 20 per cent of body weight; is it the exoskeletons of insects (10 to 30 per cent), the plumage of birds (3 to 12 per cent), or the hair and fur of mammals (5 to 10 per cent)? If so, then it would be more adequate to speak about body mass (and not of biomass), or—from the point of view of possible utilization within particular food chains up to man—to discriminate between the proportion utilizable, within or without the particular food or nutritional level, and the proportion not utilizable. In this connexion, I will only mention that anyone purchasing one kilogramme of chicken purchases seventy decagrammes of water and, of the rest, hardly twenty decagrammes are in fact utilizable. All these questions, I think, deserve attention within the work of the IBP.

As to quantity of species populations and entire communities, the most important parameter to be assessed is the individual number of particular species, their weight and changes in space and time. From the viewpoint of production, the age and sex composition of the populations, their consumption (its quality and quantity) and destruction are of most interest, together with the questions of dominance (of populations) and population interactions. As secondary production, energy flow and cycling of materials are quantitatively measurable, all such determinations—in physiology and bioenergetics as well—belong strictly to ecological quantitative investigations.

Besides the qualitative and quantitative aspects of ecology, there is yet another aspect, in some cases neglected or omitted in our studies, namely the functional aspect of animal populations within and between particular communities, ecosystems or larger organizational units (Turcek 1969). Within the study of biological production of the forest, as an organizational unit, the relationship of secondary producers to primary ones, both immediate and mediate is of paramount importance. We should mention here only the effects of primary consumers on the primary production, especially the woody plants, their volume increment, photosynthesis, etc. For example, in our production-consumption investigations and because of the trend to reduce results to weight and energy units, equal value might be given to say, ten oak leaves (of a weight

of say, 15 g) disregarding whether they are light or shade leaves, young or old leaves, or even a shoot of pine weighing 20 g with no attention given to whether it is a secondary side shoot or the terminal one. Such questions touch physiology as well as ecology. Further, there is the role of secondary producers, the particular animal populations within the community. Here again, two points of view are encountered: the ecosystem or biocenological concept and the economic concept. The same function can, and mostly does, have a different meaning and value depending on whether the one or the other concept is applied. Ecology and forest management, science and practice, I think, should tend towards a unification of these two concepts if we recognize that the community (and the particular plant and animal populations within it) promotes production, and man by his interference, his disturbance of natural activities and his over-use of resources has influenced and does influence the biological production of the forest. Another aspect of the function of secondary producers is their food selection in time and space, which, again, touches biochemistry and energetics. Finally, plant materials destroyed but not consumed should be mentioned. The production of primary producers is lost or will be limited by secondary producers as a result of feeding and through other activities. In some cases the amount of plant materials destroyed but not consumed outweighs the amount consumed. And in most cases the amount which is only destroyed escapes our attention, mainly for methodological reasons.

This rather general treatment of methods and problems in ecology with respect to the secondary production of forests shows that both methods and problems are connected with other branches of science, e.g., radiology, physiology, biochemistry, bioenergetics, behaviourism, etc., thus reinforcing the complex multidisciplinary character of ecology, and, hence that of all our investigations in biological production.

In physiology our main field of interest is metabolism, since this is directly connected with food consumption, eventually selection and, in all cases, utilization and secondary production. Metabolism in animals, i.e., the secondary producers, is measured, both by determination of respiration (basal, resting metabolism) and indirectly by consumption of foods of known calorific value, where assimilation equals foods ingested minus materials egested (faeces, urine). It seems to me that methods involving the tagging of food materials, both with isotopes and dyes, are not used nearly enough. Similarly, the great progress in telemetry, and bionics in general, has found no adequate application in our research, partly due to lack of instrumentation and partly due to lack of co-operation between biologists and technologists.

As regards physiology, the problem of diversivore (omnivore auct.) animals arises (Turcek 1969a). They are, however, of interest not only as consumers whose foods change with the seasons—or, and according to

resources, availability—but, also as secondary producers, being both primary and secondary, even tertiary consumers. In this connexion, especially the Carnivore mammals, mostly considered globally as a closed category of secondary to tertiary consumers, are of importance. It is, indeed, known that animals such as the bears, badgers, martens, as well as foxes and wolves, consume large amounts of the primary production, e.g., seeds, berries, shoots, buds and leaves. It is evident that the function of animals with regard to space and time, and not their taxonomic category, should be the subject of our considerations.

In biochemistry, our main interest lies in the nutrient and mineral—both macro- and micro-element—content of foods of secondary producers, as well as of their bodies. Of special importance is the variation of organic-inorganic contents in both levels of production within space and time. So far, there have been very few complex studies of the biochemical composition of plant materials—foods of the primary consumers—enabling us to conclude about food selection, and the influence of biologically active compounds and some qualitative shortage upon the population dynamics of animals and their survival. I have found that the majority of the comprehensive works in this field—such as these of Brody, Kleiber, Czapek, and Bertalanffy—are about thirty and more years old.

TABLE 1. The terrestrial vertebrates of the forest

Class	Europe: total forest species		Species using forest or other community	
	Topics	Trophics	Topics	Trophics
Amphibians, Anura	9	7	—	—
Reptiles	10	10	—	—
Birds	137	102	13	6
Mammals	59	58	5	7
	215	177	18	13
	18	13		
Grand total	233	190	species populations	

The trophical structure, our main interest, shows the following picture: the total of 190 trophically bound species populations includes 60 species of primary consumers (32 per cent), of which there are 27 species of birds and 33 species of mammals; partially bound species—including the diversivores—make up an additional 48 species (25 per cent), of which there are 37 birds and 11 mammals. The total of obligatory and alternative primary consumers is therefore 108 species of vertebrates, which is 57 per cent of the sum of trophically forest-bound vertebrate species.

In Europe, there are 391 species of birds and 162 species of mammals. Of the forest species, birds and mammals together comprise 20 per cent of the total, if the herbivore and diversivore populations are con-

sidered, but 30 per cent of all trophical groups (levels) are considered (Turcek 1968).

Of the so-called lower vertebrates, Amphibians and Reptilians, no species population belongs to the obligatory or alternative primary consumers.

Let us now turn to a discussion of methods.

Methods generally used in vertebrate population, biomass and production research are observation and visual count, sampling on quadrats, lines and circles, tracing (mainly on snow), marking or tagging—capture-recapture, tranquillizing, photographing (mostly serial), mapping, statistics of trapping and hunting, and so on. The most elaborate and evolved methods concern Passerine birds and small mammals. This is due to the large contribution made by non-professional ornithologists, as well as to ethics and esthetics which have influenced ornithological research; as for small mammals, they became a mode during the last twenty years. That mode has proved very useful, for before that time very little was known about small mammals; their intensive and extensive study has contributed much to the knowledge of mammals in general and of herbivores in particular (cf. Mohr 1947).

It is worth mentioning here the perspectives opened up by the application of space research programmes to our IBP work in general and, in particular, the counting and determination of populations of both plants and animals, besides soil fertility and soil types, the distribution of particular biomes and communities, etc.

Less elaborate and, I'm sorry to say, less reliable methods have been evolved and hitherto used in studies of amphibian and reptilian populations (mostly secondary and tertiary consumers) and in large mammals, especially of large predators.

Amphibians—I mean here terrestrial ones—are counted either visually, by collecting, or by trapping in cylinders, pitfalls, etc. Reptiles are counted visually and by collection, almost exclusively. In both taxonomic groups there is a lack of information about the body weight (body-mass) and partly about metabolism and production. New and modern methods are wanted here.

For counting bird species and populations, elaborate and fine methods exist such as photographing and mapping, counting of singing males (which seems, however, not to be reliable enough), mapping of territories, counting of nests, of total nesting or mobile, active populations on lines and quadrats. The quadrats used are from 0.25 to 100 hectares in size, or 100 acres (40 ha). In these census methods, the influence of the season, the time of day and weather conditions, as well as the situation of sample plots—either inside the community or at its edge, the so-called edge effects—should be taken into account. Regarding our IBP work, a standardization of the most important methods, especially line-transect and quadrat methods and measures, is urgently needed. Species populations of limited areas can be marked, or colour-marked, as

initiated on Song Sparrow by Nice, or the capture-recapture method applied, using the famous, mostly Japanese, mist nets. Among the problems to be solved step by step it is worth mentioning the relation of bird populations and their body-mass to the sources of different foods in a dynamic context. We have a few data only about seasonal, yearly and successional changes in bird populations, especially with respect to age of forest stands and their vertical structure—as shown by MacArthur (1961, 1962)—and also with respect to forest utilization.

For mammals, the most frequently used methods of counting and census involve: direct counting of activity (according to Elton); signs and nests; tunnels and runways; digging habits; and faecal pellets. For small mammals, especially, trapping is practised, using snap or live traps in trap boxes, with or without prebaiting, and pitfalls with and without bait. Other methods for small mammals include painting or marking of foods and tagging; labelling, photographing, either terrestrial, or serial and space; marking with capture-recapture and tracing (on snow, in particular); mapping; tranquillizing; study of food remains; browse; food caches; destroyed plants; searching for peeling and marking of territories; the Polish method of standard minimum and the calendar of trapping; direct count by digging out sample plots, etc. For large, mostly herbivorous mammals the statistics of hunting per season or during a series of years can be used.

The techniques and instrumentation used in our studies can be divided at present into field and laboratory methods, although these two should tend to converge in the future.

Methods employed in the field marking of individual animals include colour and dye, rings and tags, marking of foods, clipping of toes or ear, as well as labelling of foods or of animals with radioactive materials. The wide range of different traps in use extends from phototraps through nest traps, nets, cages, and hand trapping to chemicals such as stupefying and tranquillizing materials. Food consumption is estimated and determined according to signs of feeding, parts of plants left over, observation, tracing, comparative sample plots (e.g., grazed, ungrazed), isolation of plots, labelling of foods, pellet counts, estimation of crops in successive units of time, etc. Methods and techniques for terrestrial animals have been described by Golley (1967) and those for large herbivores by Milner (1967).

In the laboratory, the techniques involve identification of animals and their foods; plant histology; taxonomical work; autopsy; weighing, determining water content; calorimetry; biochemical analyses; rearing of animals (and plants) in captivity or feral conditions; food consumption experiments, based mostly on differences between foods consumed and foods assimilated; analysis of faeces; respiration measurements; radiology, etc. There is, in both field and laboratory a

need for new, reliable, easy, comparable methods based on the newest techniques and instrumentation and making full use of the enormous technological progress of recent years.

RESULTS AND APPLICATION

To dwell on the detailed results of investigations into density, body mass, energetic value, energy flow, standing crop and secondary production of forests would be, in my view, merely to repeat more or less well known data. Mean data have been published by Duvigneaud (1967) and they also appear in many papers by Petrusiewicz (1967). In general, we find that there is, within the forest communities, a relatively small variation of body mass, standing crop and energy budget of secondary producers or primary consumers along geographical areas, zones and altitudes, even between types of stands (cf. Table 2). There is a rather broad mutual compensation for population level, body mass and energetics within the forest *per se*. An exception is found in some monocultures of naturally secondary origin such as some pine and spruce woods which can hardly be called communities, with their depauperate fauna, animal (as well as plant) life and, in some cases, the one-sided increase of a few animal populations (such as deer) in imbalance with the forest ecosystem and the economic interests of man. Generally, and in spite of the exceptions, it can be stated that forest communities have a more or less constant component of secondary producers, just as the calorific values of plant tissue and animal bodies vary within relatively

narrow limits. An interesting problem, the solution of which would be important to IBP, is:

1. Determination of what we have termed the "relatively constant" *standing crop*, the energetic value and energy flow of secondary producers with respect, or in relation to the total crops, total energetic value and energy flow of the forest as a community.
2. Estimation of the *deviation* of these relatively constant values in some woods and forests, as indicators of disturbance and imbalance. Both of these views might find application in our IBP work, in synecology and in forest management practices. Generally speaking, studies of secondary production before and at the start of the IBP concerned game management almost exclusively. Additional application is needed in forest protection—the so-called biological approach, especially now that we have gained some bitter knowledge, such as the blind spot in the application of chemicals, especially of some modern insecticides. I am sure that, in the near future, secondary production will play an important role in the biological control of forest pests. Later, secondary production should be used in land use practices, conservation and in biological production generally: turnover, circulation of matter and flow of energy, exchange of materials between forest and non-forest communities, the utilization and conversion of bound energy (e.g., roughage) into respectively higher levels, especially into animal proteins. The last named are, besides fresh water, phosphorus (and, in the near future, pure air) the most seriously deficient materials of the environment of modern man.

THE FUNCTION OF SECONDARY PRODUCERS

From the point of view of forest ecosystems, it can be said that *all* functions are connected with primary production and that from the point of view of forest management and economics, *most* of the functions are connected. The influence of secondary (and tertiary) producers is direct and indirect, both constructive and destructive, terminating in maintenance and succession of the forest community, and of the ecosystem. Secondary producers—among them the Vertebrates—influence the chemical and physical properties of the soil, and also influence the water circulation and the regeneration of woody plants and the understorey; they disseminate plants and—by selective feeding—influence the species composition of plants; they influence forest succession and population levels of other animals, and influence the increment of woods and many others. However, it is not possible within the framework of the present paper to discuss most of the aspects of the function of secondary producers of the forest. Among the economic aspects, we should mention game management and the recreational significance of wildlife, which,

TABLE 2. Vertebrate population body-mass in particular major forest ecosystems of European forests

Ecosystem	Body-mass (kg/ha)			
	Amphibians and Reptilians	Birds	Mammals	Total
Poplar-willow Elm-ash (oak)	4.4	2.2	5	11.8
Oak-hornbeam Oak-lime Oak-beech	1.2	1.2	7.5	9.9
Mixed Beech-fir-maple Other deciduous-coniferous	0.3	1.3	10.0	11.4
Scots pine Spruce Pine-spruce Spruce-fir-larch	0.8	0.45	7.2	8.4
<i>M</i> (kg)	1.7	1.3	7.4	10.4

like conservation, touches on ethics, esthetics and economics.

Thinking about IBP leads to the conclusion that both primary and secondary production and the functioning within communities of both primary and secondary producers should be considered from one and the same standpoint, i.e., that of biological production in general. All the production and functions of forest animals and secondary producers should, therefore, be considered as part of a whole: i.e., our biota and biosphere, even more so when we recall that no biotic community of our globe represents a closed system of living materials. This rather general statement parallels another, of paramount importance for our IBP work: no national science (branch), no national IBP programme represents a closed system or an entity. However, some conclusions can be drawn from this: the need for international collaboration, and co-operation within one central nervous system if possible, for the following tasks:

1. General planning and co-ordination of work.
2. Determination of centres, comparative collections and the publication of keys.

3. Education, exchange of students and workers, training.
4. Documentation on methods, instrumentation and techniques and their unification, at least for major geographical units.
5. Centralized cards on systems studies (species populations), localities and results, making possible the use of computers for evaluation in centres, especially for the use of teams of national programmes lacking computer instrumentation.
6. Exchange of literature.
7. Working meetings and consultations.
8. International agreement about the most wanted studies, about production systems and areas omitted, and an indication of the weak points of our studies.
9. Unification—after elaboration—of the terminology and units to be used, e.g., measures and weights in the broadest sense.
10. Compilation and publishing of a directory of scientific institutions and workers involved.

Résumé

La productivité secondaire des vertébrés des forêts (F. J. Turcek)

Le caractère d'extrême complexité de la production secondaire s'observe particulièrement bien chez les vertébrés des écosystèmes forestiers. Cette production secondaire dépend du type forestier et de la composition floristique, de la spécificité des espèces végétales dominantes, des communautés voisines, de la largeur des écotones, de la position de l'écosystème dans le paysage, de son étendue véritable (ses limites sont souvent difficiles à établir), de son utilisation.

Qu'est-ce que la biomasse d'une population animale? Doit-elle compter des parties mortes comme les coquilles de mollusques (20% du poids du corps), l'exosquelette des insectes (10-30%), le plumage des oiseaux (3-12%), les poils des mammifères (5-10%)? Dans l'affirmative, ne devrait-on pas parler plutôt de "bodymass"? Sinon, ne faut-il pas séparer la partie inutilisable comme nourriture dans une chaîne trophique?

Du point de vue des populations elles-mêmes, le paramètre le plus important est le nombre d'individus et ses changements dans le temps et dans l'espace; la proportion des âges et des sexes, la consommation quantitative et qualitative, la dominance ou les interactions entre populations sont du plus grand intérêt. Margalef, puis McNaughton (1967) ont montré que la diversité des espèces mène à la stabilité de la biocoenose, tandis que la dominance d'une ou de quelques espèces mène à la production. Le flux d'énergie et les cycles de matières sont quantitativement mesurables.

Ce sont là les aspects qualitatifs et quantitatifs de l'écologie.

L'auteur insiste sur un troisième aspect, trop souvent négligé: c'est l'aspect fonctionnel des populations animales au sein de l'écosystème ou d'unités plus vastes, spécialement en ce qui concerne leurs actions diverses, directes ou indirectes, constructives ou destructives, sur les producteurs primaires; c'est ainsi que les vertébrés influencent les propriétés physiques et chimiques du sol, la régénération des arbres et des plantes herbacées.

Ils disséminent les plantes et, par consommation sélective, influent sur la composition floristique et sur la succession forestière.

Une fraction parfois très importante de la production primaire est détruite sans être consommée.

Dans la forêt européenne, on peut rencontrer 233 espèces de vertébrés, dont 190 lui sont liés trophiquement: 60 sont des herbivores (27 espèces d'oiseaux et 33 espèces de mammifères), 48 sont des diversivores (37 espèces d'oiseaux et 11 espèces de mammifères); le restant est composé de carnivores. Cinquante-sept pour cent des vertébrés de la forêt sont donc des consommateurs de premier ordre, obligatoires ou alternatifs.

L'auteur expose les méthodes utilisées pour déterminer la "bodymass" des vertébrés de divers types forestiers (tableau 1).

Dans les forêts d'Europe, sa composition moyenne, en kg/ha, est de 10,4 kg/ha, soit 1,7 kg/ha pour les amphibiens et reptiles, 1,3 pour les oiseaux, et 7,4 pour les mammifères.

Bibliography / Bibliographie

- DUVIGNEAUD, P. 1967. *L'écologie, science moderne de synthèse*. Vol. 2: *Ecosystèmes et biosphère* (2^e édit.). Bruxelles, Ministère de l'éducation nationale et de la culture, 135 p.
- GOLLEY, F. B. 1967. Methods of measuring secondary productivity in terrestrial vertebrate populations. In: Petruszewicz, K. (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, p. 99-124, Warsaw and Cracow, Państwowe Wydawnictwo Nauk.
- MACARTHUR, R. H.; MACARTHUR, J. W. 1961. On bird species diversity. *Ecology*, vol. 42/43, p. 594-8.
- ; —; PREER, J. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *Amer. Midl. Nat. Monogr.*, XCVI, no. 888, p. 167-74.
- MCNAUGHTON, S. J. 1967. Relationship among functional properties of Californian grassland. *Nature*, vol. 216, p. 168.
- MILNER, C. 1967. The estimation of energy flow through populations of large herbivorous mammals. In: Petruszewicz, K. (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, p. 147-62. Warsaw and Cracow, Państwowe Wydawnictwo Nauk.
- MOHR, C. O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *Amer. Midl. Nat. Monogr.* 37, no. 1, p. 223-49.
- PALMGREN, P. 1930. Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands. *Acta Zool. fenn.*, Helsinki, vol. 7, p. 218.
- PETRUSEWICZ, K. 1967. *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Vols. 1 and 2. Warsaw and Cracow. Państwowe Wydawnictwo Nauk., 879 p.
- . 1969a. On some functional aspects of biological production. *Ekologia Polska*, B. vol. 15, no. 1, p. 31-5.
- . 1969b. Large mammal secondary production in European broad-leaved and mixed forests. *Biologia, Bratislava*, vol. 24, no. 2, p. 173-81.
- TURCEK, F. J. 1968. Ecological distribution of birds and mammals of Europe and some consequences. *Misc. Rep. Yamashina Inst. Orn.*, vol. 5, no. 4, p. 305-12.

Évolution de l'avifaune reproductrice au cours d'une succession dans une chênaie de Bourgogne

C. Ferry et B. Frochot
Laboratoire de zoologie, Faculté des sciences,
boulevard Gabriel, 21 Dijon (France)

Nous avons dénombré pendant neuf saisons consécutives l'avifaune d'un ensemble de forêts humides dominées par le chêne pédonculé, dont les parties exploitées en *futaie* réalisent une série semi-naturelle allant du jeune semis à la forêt subclimax de plus de 200 ans. Nos 113 échantillons sont répartis en stades d'âge (voir fig. 1 et 2).

On constate que l'avifaune globale présente un premier maximum d'abondance dans les stades initiaux buissonnants, puis un minimum dans le perchis, puis un second maximum dans la forêt subclimax. Ces 2 maximums et ce minimum se retrouvent également si l'on considère soit le nombre des espèces présentes, soit la biomasse totale ou consommante. Le même type de courbe a été trouvé pour l'avifaune d'autres successions forestières en Europe (C. Ferry, 1960; A. Haapanen, 1965) et en Amérique du Nord (D.W. Johnston, et E. P. Odum, 1956), mais aussi pour des micromammifères (R.M. Wetzel, 1958, en Géorgie). Ces faits s'expliquent par l'analyse spécifique qui montre que certains oiseaux ont leur préférendum dans les stades buissonnants et les autres dans la vieille forêt. Ces adaptations peuvent correspondre soit à l'existence dans la succession de deux maximums de nourriture, soit au fait que les différents stades de la succession satisfont plus ou moins complètement aux besoins éthologiques fixés par l'évolution. L'une ou l'autre explication (ou les deux) serait à choisir selon que le minimum dans le perchis correspond ou non à un minimum dans la productivité de la forêt.

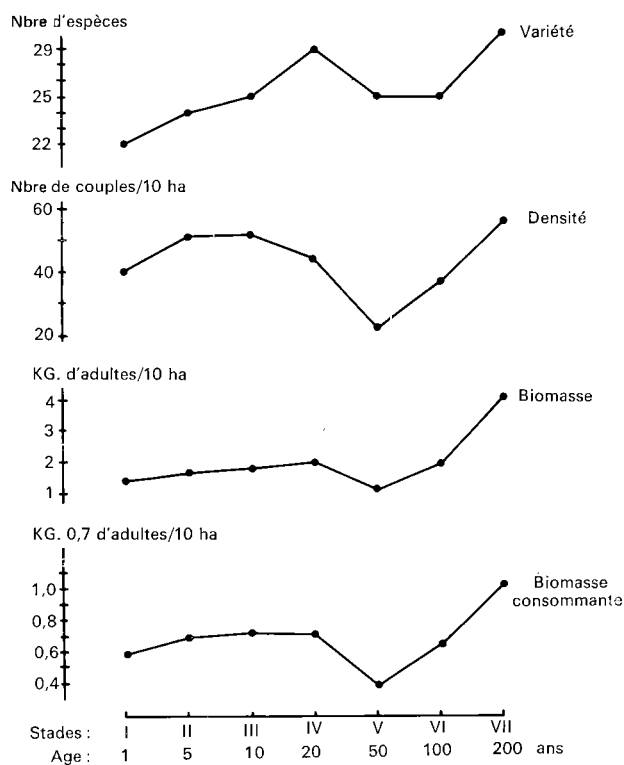


FIG. 1. Évolution de la variété, de la densité, de la biomasse et de la biomasse consommante de l'avifaune d'une chênaie pédonculée de Bourgogne, au cours d'une succession allant du jeune semis à la forêt subclimax de 200 ans. Biomasse consommante (BC) = poids du corps élevé à la puissance 0,7.

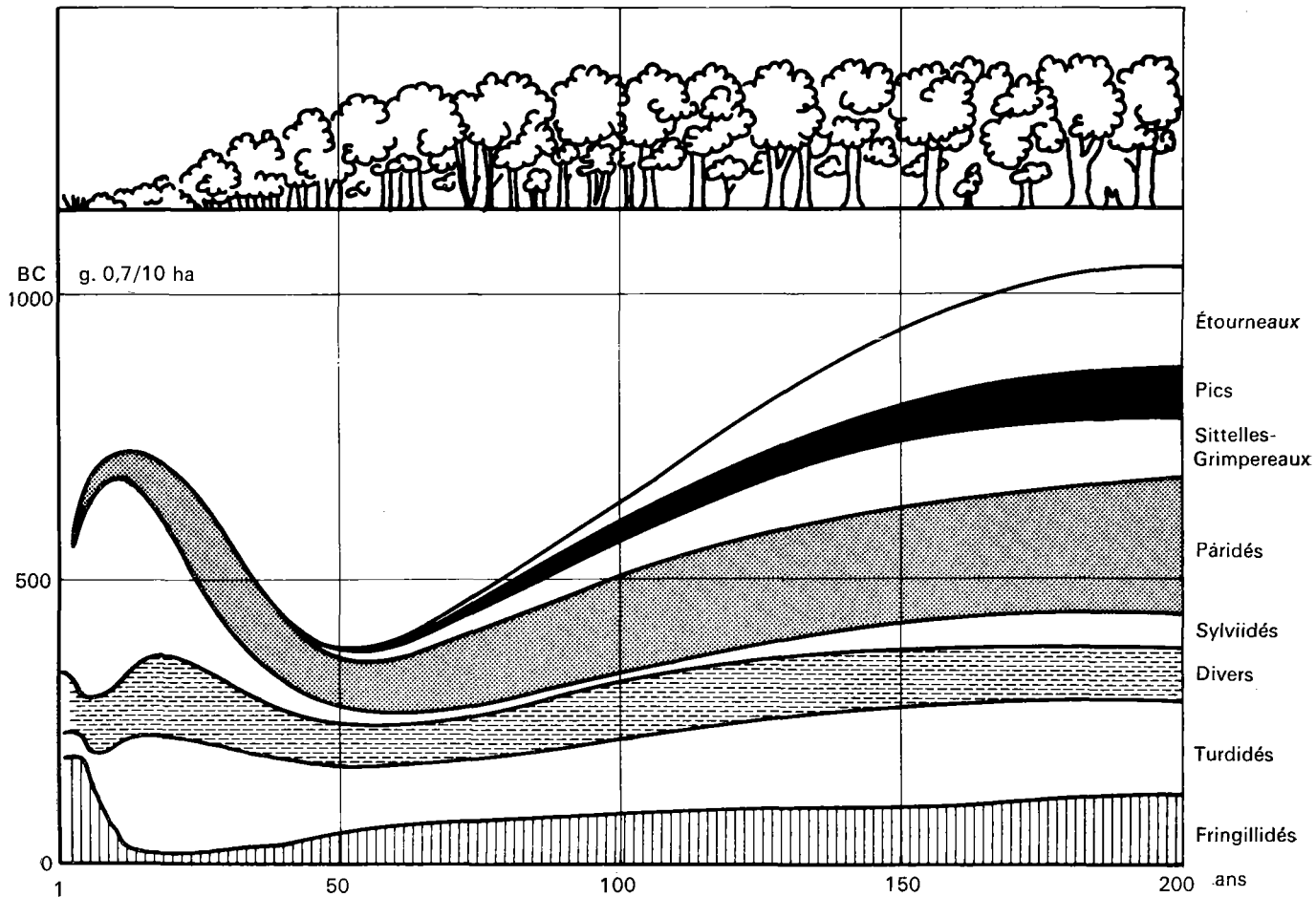


FIG. 2. Évolution de la biomasse consommante des principaux groupes systématiques de l'avifaune en fonction de la succession forestière allant du jeune semis à la forêt subclimax de 200 ans, dans une chênaie pédonculée de Bourgogne.

Summary

Changes in the reproductive avifauna in a succession in an oak wood in Burgundy (C. Ferry and B. Frochot)

Over a period of nine consecutive seasons the authors

counted the avifauna in humid forests of *Quercus robur*, ranging between seedlings and subclimax forest. They obtained curves with two peaks. These are plotted in Fig. 2 and illustrated in Fig. 1.

Bibliographie / Bibliography

FERRY, C. 1960. Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers en Bourgogne. I. L'avifaune nidificatrice d'un taillis sous futaie de *Querceto-carpinetum scilletosum*. *Alauda*, n° 28, p. 93-123.
 —; FROCHOT, B. 1970. L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne: étude de deux successions écologiques. *La terre et la vie*, p. 153-250.
 HAAPANEN, A. 1965. Bird fauna of the Finnish forests in rela-

tion to forest succession. I. *Ann. Zool. Fenn.*, n° 2, p. 153-196.
 JOHNSTON, D. W.; ODUM, E. P. 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*, n° 37, p. 50-61.
 WETZEL, R. M. 1958. Mammalian succession on midwestern floodplains. *Ecology*, n° 39, p. 262-271.

3 Insects of the free air space
in forests

3 Les insectes de l'espace aérien
des forêts

Les insectes de l'espace aérien des forêts: réalités et points de vue

J. Leclercq

Faculté des sciences agronomiques de l'État, Zoologie générale et faunistique, Gembloux, et Centre national d'écologie générale, 15, avenue Joli-Mai, 1320 Genval (Belgique)

SOMMAIRE

Difficulté des recensements entomofauniques
L'entomofaune active dans l'espace aérien d'une forêt est dense
Inconstance et fragilité de l'entomofaune aérienne
Vers la systématisation des entomofaunes forestières?
L'entomofaune forestière: un organe diffus dans une région
Le climax de l'entomofaune forestière
Summary
Bibliographie/Bibliography

Il y a des insectes nombreux et variés dans tous les biotopes d'une forêt, depuis l'horizon le plus inférieur du sol jusqu'au-dessus de la cime des grands arbres. On ne peut les étudier tous en même temps. Notre équipe a choisi d'examiner spécialement l'entomofaune qui agit, pendant la période de végétation, dans l'espace aérien, entre le niveau du sol et les zones les plus éclairées de certaines forêts caducifoliées de Belgique, en Famenne.

Nous ne nous occupons donc pas, ordinairement, des insectes qui restent en permanence dans la pédofaune — d'autres en ont dit l'importance — mais bien des deux communautés suivantes: (a) Les ptérygotes adultes qui volent, courent, sautent et grimpent, parmi lesquels nous comptons une très forte majorité de diptères. M. Krizelj en parle dans un rapport particulier; (b) Les mangeurs de feuilles vertes, les plus volumineux étant les chenilles de lépidoptères, objet d'un autre rapport, de M. Verstraeten.

Nos observations ont été faites surtout dans la forêt de Mesnil-Église (Ferage), une chênaie à galéobdolon et à oxalis, choisie et étudiée à divers autres points de vue par le Centre national d'écologie générale présidé par le professeur P. Duvigneaud. On y trouve notamment une station à taillis de coudrier (*Corylus avellana*) et une station à taillis de charme (*Carpinus betulus*), celle-ci étant équipée d'une tour permettant de faire des relevés à 9 et 20 mètres de haut. Mais nous avons aussi, pour d'autres chênaies de Belgique et de France, suffisamment de données pour savoir que les notions que nous pouvons préciser aujourd'hui ne sont pas limitées à des forêts exceptionnelles.

Mon propos est de présenter une introduction et la perspective des travaux de mes collaborateurs. Plus précisément, je vais livrer les réflexions que je me suis faites en voyant les recensements de Krizelj et Verstraeten se préparer, s'accumuler, devenir la masse des informations dont une partie seulement a été retenue pour les synthèses exposées ci-après.

Ces réflexions paraîtront banales au premier abord. On peut les scinder en trois thèmes principaux.

D'abord la mesure des phénomènes que nous observons est chose très difficile, en forêt plus qu'ailleurs.

Ensuite l'entomofaune active dans l'espace aérien d'une forêt est si dense qu'elle doit déterminer des effets écologiques importants.

Enfin ces communautés sont d'une inconstance extraordinaire dans l'espace et dans le temps.

Tout cela, que nous savions avant de commencer, s'est révélé plus vrai encore que nous ne l'imaginions.

DIFFICULTÉ DES RECENSEMENTS ENTOMOFAUNIQUES

La difficulté des recensements entomofauniques tient évidemment à ce que nos insectes sont petits, très variés et mouvants. Pour les compter, il faut d'abord les voir ou les prendre, et il importe de programmer soigneusement les recensements.

Aucun type de piège ne livre des échantillons parfaitement significatifs. Ceux qui ont donné le plus de satisfaction à Krizelj sont d'une part les bacs d'eau (éventuellement colorés), qu'on peut placer à peu près n'importe où, et d'autre part les cages d'émergence qui permettent d'évaluer les insectes adultes qui éclosent sur une surface d'un mètre carré. Ces appareils et quelques autres (filet rotatoire sur moteur, piège Malaise) nous ont livré plus de 300 000 insectes depuis 1965.

Trier selon les ordres et les familles un matériel si abondant est une opération difficile qui devient plus ardue encore quand on cherche à y reconnaître les espèces, même simplement les espèces numériquement dominantes. Aucun entomologiste du monde ne saurait identifier seul, jusqu'à l'espèce, tous les insectes pris en un jour par un seul de nos pièges. Il faudrait pouvoir recourir à la collaboration de toute une équipe de taxonomistes spécialisés. Mais, pour certaines familles, il n'y a pas de spécialistes. Pour les autres, les spécialistes se déclarent souvent surchargés et ne sont guère tentés par le matériel surabondant que nous leur offrons et qui n'est pas toujours idéalement présenté.

Devant cette situation, nous avons décidé d'exploiter d'abord nos données en considérant les ordres, les sous-ordres et les familles, c'est-à-dire en ignorant provisoirement les distinctions entre genres et espèces. Contrairement à ce que pensent beaucoup de naturalistes linnéens, ce n'est pas là une aberration, car — comme le démontrent les travaux de mes collaborateurs — cette approche globale permet de dégager des normes et des caractéristiques et de révéler des contrastes selon les lieux et les époques.

Néanmoins nous restons conscients de ce que nos estimations actuelles sont superficielles et très approximatives. Krizelj montre qu'on les rend plus précises et plus utiles chaque fois qu'on peut identifier les espèces

dominantes et les espèces indicatrices, mais cela nécessite que l'écologiste se double d'un taxonomiste spécialisé.

Nous ne pouvons pas ignorer que la plupart des espèces de l'entomofaune circulante s'élèvent dans le sol ou dans certains gîtes plus ou moins spécifiques. Il faudrait donc que nous sachions dans quelles conditions, selon quelles modalités. Mais comment le savoir? En s'imposant de chercher, de compter et d'observer les larves? Ce serait réalisable si les méthodes ordinaires d'extraction de la pédofaune les livraient, mais ce n'est pas le cas. Ces méthodes sont conçues pour recenser soit les constituants minuscules mais très nombreux de la pédofaune que sont les acariens, les collemboles, les nématodes, soit les géants de la pédofaune que sont les oligochètes. Les insectes qui nous intéressent constituent une catégorie intermédiaire par la taille et la densité. Pour extraire leurs larves, il faudrait triturer des mètres cubes de terre, de feuilles mortes et de bois mort, ce qui est impossible. Il faudrait ensuite identifier ces larves, ce qui est encore plus difficile que d'identifier les adultes.

Et quand bien même on aurait identifié les adultes et les larves correspondantes et que, pour les prises de chaque biotope et de chaque saison, on aurait des échantillonnages rigoureusement significatifs, c'est-à-dire des noms et des nombres, cela ne nous donnerait presque aucune information sur les mœurs, le régime normal et les convenances écologiques des espèces même les plus communes. C'est encore l'écologiste qui devra combler cette lacune de l'histoire naturelle du passé, laquelle n'a pu tout apprendre et reste encore la mère indispensable de l'écologie animale.

Les recensements que nous avons entrepris doivent aussi être programmés avec prudence, c'est-à-dire avec un minimum de compétence statistique ou mieux — car c'est là une qualité peut-être plus rare chez les jeunes chercheurs — un jugement circonstancié, fondé sur un flair de naturaliste avisé. En effet, pour que la forêt ne garde pas certains secrets entomologiques, il faut disposer les pièges et conduire les observations de façon que tous les biotopes principaux interviennent adéquatement dans l'élaboration de l'échantillonnage global. Mais aussi il faut craindre que la forêt ne livre des échantillons progressivement appauvris du fait que les piégeages pourraient se concurrencer et épuiser certains biotopes. Il n'est donc pas possible d'enregistrer tous les phénomènes d'une manière continue, durant plusieurs années consécutives, à la manière des enregistrements de variables météorologiques.

Le recensement des chenilles et autres mangeurs de feuilles sur les arbres pose moins de problèmes techniques. Néanmoins ce n'est pas facile. On a pensé à plusieurs méthodes indirectes de comptage: toutes conduisent à de grandes incertitudes. Finalement Verstraeten s'est astreint à compter soigneusement, une par une, toutes les chenilles de surfaces déterminées du taillis et des branches de certains arbres: une épreuve d'agilité et de patience! Mais il fallait aussi mesurer la

quantité de feuilles mangées, la croissance et l'excrétion des chenilles. Des essais faits sur place, à grand-peine, se sont fort heureusement avérés très semblables à ceux d'élevages parallèles en laboratoire non climatisé. C'est donc dans cette dernière condition qu'il fut possible et légitime de faire des bilans complets.

Je tenais à rappeler toutes ces difficultés techniques et taxonomiques pour qu'il soit bien entendu que la participation des entomologistes à des programmes de recherches écologiques coopératives est toujours, inévitablement, œuvre de longue durée, procurant seulement des approximations de la réalité, et qu'on ne peut confier qu'à des chercheurs bien préparés, restés foncièrement naturalistes.

L'ENTOMOFAUNE ACTIVE DANS L'ESPACE AÉRIEN D'UNE FORÊT EST DENSE

Les comptages de Verstraeten montrent, entre autres, que, dans l'une des stations de la forêt de Ferage, les chenilles vernaies aux deux derniers âges ont, en 1963, constitué une communauté de plus d'un million d'individus par hectare, ce qui correspond à une production de 120 kg frais ou de 37 kg secs.

Ce sont là des chiffres considérables, car 120 kg de chenilles, cela représente une quantité de chair (riche en lipides et en bonnes protéines), équivalant à 80 poulets engraisés par un aviculteur. Ce n'est pas un record: des productions plus grandes ont été observées dans d'autres pays, notamment en Angleterre et en Russie.

Ce rendement est d'autant plus impressionnant qu'il est rapide: il se fait en un mois et demi. Pour l'atteindre, les chenilles ont soustrait à la production primaire 390 kg de feuilles fraîches. C'est assez pour qu'on les condamne comme ravageurs indésirables dans une forêt livrée à une spéculation économique axée sur la production intensive de bois. Mais c'est un prélèvement que la forêt supporte sans jamais perdre un seul arbre, sans se ruiner. C'est un luxe qu'elle se permet quand, avant le solstice d'été, sa production primaire approche de son maximum.

Ces communautés de chenilles, puis de chrysalides, puis de papillons sont une source de nourriture pour les oiseaux, les chauves-souris, divers insectivores. Elles hébergent aussi une communauté très complexe de parasites et d'hyperparasites. Tant et si bien qu'on peut se demander s'il est jamais raisonnable de les attaquer avec des armes chimiques. Mais on peut se montrer encore plus saugrenu en se demandant si l'homme néolithique des régions tempérées ne renonça pas à une possibilité intéressante lorsque, devenant agriculteur, il dédaigna ces ressources alimentaires qu'il aurait pu aussi organiser, conserver et apprécier.

Les recherches de Krizelj sur l'entomofaune adulte circulante aboutissent aussi à des évaluations impressionnantes. On peut estimer à 17 millions le nombre

d'insectes, parmi lesquels 94% de diptères, qui ont circulé par hectare, dans la station des charmes de la forêt de Ferage, en 1967. Cela représente une biomasse de 5 à 6 kg, soit encore l'équivalent de 15 poulets et, en tout cas, une autre réserve alimentaire considérable pour toutes sortes d'animaux insectivores. C'est aussi le témoignage d'une grande activité métabolique qui s'est exercée préalablement, aux stades larvaires, pour certaines espèces directement à partir de la production primaire, pour d'autres à partir des niveaux successifs du catabolisme de l'écosystème.

Il est évident que si les forêts étaient dépourvues des deux portions de la production secondaire qui viennent d'être évaluées, leur aspect, leurs constituants végétaux, leur macrofaune, leur métabolisme seraient très différents. Mais il est actuellement impossible de préciser ces incidences autrement que d'une manière très superficielle. Beaucoup des diptères dénombrés par Krizelj sont dits saprophages. Ils ne le sont certainement pas indifféremment. Que sont exactement leurs besoins, les conditions de leur existence et de leur pullulation? On n'en sait rien, je l'ai déjà dit. Quant aux chenilles, dont les mœurs et les convenances écologiques sont mieux connues, elles jouent certainement un rôle important du fait qu'en consommant une partie de la production primaire proche de son maximum, elles restituent au sol une partie de celle-ci plus vite que par le processus normal, qui implique le vieillissement, la tombée et la décomposition des feuilles. Peut-on considérer comme négligeable une telle fumure, rapidement résorbée?

INCONSTANCE ET FRAGILITÉ DE L'ENTOMOFAUNE AÉRIENNE

Déjà en comparant les proportions des ordres, des sous-ordres, des familles dans nos échantillons, mes collaborateurs ont pu mettre en évidence maintes caractéristiques très suggestives, propres à la forêt, à chaque station dotée d'une végétation particulière dans la forêt et à plusieurs hauteurs dans une même station. Ils ont aussi montré comment l'entomofaune circulante change selon les saisons, différemment dans chaque biotope.

Il est fréquent que la faunule d'une station soit très différemment structurée et beaucoup plus riche ou beaucoup plus pauvre que la faunule d'une station pourtant très proche et pas tellement différente sinon par ses arbres dominants. La première démonstration nous en fut fournie par les bacs d'eau posés dans la forêt de Ferage en 1965, et dont le rendement fut de 4 000 insectes sous les charmes, 7 000 sous les coudriers et 9 500 en lisière. Une démonstration plus affinée peut être tirée des productivités déterminées par Krizelj grâce aux captures de ses cages d'émergence dans les mêmes lieux en 1967. Par exemple, il compte 3 600 000 diptères sciarides par hectare sous les charmes, un million sous les coudriers et seulement 90 000 dans la

prairie voisine. Autre contraste: un peu plus de 500 000 chironomides par hectare sous les charmes et sous les coudriers, mais près de deux millions dans la prairie.

Cependant c'est l'entomofaune active à 20 mètres de haut qui s'est toujours révélée la plus singulière. Dès que les arbres ont des feuilles, jusqu'en automne, elle se distingue par sa densité qui atteint facilement le double, à certaines époques jusqu'à neuf fois celle des niveaux du sol et de 9 mètres. On y déchiffre un curieux mélange d'espèces venant, les unes du couvert forestier, les autres des prairies ou des champs du voisinage.

Plus surprenante encore fut la démonstration de différences énormes entre les faunules d'une année à l'autre, dans les mêmes lieux.

Si Verstraeten put compter plus d'un million de chenilles par hectare, sur les arbres d'une station, en 1963, et près d'un million en 1964 et en 1968, il n'en trouve que 180 000 ou 190 000 en 1967. Ces fluctuations s'inscrivent dans un processus général de gradation des populations, phénomène connu et assez bien étudié pour les lépidoptères, mais qui, dans une large mesure, reste imprévisible.

Les différences observées pour l'entomofaune ailée sont aussi grandes et probablement plus difficilement explicables, bien qu'on puisse les mettre assez nettement en rapport avec les normes climatiques de chaque année.

Ainsi, à Ferage, en 1966, nos bacs d'eau ont fourni deux fois moins d'insectes qu'en 1965. Mais tous n'ont pas accusé la même régression. A 20 mètres de haut, ce fut la même chose les deux années; au sol et à 9 mètres, sous les charmes, il y eut quatre fois moins d'insectes en 1966; sous les coudriers et en lisière, huit fois moins. La même année, dans la forêt de Virelles, on a compté, après le 5 juillet, jusqu'à quatorze fois moins d'insectes au sol, vingt-trois fois moins à 11 mètres et, en tout, quarante-trois fois moins d'insectes après le 6 septembre.

Choisissons aussi un exemple parmi les résultats fournis par les cages d'émergence posées par Krizelj dans la forêt de Ferage en 1967 et 1968. Sous les charmes, plus de 3 millions de sciarides par hectare en 1967, 300 000 seulement en 1968. Par contre, en prairie, les sciarides passent de 90 000 seulement en 1967 à 500 000 en 1968. Les autres données de Krizelj montrent que les différentes familles de diptères participent très inégalement à ces fluctuations qui ont des intensités et parfois des directions variables selon les biotopes.

Nous savons déjà que, dans notre matériel comme dans tout recensement faunique, c'est un petit nombre d'espèces très abondantes qui s'attribuent les proportions les plus fortes, tandis que la majorité des espèces que nous détaillerons plus tard sont représentées par des populations si basses qu'elles ne comportent que quelques couples à l'hectare, parfois moins.

Il apparaît donc que ces communautés variables sont fragiles. Il faudrait accentuer très peu les processus

occasionnels de dépression pour les détériorer gravement, provoquer des extinctions locales et peut-être causer une famine chez les vertébrés insectivores.

VERS LA SYSTÉMATISATION DES ENTOMOFAUNES FORESTIÈRES ?

Le dossier que nous avons constitué pour une forêt pourrait être augmenté, répondre entièrement aux exigences de la taxonomie et de la statistique, et dès lors être exploité pour opposer de plus en plus fortement tous les biotopes et toutes les niches caractérisables de cette forêt. On arriverait ainsi à des monographies très fouillées, certainement très instructives. Cependant, en restant dans cette voie, on justifierait la critique, parfois exprimée, selon laquelle l'écologie ne découvre que le particulier et n'atteint, comme généralisations, que des évidences circonstanciées, au prix d'analyses laborieuses du détail.

Il est donc nécessaire que la synécologie animale, suivant les exemples de l'anatomie, de la physiologie et de la biochimie, devienne à son tour ce qu'elle n'est point encore: une science comparée. Pour cela, il importe moins de décomposer une forêt que de rechercher tout ce qu'elle peut avoir de commun avec des forêts semblables et de mettre en évidence le système dans lequel on peut classer les entomofaunes globales des diverses sortes de forêts.

Les forêts que nous avons surtout étudiées sont des chênaies. Notre hypothèse est qu'outre leurs chênes et le cortège des éléments botaniques associés, elles ont des entomofaunes pourvues d'un fonds identique, qui réagissent selon les mêmes modalités, cela malgré l'originalité de chacune et l'intensité des fluctuations de toutes sortes. Il faut distinguer ces aspects communs en considérant les taxa dominants et les taxa indicateurs, leurs proportions et leurs densités, c'est-à-dire, comme en anatomie comparée, en dépistant les rapports constants, les corrélations, les homologies et les analogies.

L'hypothèse étant vérifiée, on pourra sans doute l'étendre à d'autres chênaies situées dans d'autres régions et, de comparaison en comparaison, parvenir à une systématique cohérente des entomofaunes forestières.

Mais cet objectif est si lointain qu'il paraît utopique. On n'a pas encore cherché à l'atteindre pour la portion de l'entomofaune qui se prête le mieux à une démonstration facile: les chenilles de lépidoptères directement inféodées à certains instruments caractéristiques de la production primaire. Est-ce une consolation: il fallut plusieurs siècles pour passer de l'anatomie descriptive et presque contemplative de la Renaissance à l'anatomie comparée et expliquée qu'on peut enseigner aujourd'hui. En tout cas, aucun optimisme n'est permis à l'heure actuelle car les zoologistes disponibles pour édifier la synécologie animale comparée sont peu nombreux et peu enclins à se discipliner en vue d'un objectif général commun. Je doute même qu'ils puissent s'accorder

pour standardiser leurs méthodes de recensement et la manière de présenter leurs résultats. Ne soyons donc pas trop pressés.

L'ENTOMOFAUNE FORESTIÈRE: UN ORGANE DIFFUS DANS UNE RÉGION

Mais il y a, sans incompatibilité, une autre manière d'instituer la comparaison sans se perdre dans le détail. On doit se rappeler que les forêts que nous étudions sont parties intégrantes d'une région naturelle plus ou moins modifiée, laquelle est un cadre tout désigné pour d'utiles comparaisons.

Il y a d'incessants échanges de faunes entre la forêt et ses alentours, si dégradés soient-ils. Ces interférences sont beaucoup plus importantes que l'interférence des phytocénoses, non seulement parce que les animaux se meuvent, mais surtout parce qu'ils ne sont pas soumis, comme les végétaux, à une compétition sévère pour la place sur terre et pour la place au soleil.

D'ailleurs la notion d'insectes forestiers est très relative. Il n'y a probablement pas, à l'intérieur de nos forêts caducifoliées, 5% d'insectes qui ne vivent qu'en forêt. Par contre, la faune des haies, des prairies et des sites rudéraux comporte une majorité d'insectes qu'on trouve aussi, bien représentés, au moins dans la lisière ou dans les clairières des forêts. Quant aux espèces qu'on ne trouve que dans les champs, dans les jardins et au voisinage des maisons, non seulement elles ne constituent qu'une minorité dans le catalogue des insectes d'un pays comme la Belgique, mais de toute manière, pour la plupart, elles proviennent probablement des biotopes de complexes forestiers d'autrefois ou d'ailleurs.

Ce diagnostic peut surprendre; il s'impose dès qu'on se rappelle que la vocation naturelle de nos régions est, depuis des millénaires, de produire des forêts. Du fait de l'action humaine, la macrofaune primitive, forestière elle aussi, même quand elle se complaisait dans les clairières (qui étaient des parties normales de la forêt), a disparu ou a été mal remplacée par le gibier actuel. Mais l'entomofaune a survécu, parce que plus discrète et plus prolifique. C'est donc une entomofaune des forêts ancestrales qui domine encore et qui s'est accommodée des lieux anthropisés. Adaptant ses densités et ses proportions, parfois ses mœurs, elle persiste dans toute la région, comme un organe complexe et diffus.

Dès lors, en prenant la région comme cadre opérationnel de ses comparaisons, l'entomologiste peut donc analyser la transformation des productivités naturelles depuis leur climax jusqu'aux conditions où l'entomofaune forestière autochtone devient vestigiale, c'est-à-dire un organe réduit et inutile. Et en comparant les faunes de plusieurs régions, il peut espérer montrer à sa manière l'originalité fondamentale et persistante de chacune.

LE CLIMAX DE L'ENTOMOFAUNE FORESTIÈRE

D'après ce que j'ai indiqué, la contribution des insectes à la productivité secondaire des forêts n'est assurément pas négligeable. En y ajoutant les autres parties de la faune, on atteindra des valeurs pour l'accumulation d'énergie, de lipides et de protéines riches — ou si on veut des équivalents en poulets gras — qui diminueront l'admiration qu'on peut avoir pour les performances de l'agriculture moderne.

Nonobstant, l'entomofaune de nos forêts ne paraît jamais saturée. Que de niches inoccupées à tous les niveaux! Que de bois mort sans xylophages et sans xylicoles! En fait, l'intérieur de ces forêts — peuplé d'arbres tous vivants, serrés et assez homogènes — est inhospitalier pour beaucoup d'insectes. Que de substrats pour une faune plus dense si ces forêts étaient peuplées d'arbres d'âges plus différents, comportaient plus de clairières et si l'on s'abstenait d'y tailler, d'y abattre, d'y chasser, d'en retirer des arbres et du gibier!

Nous pensons donc que les forêts ancestrales de nos régions aux époques non glaciaires du Pléistocène devaient supporter une entomofaune plus riche et plus mélangée, profitant d'une plus grande diversité d'habitats.

Pourtant, ces forêts de jadis nous sont souvent montrées denses et sombres, exprimant la victoire totale des grands arbres sur la végétation herbacée, et en conséquence aussi inhospitalières que les forêts entretenues d'aujourd'hui. On a même prétendu que ces forêts climaciques ont chassé les grands mammifères et même l'homme du Mésolithique. Maintes diagrammes palynologiques paraissent admettre cette vision.

Nous tenons à notre hypothèse, au moins pour de longues périodes interglaciaires, pour la simple raison que nos paysages, avant l'élargissement des clairières réalisés par les hommes, furent l'objet des agressions de mammifères, grands et petits, bien plus influents que le gibier actuel.

La paléontologie nous autorise à imaginer comme un fait banal la circulation de l'un ou l'autre couple de grands mammifères dans chaque dizaine ou, soyons pessimistes, dans chaque centaine d'hectares des forêts antérieures à l'histoire. Ces mammifères furent, selon les époques, des bisons ou des aurochs, des chevaux ou des éléphants, ou des rhinocéros à narines cloisonnées... Qu'on se représente les effets de telles présences! C'est la forêt avec plus de clairières, coupée par des itinéraires, une chance pour les graminées et pour les angiospermes non ligneuses. C'est aussi la régénération forestière rendue laborieuse, localement déphasée, l'accès au climax de la productivité primaire rendu difficile. Mais c'est aussi la prolifération de l'entomofaune, car la macrofaune ne chasse pas celle-ci, elle l'entretient.

Pour les animaux de toutes sortes, pour l'entomologiste et pour quoi pas pour l'écologiste, ce climax de la diversité des habitats et de la productivité secondaire obtenu aux dépens du climax de la productivité primaire, n'est-ce pas cela, le Paradis perdu?

Summary

Insects of the free air space in forests: facts and view points (J. Leclercq)

The author puts forward a number of considerations arising out of the work of certain of his collaborators (see Krizelj and Verstraeten hereinafter) on the entomofauna circulating above-ground in forests, comprising mainly: flying, hopping, running and climbing adult Pterygota, particularly Diptera and green-leaf-eating Lepidopteran caterpillars.

These considerations cover three main themes:

1. The problem of measuring observed phenomena, chiefly due to the difficulty of making numerical estimates of entomofauna.
2. The great density of entomofauna living above-ground in forests (over one million vernal caterpillars per hectare in 1963 in a hornbeam and oak-grove in Upper Belgium; 17 million insects circulating in the same forest in 1967).
3. The instability and fragility of the entomofauna in space and in time.

The author considers the need for a systematization of forest entomofauna (comparative animal synecology) based on the comparative study of the entomofauna of the main types of forest. This far-off and seemingly

Utopian objective may be more easily achieved if it is borne in mind that present-day forests are an integral part of areas that have undergone modification but which are by nature of the forest type; the primitive entomofauna of primeval forests has adapted itself more easily than the macrofauna to man-made sites (hedges, meadows, ruderal sites) and survives in each region as a complex and diffuse community, maintaining continuous exchanges between the forest and its surroundings, however degraded these may be.

This being so, the entomologist may, by comparing the entomofauna of several regions, hope to show the basic and enduring originality of each of these fauna, ranging from the forest climax to vestigial conditions in which the entomofauna is reduced to insignificance.

Despite its considerable profusion, the entomofauna of present-day forests never appears to reach saturation; composed wholly of living trees, planted too closely together, these forests are found inhospitable by many insects. The forests of the interglacial eras of the Pleistocene, with their great variety of habitats, their clearings in which dwelt large mammals that have since vanished, must have supported a richer and more varied entomofauna than today's.

Bibliographie / Bibliography

- GASPAR, Ch. 1967. Recherches sur l'écosystème forêt. Série C: La chênaie à galéobdolon et à oxalis de Mesnil-Église (Ferage). Contribution n° 3. Coléoptères piégés en 1965 et 1966. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 2, n° 4, p. 657-666.
- . 1968. Recherches sur l'écosystème forêt. Série B: La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Contribution n° 18. Coléoptères piégés en 1965 et 1966. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 3, n° 1, p. 76-82.
- ; et al. 1968. Recherches sur l'écosystème forêt. Série C: La chênaie à galéobdolon et à oxalis de Mesnil-Église (Ferage). Contribution n° 5. Insectes récoltés dans des bacs d'eau. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 3, n° 1, p. 83-100.
- ; —. 1968. Recherches sur l'écosystème forêt. Série B: La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Contribution n° 19. Insectes récoltés dans des bacs d'eau. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 3, n° 2, p. 294-300.
- KRIZELJ, S. 1968. Recherches sur l'écosystème forêt. Série C: La chênaie à galéobdolon et à oxalis de Mesnil-Église (Ferage). Contribution n° 8. Diptères récoltés dans des bacs d'eau. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 3, n° 3, p. 503-515.
- . 1969a. Insectes récoltés au piège Malaise à Peyresq (Basses-Alpes). *Entomops*, n° 14, p. 183-196.
- . 1969b. Étude de la faune entomologique de trois biotopes du site Peyresq (Basses-Alpes) à l'aide de bacs d'eau. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 4, n° 1, p. 121-129.
- . 1969c. Recherches sur l'écosystème forêt. Série B: La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Contribution n° 23. Diptères récoltés dans des bacs d'eau. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 4, n° 1, p. 111-120.
- LECLERCQ, J. 1964a. Sur la méthodologie de la faunistique entomologique. *Bull. (Ann.) Soc. ent. Belg.*, vol. 100, p. 372-383.
- . 1964b. L'écologie à sa place et à son heure: un essai sur les idées connexes et sur les idées parasites. *Lejeunia*, n.s., n° 30, p. 1-21.
- . 1968a. Les monographies fauniques régionales nécessaires aux progrès de la biogéographie et de l'écologie. *C. R. Soc. Biogéogr.*, vol. 44, p. 60-68.
- . 1968b. Pour un atlas de répartition des insectes de l'Europe occidentale, œuvre coopérative. *C. R. Soc. Biogéogr.*, vol. 44, p. 69-81.
- VERSTRAETEN, Ch. 1967. Introduction à l'étude des lépidoptères dans l'écosystème forêt en Belgique. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 2, n° 1, p. 180-197.
- WOLF, F.; GASPAR, Ch.; VERSTRAETEN, Ch. 1968. Recherches sur l'écosystème forêt. Série C: La chênaie à galéobdolon et à oxalis de Mesnil-Église (Ferage). Contribution n° 7. Hyménoptères récoltés dans des bacs d'eau. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 3, n° 3, p. 566-579.

L'entomofaune circulante dans une chênaie à charmes de haute Belgique¹

S. Krizelj

Faculté des sciences agronomiques de l'État, Zoologie générale et faunistique, Gembloux, et Centre national d'écologie générale, 15, avenue Joli-Mai, 1320 Genval (Belgique)

SOMMAIRE

Le problème des pièges
Problème du lieu et des dates des piégeages
Problème du classement
Résultats
 Rapport des captures d'insectes par les bacs d'eau à celui des pièges d'émergence
 Productivité et biomasse
 Les espèces
Summary
Bibliographie / Bibliography

La forêt renferme au-dessus du sol un va-et-vient continu d'insectes variés et abondants, et la majorité de cette entomofaune circulante est formée de diptères.

Les principales difficultés rencontrées par les écologistes entomologistes se situent au niveau du choix des pièges, du lieu et du moment du piégeage ainsi que de l'exploitation des résultats. Nous avons envisagé successivement ces trois problèmes.

LE PROBLÈME DES PIÈGES

Dans la pratique aucune méthode ne correspond à l'idéal. Tous les pièges sont plus ou moins sélectifs. Certains piègent de préférence les coléoptères, d'autres les lépidoptères, etc. Nous avons adopté la technique qui, après maints essais préliminaires, s'est révélée la plus efficace et la plus pratique pour récolter les insectes les plus abondants dans toute forêt, en l'occurrence les diptères. Il s'agit de la méthode des bacs d'eau, parfois appelée méthode de Moericke. Elle présente l'avantage de permettre des piégeages dans presque toutes les parties de la forêt, mais son grand défaut est de ne pas permettre de connaître la relation entre l'échantillon recueilli et la population globale.

Pour pallier cette lacune nous avons aussi utilisé des pièges d'émergence de 1 m² de surface, lesquels procurent tous les insectes qui éclosent sous le piège (par unité de surface) et permettent, par conséquent, non seulement d'estimer la productivité du sol, mais aussi d'établir une relation sûre entre l'échantillon recueilli et la population totale des diptères. En comparant ces captures aux résultats obtenus beaucoup plus intensivement avec les bacs d'eau, nous pourrons enfin mesurer le champ d'action des bacs d'eau et ainsi donner à cette méthode plus facile une signification plus grande.

1. Recherches sur l'écosystème forêt. Série C: La chênaie à galéobdolon et à oxalis de Mesnil-Église (Ferage).

PROBLÈME DU LIEU ET DES DATES DES PIÈGEAGES

Utilisant la technique des assiettes colorées mise au point par Roth et Couturier en 1966, Duviard (1967) a réalisé la première application intéressante de cette méthode d'échantillonnage des animaux peuplant un biotope déterminé; il a dénombré et suivi les fluctuations numériques de nombreuses espèces dans des biotopes différents.

Nous avons, pour notre part, étudié une forêt plus homogène à différents niveaux et à différents endroits. Les prélèvements ont été effectués à l'aide de couples de bacs d'eau dans quatre stations au sol — dans la zone à charmes et dans la zone à coudriers de la forêt, dans la prairie avoisinante et à la lisière de cette prairie et de la forêt — ainsi qu'à deux niveaux dans la partie à charmes — à 9,30 mètres, c'est-à-dire à la cime des charmes, et à 20 mètres, à la cime des chênes.

En 1965 et 1966, nous avons piégé l'entomofaune circulante uniquement à l'aide de bacs d'eau de 30 × 30 × 10 cm colorés en blanc. Les piégeages ont débuté dès le réveil de la nature le 1^{er} mars, et se sont terminés le 7 novembre, date à laquelle on ne prenait pratiquement plus d'insectes.

En 1967, 1968 et 1969, nous nous sommes limités aux sept premiers mois de l'année, mais en utilisant en plus des pièges d'émergence. Ceux-ci ont été placés par groupes de cinq dans les stations "Charme", "Coudrier" et "Prairie" et relevés tous les sept jours.

Notre système de piégeage présente de grands avantages, du fait qu'il élimine des paramètres encombrants. Il élimine en effet toutes les corrections que l'expérimentateur doit effectuer lorsqu'il ne piège pas pendant le même nombre de jours et d'heures, à la même heure, dans les mêmes conditions atmosphériques, etc.

PROBLÈME DU CLASSEMENT

Le classement du matériel est le problème le plus difficile de tout travail d'écologie entomologique. Comme Leclercq (1964), Roth (1966) et Duviard (1967) l'ont noté, il est vain de vouloir recenser des populations d'insectes en allant immédiatement jusqu'à l'espèce. Ainsi, il nous est matériellement impossible de mettre un nom d'espèce sur les 300 000 individus récoltés depuis 1965, à moins de mobiliser toute une équipe de spécialistes, ce qui d'ailleurs comporterait le risque de centrer l'attention sur la seule recherche d'espèces rares, celles dont l'incidence sur la biomasse totale est négligeable.

RÉSULTATS

Les résultats des piégeages effectués en 1965 et 1966 sont déjà publiés (Gaspar *et al.*, 1968; Krizelj, 1968). Il suffit donc que nous rappelions ici quelques-unes des conclusions, d'ailleurs valables pour les années suivantes.

Les diptères constituent en général 94% de l'entomofaune piégée, les hyménoptères 4%, les coléoptères 1%. Le reste est formé de lépidoptères et d'autres insectes ptérygotes.

La diminution ou l'augmentation du nombre total de captures observées d'une année à l'autre est due à un changement de la productivité secondaire active dans le milieu forêt proprement dit et non à une diminution de la productivité prairie. Les proportions des différents ordres restent cependant égales.

La densité de captures a été la plus grande dans les pièges situés à la cime des chênes, suivis par ceux situés dans la prairie et la lisière; ensuite viennent à égalité les stations "Charme" et "Coudrier"; enfin le niveau 9,30 mètres et la station "Pin sylvestre".

Les stations "Charme" et "Coudrier" ne présentent guère de différences tant sous le rapport du nombre total de captures que sous celui de la phénologie. Des différences n'apparaîtront sans doute qu'au niveau des espèces.

Du point de vue phénologique, il existe une énorme différence entre les nématocères et les brachycères. Numériquement, les nématocères prédominent au printemps, les brachycères en été et en automne.

Les localisations des différentes familles de diptères sont caractéristiques:

1. Toutes les stations contiennent des phorides, des anthomyides et des dolichopodides;
2. La prairie se caractérise par la présence de sepsides et de cordylurides;
3. Le couvert forestier est caractérisé par les lauxaniides, les empidides et les borborides;
4. En ce qui concerne les diptères, la lisière ne semble pas être le lieu de rencontre des faunes herbagères et forestières;
5. On retrouve à 9,30 m les mêmes familles qu'au sol, sauf les lonchoptérides;
6. La cime des chênes est le lieu de rencontre de deux populations d'insectes, l'une venant du couvert forestier, l'autre des prairies ou des champs.

En ce qui concerne les piégeages réalisés de 1967 à 1969, tous les résultats ne sont pas encore disponibles, mais d'ores et déjà nous pouvons ajouter aux observations précédentes certains éléments qui nous permettent de mieux connaître la faune circulante de la forêt étudiée.

RAPPORT DES CAPTURES D'INSECTES PAR LES BACS D'EAU A CELUI DES PIÈGES D'ÉMERGENCE

Les rapports s'établissent comme suit:

Station	Diptères	Hyménoptères	Coléoptères
Charme	2,13	0,73	1,81
Coudrier	1,27	0,59	1,07
Prairie	1,60	0,58	0,67
MOYENNE	1,70	0,63	1,15

Ce qui signifie que le bac d'eau (carré de 30 cm de côté) possède une surface d'action de 2,13 m² dans le charme pour les diptères, de 0,73 m² pour les hyménoptères et de 1,81 m² pour les coléoptères. En moyenne, pour les extrêmes, cela correspond à des rayons d'action variant de 40 à 70 cm pour une surface captante de 900 cm². Nos résultats concordent parfaitement avec les observations faites par Le Berre et Roth (1969), qui démontrent que les assiettes colorées n'attirent jamais les insectes de loin. Ces chercheurs estiment la distance d'attraction à 30 ou 40 cm, mais leur surface captante

est plus de deux fois inférieure à la nôtre. Les bacs d'eau entrent donc dans la catégorie des pièges à action proche (Roth *et al.*, 1966) réputés les meilleurs, puisqu'ils rassemblent des échantillons assez importants mais dans un rayon suffisamment faible.

PRODUCTIVITÉ ET BIOMASSE

Dans les tableaux 1 et 2 nous voyons que les années 1967 et 1968 ne sont pas identiques, mais aussi que les dif-

TABLEAU 1. Productivité de certaines familles de diptères, mesurée à partir des pièges d'émergence (milliers d'individus par hectare).

Familles	Charme		Coudrier		Prairie	
	1967	1968	1967	1968	1967	1968
<i>Psychodidae</i>	4	2	0	2	558	582
<i>Anisopodidae</i>	30	0	24	8	34	0
<i>Limnobiidae</i>	664	100	880	358	234	0
<i>Tipulidae</i>	10	10	22	10	2	4
<i>Bibionidae</i>	6	4	12	104	2 164	10
<i>Mycetophilidae</i>	434	374	362	106	4	10
<i>Sciaridae</i>	3 654	300	1 082	246	90	544
<i>Cecidomyidae</i>	974	572	910	832	1 100	1 438
<i>Chironomidae</i>	548	20	572	14	1 926	34
<i>Empididae</i>	998	50	1 398	210	282	376
<i>Lonchopteridae</i>	170	14	106	22	114	160
<i>Phoridae</i>	260	298	176	568	242	1 346
<i>Lauxaniidae</i>	360	38	188	16	0	0
<i>Chloropidae</i>	0	0	6	0	280	118
<i>Anthomyidae</i>	32	10	88	28	62	74
<i>Tachinidae</i>	16	46	32	40	2	0
TOTAL	5 687	1 639	6 620	2 974	6 642	1 814

TABLEAU 2. Biomasse de certaines familles de diptères mesurée à partir des pièges d'émergence (grammes de matière sèche par hectare).

Familles	Charme		Coudrier		Prairie	
	1967	1968	1967	1968	1967	1968
<i>Psychodidae</i>	0	0	0	0	61	64
<i>Anisopodidae</i>	42	0	34	11	48	3
<i>Limnobiidae</i>	1 527	260	2 024	823	538	0
<i>Tipulidae</i>	130	130	286	130	26	52
<i>Bibionidae</i>	12	8	23	198	4 116	19
<i>Mycetophilidae</i>	261	225	217	64	3	6
<i>Sciaridae</i>	658	54	195	443	16	98
<i>Cecidomyidae</i>	205	120	191	175	231	302
<i>Chironomidae</i>	219	8	229	6	770	14
<i>Empididae</i>	1 796	90	2 516	378	507	677
<i>Lonchopteridae</i>	68	6	42	9	46	64
<i>Phoridae</i>	65	74	44	142	60	337
<i>Lauxaniidae</i>	432	46	226	19	0	0
<i>Chloropidae</i>	0	0	1	0	70	30
<i>Anthomyidae</i>	64	20	176	56	124	148
<i>Tachinidae</i>	208	598	416	520	26	0
TOTAL	8 160	1 838	5 858	2 564	6 994	4 698

férentes familles ne sont pas piégées de la même façon dans les différentes stations.

Ces tableaux montrent aussi que, quelle que soit la station étudiée, les sols produisent toujours le même poids sec de diptères, mais par des voies différentes. En 1967, par exemple, dans la prairie, les bibionides sont dominants, alors que ce sont les limnobiides et les empidides dans les stations "Charme" et "Coudrier".

LES ESPÈCES

Au niveau des espèces, les résultats partiels acquis à ce jour sont présentés dans les tableaux 3 et 4. En combinant ces deux tableaux, il est possible de faire des constatations intéressantes sur l'écologie de ces diptères.

Les lauxaniides identifiés naissent uniquement en forêt et ne quittent pas le couvert forestier au cours de leur vie:

Ptilonota guttata Meigen ne naît que dans le sol de la station "Coudrier". Cette espèce ne quitte jamais son biotope. Sur des centaines d'exemplaires capturés, seuls 2 individus ont été récoltés à 20 mètres et à la lisière. Cette espèce peut donc être considérée comme caractéristique de la station "Coudrier".

Macrocera centralis Meigen est caractéristique de la station "Charme".

Nous avons relevé 7 espèces caractéristiques de la station "Prairie". Parmi elles, *Philia febrilis* L. mérite une attention particulière. Les larves de cette espèce vivent uniquement dans le sol de la prairie. Les adultes peuvent accidentellement pénétrer sous le couvert forestier. En 1967, nous avons observé une pullulation fantastique de cette espèce. En trois semaines, les pièges d'émergence ont récolté en moyenne 220 individus, ce qui représente, en poids sec, la biomasse fantastique de 4 078 gr/ha. Ce phénomène ne s'est pas représenté en 1968 ni en 1969.

Les opomyzides ne naissent qu'en prairie, mais peuvent être capturés en assez grand nombre en forêt.

Par contre, les lonchoptérides naissent dans le sol de toutes les stations mais les bacs d'eau les capturent mal.

Dasyphora albofasciata Macquart est un muscicide ubiquiste, il se promène partout aussi bien en forêt qu'en prairie.

TABLEAU 3. Présence (x) ou absence (●) des espèces dans les pièges d'émergence des stations citées.

	Charme	Coudrier	Prairie
Muscidae			
<i>Poliates lardarius</i>	●	●	x
<i>Phaonia populi</i>	●	x	●
<i>Musca autumnalis</i>	●	●	x
Bibionidae			
<i>Bibio johannis</i>	x	x	x
<i>Philia febrilis</i>	●	●	x
Anisopodidae			
<i>Phryne fenestralis</i>	●	x	x
Lonchopteridae			
<i>Musidora furcata</i>	x	x	x
<i>Musidora fallax</i>	x	x	x
Otitidae			
<i>Ptilonota guttata</i>	●	x	●
Macroceridae			
<i>Macrocera vittata</i>	●	x	●
<i>Macrocera centralis</i>	x	●	●
Opomyzidae			
<i>Geomyza combinata</i>	●	●	x
<i>Opomyza germinationis</i>	●	●	x
Rhagionidae			
<i>Rhagio scolopaceus</i>	●	●	x
Lauxaniidae			
<i>Tricholauxania praeusta</i>	x	x	●
<i>Tricholauxania fuscicornis</i>	x	x	●
<i>Sapromyza illota</i>	x	x	●
<i>Sapromyza difformis</i>	x	x	●
<i>Sapromyza rorida</i>	x	x	●
<i>Sapromyza sordida</i>	●	x	●
Stratiomyidae			
<i>Chloromyia formosa</i>	●	●	x

TABLEAU 4. Présence (x) ou absence (●) des espèces dans les bacs d'eau des stations citées.

	20 mètres 1-2	9,30 mètres 4-5	Charme 7-8	Coudrier 12-13	Lisière 18-19	Prairie 23-24
Muscidae						
<i>Dasyphora albofasciata</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Musca corvina</i>	x	●	●	●	●	x
<i>Orthelia caesarion</i>	x	●	●	x	●	x
Bibionidae						
<i>Amasia funebris</i>	●	●	●	●	x	●
<i>Biblio leucopteris</i>	●	●	●	x	x	●
<i>Philia febrilis</i>	x	●	●	x	x	x
Anisopodidae						
<i>Phryne punctata</i>	x	●	x	x	●	●
<i>Phryne fenestralis</i>	●	●	●	●	x	x
Lonchopteridae						
<i>Musidora lutea</i>	●	●	●	●	●	x
<i>Musidora fallax</i>	●	●	x	x	●	x
<i>Musidora furcata</i>	●	●	●	●	●	x
Otitidae						
<i>Ptilonota guttata</i>	x	●	●	x	x	●
<i>Otites formosa</i>	●	●	●	x	●	●
Macroceridae						
<i>Macrocera bipunctata</i>	●	●	●	●	x	●
Opomyzidae						
<i>Geomyza angustipennis</i>	●	●	x	x	x	●
<i>Opomyza germinationis</i>	●	●	x	x	x	x
<i>Geomyza combinata</i>	●	●	●	●	x	x
Rhagionidae						
<i>Rhagio scolopaceus</i>	●	●	●	●	x	x
<i>Rhagio vitripennis</i>	●	●	●	●	x	●
<i>Chrysopilus auratus</i>	x	●	●	●	x	●
<i>Symphoromyia melaena</i>	●	●	●	●	x	●
Erinidae						
<i>Xylophagus ater</i>	●	●	x	●	●	●
Lauxaniidae						
<i>Sapromyza rorida</i>	●	●	x	x	●	●
<i>Sapromyza difformis</i>	●	●	x	x	●	●
<i>Tricholauxania praeusta</i>	●	x	x	x	●	●

Summary

The "mobile" entomofauna in an oak-hornbeam forest in Haute Belgique (S. Krizelj)

The "mobile" entomofauna was investigated at six stations or levels in a mixed hornbeam and hazel-wood at Mesnil-Église, Ferage, in Belgium, in 1965 and 1966; by the water pan method.

Biomass and productivity research was continued throughout 1967, 1968 and 1969 on the hornbeam station, the hazel-station and grassland which borders them using "pièges d'émergence".

For a trapping surface of 900 sq. cm, the water pans have an area of action of 1.7 sq. m for the Diptera,

0.63 sq. m for the Hymenoptera and 1.5 sq. m for the Coleoptera.

The mass of Diptera produced over a year scarcely varies between one station and another, though the families and species differ. With regard to the special ecology of certain Diptera we noted that: (a) the Lauxaniidae identified breed only in forest and do not leave the forest canopy; (b) *Ptilonota guttata* may be regarded as characteristic of the hazelstation; (c) the *Macrocera centralis* may be regarded as characteristic of the hornbeam station.

In 1967 we observed a productivity of 4,078 g/ha (dry matter) of Bibionidae (*Philia febrilis*).

Bibliographie / Bibliography

- DUVIARD, D. 1967. *Écologie du domaine de Brouëssy: étude botanique et entomologique*. Bondy (France), ORSTOM.
- GASPAR, CH.; *et al.* 1968. Recherches sur l'écosystème forêt: insectes récoltés dans des bacs d'eau dans la chênaie à galéobdolon et oxalis de Mesnil-Église (Ferage). *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 3, n° 1, p. 83-100.
- KRIZELJ, S. 1968. Recherches sur l'écosystème forêt: diptères récoltés dans des bacs d'eau dans la chênaie à galéobdolon et à oxalis de Mesnil-Église (Ferage). *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 3, n° 3, p. 503-515.
- LE BERRE, J. R.; ROTH, M. 1969. Les méthodes de piégeage des invertébrés. Dans: LAMOTTE, M.; BOURLIÈRE, F. (ed.). *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des peuplements terrestres*, p. 55-96. Paris, Masson.
- LECLERCQ, J. 1964. Sur la méthodologie de la faunistique entomologique. *Bull. (Ann.) Soc. ent. Belg.*, vol. 100, p. 372-383.
- ROTH, M. 1964. Méthodologie du piégeage en milieu herbacé. *Notes polycopiées*.
- ; COUTURIER, G. 1966. Les plateaux colorés en écologie entomologique. *Ann. Soc. ent. Fr.*, n.s., n° 2, p. 361-370.

Rôle des lépidoptères vernaux dans la productivité primaire et secondaire aérienne de 1963 à 1969 dans une chênaie à charmes de haute Belgique¹

C. Verstraeten

Faculté des sciences agronomiques de l'État, Zoologie générale et faunistique, Gembloux, et Centre national d'écologie générale, 15, avenue Joli-Mai, 1320 Genval (Belgique)

SOMMAIRE

- Faunistique des lépidoptères de la forêt de Ferage
 - Le site
 - Les méthodes de recensement et d'inventaire
 - Les résultats de l'inventaire
- Densité des chenilles ravageuses printanières de 1963 à 1969
 - Méthodes
 - Discussion des résultats
- Importance de la consommation des insectes ravageurs
 - Techniques
 - Discussion des résultats
- Summary
- Bibliographie/Bibliography

Dans l'écosystème des forêts caducifoliées, la productivité primaire du feuillage (futaie, taillis et tapis herbacé) est, comme le rappellent Duvigneaud *et al.* (1967, 1968), de 3,1 à 4 tonnes de matière organique sèche par hectare et par an. La productivité secondaire est beaucoup plus malaisée à évaluer, car elle met en cause une foule de consommateurs successifs. Si l'on a quelques données sur la densité possible des populations de ces consommateurs, on a par contre très peu d'informations sur l'importance de leur consommation et sur leur capacité de conversion.

Parmi ces consommateurs, une place primordiale revient aux lépidoptères, dont les larves peuvent causer des défoliations importantes, surtout à la fin du printemps.

De 1963 à 1969, conformément au programme du Centre national d'écologie générale, nous avons suivi les variations de populations des chenilles et des adultes de lépidoptères printaniers dans la forêt de Ferage. Ce recensement n'aurait pas eu sa pleine signification si nous n'avions pas cherché quelle était la quantité moyenne de nourriture ingérée par les principales espèces et quel était leur poids moyen.

Bien entendu, la présentation de toutes ces données en même temps aurait abouti à des tableaux surchargés, de lecture et d'analyse difficiles. C'est pourquoi nous avons divisé le présent travail en trois grandes parties: "Faunistique des lépidoptères de la forêt de Ferage"; "Densité des chenilles ravageuses printanières de 1963 à 1969"; "Importance de la consommation des insectes ravageurs".

1. Recherches sur l'écosystème forêt. Série C: La chênaie à galéobdolon et à oxalis de Mesnil-Église (Ferage). Contribution n° 12.

FAUNISTIQUE DES LÉPIDOPTÈRES DE LA FORÊT DE FERAGE

LE SITE

La forêt de notre étude est une chênaie à charme et à coudrier, établie sur limon de plateau, à Mesnil-Église (Ferage): sol brun moyennement profond, altitude 235 mètres avec, en sous-bois, entre autres plantes basses, des *Lamium galeobdolon* et *Oxalis acetosella*. Elle est traitée en futaie sur taillis. La futaie a un recouvrement de 70 à 85% avec une hauteur moyenne de 24 mètres et est composée pour la plus grande part de *Quercus petraea*. La strate arbustive est formée dans la partie nord de souches de *Corylus avellana* comportant en moyenne 200 brins à l'are, âgée d'environ 23 ans et dont la hauteur est comprise entre 4 et 7 mètres. Dans la partie sud, le taillis est presque exclusivement composé de cépées de *Carpinus betulus* comportant environ 40 tiges à l'are, âgé d'environ 42 ans et de 10 à 11 mètres de hauteur.

Il convenait que nous fassions nos observations et nos recensements en tenant compte de ces deux sortes de taillis et de la variation dans la densité des *Quercus petraea*. En effet, dans la partie nord, la futaie des chênes est dense: 163 arbres à l'hectare avec une surface terrière de 27, 42 m²; par contre, vers le sud, on ne trouve que 77 arbres à l'hectare. Nous nous sommes particulièrement attachés à étudier les lépidoptères des trois stations délimitées par le Centre national d'écologie générale: une dans les charmes et deux dans les coudriers. Dans la station à charme, clôturée et d'une superficie de 6,5 ares, une tour métallique de 24 mètres et à plusieurs étages a grandement facilité nos observations.

Dans la grande station à coudrier, d'une surface de 65 ares, mais non clôturée, une passerelle de cinq mètres de longueur et sise à plus de quatre mètres du sol a aussi été très utile. La petite station à coudrier, clôturée, servait surtout aux relevés climatiques.

LES MÉTHODES DE RECENSEMENT ET D'INVENTAIRE

Dans une étude antérieure du même site, Gaspar et moi-même (1968) avons étudié l'inventaire des insectes récoltés par des bacs d'eau. Les lépidoptères y sont très peu représentés. En effet, non seulement les papillons ne sont guère attirés par les objets colorés inodores, mais surtout la majorité des espèces sylvestres sont nocturnes et ne peuvent être capturées que par des méthodes moins générales. Au printemps et en automne, de 1963 à 1969, outre le filet traditionnel, nous avons utilisé deux méthodes de chasse: l'une basée sur le ramassage des femelles aptères et l'autre sur l'attraction exercée par les sources lumineuses sur les espèces ailées. Pour les femelles aptères, nous avons suivi la méthode

de Betts (1955), qui peut donner un assez bon aperçu de leur densité. Pour les espèces ailées, nous avons capturé, identifié et compté tout ce qui venait à une lampe à essence de 500 bougies. Nous avons essayé une seule fois une lampe à lumière noire (*black light*, 20 W), mais les résultats n'ont pas été fort encourageants. De plus, le maniement de ce type d'appareil est assez délicat dans un site forestier. La lampe à essence a fonctionné hebdomadairement de la fin mars au 15 mai de chaque année, entre le coucher du soleil et 22 heures. En juillet des années 1968 et 1969, nous avons utilisé la lampe pour évaluer la population de *Tortrix viridana*. En automne, de la mi-octobre jusqu'à la fin de novembre, en moyenne une fois par semaine, le piège lumineux a servi à capturer les mâles aptères.

LES RÉSULTATS DE L'INVENTAIRE

Par la conjugaison de ces méthodes certes imparfaites et utilisées trop épisodiquement, nous avons pu capturer 138 espèces de lépidoptères nocturnes et diurnes. Il est certain que la forêt doit en abriter des centaines d'autres, volant notamment à d'autres époques, mais il importait, dans un travail écologique, de ne considérer que celles pouvant jouer un rôle dans la productivité primaire aérienne vernale. En ramenant le nombre de larves ou d'adultes capturés à une unité de surface et en écartant des espèces existant à moins de 50 exemplaires, nous n'avons plus eu à considérer que 23 espèces. Le tableau 1 donne la liste et la densité relative de ces papillons de 1963 à 1969. Fait remarquable, sur ces 23 espèces, 9 appartiennent aux géométrides et huit aux noctuides. Parmi ces 23 espèces, 2 seulement peuvent être considérées comme véritablement diurnes: *Thecla quercus* L. et *Adela viridella* Scopoli. Certes, il existe bien d'autres espèces diurnes à Ferage, telles *Argynnis paphia* L., *Apatura iris* L., *Apatura ilia* Schiffermüller et les *Pararge* sp., mais leur relative rareté ne leur permet pas d'entrer dans les normes fixées au tableau 1. La deuxième observation que ce tableau fait ressortir est le nombre et la diversité des espèces en 1963 et en 1964. Depuis 1965, sans qu'on puisse en connaître les causes exactes, on n'observe plus qu'une dizaine d'espèces en abondance. La régression des géométrides et des noctuides a été générale et a amené la pullulation de la tordeuse verte. Il semble donc se confirmer que l'alternance entre ces deux types de populations de lépidoptères est à rechercher plus dans le rôle fort spécifique de leurs parasites que dans celui des conditions climatiques.

Par rapport aux faunes forestières qui ont fait l'objet des travaux antérieurs de Varley (1958) et de Satchell (1962), nous pouvons conclure qu'à Ferage, la faune des lépidoptères ravageurs est nettement plus variée et que plus d'une dizaine d'espèces ont de l'importance dans la productivité secondaire. De plus, en dehors des espèces reprises au tableau 1, on ne peut en négliger quelques autres, caractéristiques des forêts caducifoliées

TABLEAU 1. Principaux lépidoptères de la forêt de Ferage.

Espèce	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969
<i>Geometridae</i>							
<i>Colotois pennaria</i> L.	+	+	--	-	-	--	-
<i>Erannis defoliaria</i> Cl.	+++	+++	+++	++	++	+	+
<i>Operophtera brumata</i> L.	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++
<i>Agriopsis leucophaearia</i> Hb.	++	++	++	+	+	++	+
<i>Agriopsis marginaria</i> F.	++	++	+	+	-	-	+
<i>Phygalia pilosaria</i> Hb.	++	++	+	+	+	-	-
<i>Biston strataria</i> Hfn.	++	++	+	+	--	-	-
<i>Alsophila aescularia</i> Sch.	+	+	+	-	-	-	-
<i>Biston betularia</i> L.	+	+	●	-	-	+	-
<i>Noctuidae</i>							
<i>Orthosia cruda</i> Sch.	++	++	++	+	+	+	-
<i>Eupsilia transversa</i> Hfn.	+	+	+	-	-	+	-
<i>Cosmia trapezina</i> L.	+	+	-	+	+	+	+
<i>Conistra vaccinii</i> L.	+	+	-	+	-	●	-
<i>Orthosia stabilis</i> Sch.	+	+	-	-	-	-	-
<i>Orthosia gothica</i> L.	+	+	●	-	-	-	-
<i>Orthosia incerta</i> Hfn.	+	+	+	-	-	+	-
<i>Brachonychia sphinx</i> Hfn.	●	●	-	-	-	-	-
<i>Lycaenidae</i>							
<i>Thecla quercus</i> L.	+	●	-	-	-	-	-
<i>Lymantriidae</i>							
<i>Orgyia recens</i> Hb.	+	+	-	-	-	-	-
<i>Lasiocampidae</i>							
<i>Lasiocampa quercus</i> L.	+	●	-	-	●	+	-
<i>Incurvariidae</i>							
<i>Adela viridella</i> Scop.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tortricidae</i>							
<i>Tortrix viridana</i> L.	+	+	-	+	++	+++	+++
<i>Eucosmidae</i>							
<i>Eucosma insertana</i> F.	●	●	-	-	-	●	-

+++ > 1 000 exemplaires adultes ou larves par are; ++ > 250; + > 100; ● > 40.

et susceptibles de causer épisodiquement des défoliations, mais que nous n'avons trouvées qu'à moins de 50 exemplaires à l'are: *Phalera bucephala* L., *Porthesia similis* Fuessly, *Lymantria monacha* L., *Endromis versicolora* L. et certains Eucosmides, Tortricides ou Notodontides.

Devant cette courte liste introductive, le naturaliste comme l'écologiste, constate que la forêt demeure, dans nos régions, un des derniers sites où la faune entomologique pourrait subsister quasiment dans sa forme ancestrale.

DENSITÉ DES CHENILLES RAVAGEUSES PRINTANIÈRES DE 1963 A 1969

MÉTHODES

Les résultats de comptages de chenilles dans les forêts tempérées ont fait l'objet de plusieurs publications depuis une quinzaine d'années (Betts, 1955; Varley,

1958; Satchell, 1962; Klomp, 1966). Aussi fut-il assez aisé de choisir pour Ferage une méthode s'adaptant à la forêt et à l'équipement existant. Pour des raisons d'économie de matériel et de sauvegarde du site, la méthode que nous avons choisie a été celle que vient de décrire Klomp. Le nombre de chenilles par unité de surface est obtenu par la formule:

$$\bar{N}_m = \bar{N}_s \times S_m$$

N_m = moyenne de chenilles par mètre carré (ce nombre représente la quantité de chenilles existant dans une colonne imaginaire qui a pour base 1 m² et une hauteur infinie).

N_s = nombre moyen de chenilles par branche échantillonnée.

S_m = nombre de branches par m².

N_m a été calculé séparément dans le taillis et dans la futaie. Le ramassage et le comptage des chenilles dans les deux sortes de taillis ont été assez aisés.

Les opérations se sont répétées trois fois entre le 15 mai et le 8 juin de chaque année dans douze emplacements de 1 m². Pour la futaie dans la station à charme, nous avons utilisé également, aux mêmes dates que dans le taillis, la tour métallique à plusieurs étages de 24 mètres

de hauteur, la passerelle et des échelles. Nous avons ramassé et compté les chenilles se trouvant sur les branches situées dans six colonnes de 1 m² de base et de hauteur égale à celle de 3 chênes, essentiellement *Quercus petraea* Lieblein. Comptant ensuite le nombre de branches des chênes échantillonnés, on a le nombre de chenilles par chêne.

Connaissant le nombre d'arbres de la futaie, on calcule aisément le nombre de chenilles par hectare de futaie. En additionnant les nombres obtenus pour le taillis et pour la futaie par hectare on a les chiffres des

tableaux 2, 3 et 4. Dans les stations à coudrier, faute d'une tour métallique, nous n'avons pas pu effectuer nos comptages au-dessus de 11 mètres de hauteur. Nous avons donc supposé que, comme dans la station à charme, la densité des chenilles des six chênes échantillonnés entre 11 et 23 mètres n'est pas essentiellement différente de celle existant entre 4 et 11 mètres. Au bas de la colonne théorique de ramassage, des draps étaient tendus pour recueillir les chenilles, chrysalides ou déjections qui pouvaient tomber sur le sol.

TABLEAU 2. Importance des lépidoptères dans la parcelle à charme de 6,5 ares (période du 10 mai au 10 juin).

	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969
Nombre moyen de chenilles par hectare	1 100 000	880 000	670 000	320 000	180 000	950 000	556 000
Poids frais moyen de chenilles par hectare (en kg)	120	82	58	29	14	81	42
Poids sec moyen de chenilles par hectare (en kg)	37	26	18	8,8	4,2	25	13,5
Nourriture ingérée par hectare (poids sec en kg)	130	90	65	31	15	88	45
Nourriture ingérée par hectare (poids frais en kg)	390	270	195	93	46	275	140

TABLEAU 3. Importance des lépidoptères dans la parcelle clôturée de coudrier (période du 10 mai au 10 juin).

	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969
Nombre moyen de chenilles par hectare	1 250 000	990 000	650 000	380 000	190 000	1 000 000	400 000
Poids frais moyen de chenilles par hectare (en kg)	127	85	57	31	14	82	31,5
Poids sec moyen de chenilles par hectare (en kg)	39	26,5	18	9,5	4,5	26	11
Nourriture ingérée par hectare (poids sec en kg)	140	93	64	33	16	90	39,5
Nourriture ingérée par hectare (poids frais en kg)	419	278	191	99	47,5	278	122,5

TABLEAU 4. Importance des lépidoptères dans la parcelle à coudrier de 65 ares (période du 10 mai au 10 juin).

	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969
Nombre moyen de chenilles par hectare	—	—	—	300 000	150 000	1 100 000	500 000
Poids frais moyen de chenilles par hectare (en kg)	—	—	—	28	12	84	39
Poids sec moyen de chenilles par hectare (en kg)	—	—	—	8,5	3,5	26	12
Nourriture ingérée par hectare (poids sec en kg)	—	—	—	31	13	91,5	42
Nourriture ingérée par hectare (poids frais en kg)	—	—	—	92,5	39	284	130

DISCUSSION DES RÉSULTATS

Les chiffres des tableaux 2, 3, 4 représentent le nombre moyen des chenilles des deux derniers âges. Nous avons surtout considéré ces deux stades de croissance parce qu'ils représentent les époques où les chenilles dévorent le plus et causent les dégâts visibles.

Les chenilles ou les chrysalides ont été capturées ou ramassées, comptées et réparties plus ou moins par espèces dans des boîtes spéciales pour être ramenées vivantes à Gembloux. En laboratoire, tout était à nouveau soigneusement examiné et identifié. Une partie était tuée pour connaître les poids secs, tandis que l'autre était mise en élevage pour d'autres expériences.

On constate que les trois stations de Ferage ont sensiblement les mêmes populations de chenilles, malgré de grosses différences de structure dans la futaie. Si la station à charme a un nombre plus restreint de chênes, ceux-ci ont en général une cime beaucoup plus importante et ont été beaucoup plus dévorés, car leur débourrage se produisait plusieurs jours avant ceux des stations à coudrier.

En 1963 et en 1964, la futaie et le taillis ont été quasi complètement défeuillés par les espèces polyphages forestières appartenant aux familles des noctuides et des géométrides.

Les années 1966 et 1967 ont été relativement pauvres en lépidoptères, mais 1968 a marqué l'expansion explosive d'une espèce typiquement inféodée au chêne: *Tortrix viridana* L. En 1968 et en 1969, le taillis tant de charme que de coudrier a été presque complètement épargné.

Comment expliquer la quasi-disparition des géométrides et des noctuides ces deux dernières années? Les chasses au filet comme les résultats apportés par les bacs d'eau (Gaspar *et al.*, 1968) ont montré en 1965 et en 1966 une augmentation très sensible des hyménoptères parasites. Malheureusement, faute de systématiseurs, nous n'avons pu faire déterminer l'énorme matériel d'hyménoptères ichneumonides, braconides, chalcidides ramené des stations de Ferage. Sur le plan de l'écosystème forêt, le rôle de tous ces parasites est encore à apprécier et à évaluer.

Les évaluations de chenilles se font beaucoup plus aisément et sûrement si les stations choisies sont équipées d'un matériel permettant des observations dans les cimes. Il est remarquable de constater que, grâce à l'appareillage de Ferage, les méthodes fastidieuses et aléatoires de recensement des chenilles ont été simplifiées et mieux contrôlées. Les chiffres obtenus à Ferage sont du même ordre de grandeur que ceux obtenus dans les forêts de Wytham, Berkshire (Varley et Gradwell, 1958a, 1958b) ou de Roudsea Wood National Reserve (Satchell, 1962).

Le problème du comptage des chenilles et des chrysalides ne représente plus de grosses difficultés techniques pour les zoologistes qui peuvent bénéficier de stations forestières équipées pour étudier la productivité pri-

maire. Par contre, l'identification de toutes ces larves est malaisée, car elle nécessite, sauf pour les espèces très communes et caractéristiques, une bibliothèque et des manipulations de laboratoire importantes. De plus, au sein d'une même espèce on peut rencontrer souvent des variations de couleurs d'âge en âge. Heureusement, à plus d'une occasion, nous avons pu bénéficier de l'aide d'un excellent spécialiste en ce domaine: le Dr P. Houyez (Liège), que nous tenons à remercier vivement pour son aimable et toujours compétente collaboration.

IMPORTANCE DE LA CONSOMMATION DES INSECTES RAVAGEURS

TECHNIQUES

Il est assez étonnant que les travaux consacrés depuis des années à l'étude des populations d'insectes forestiers ravageurs n'aient pas accordé plus d'intérêt à la nécessité de mesurer l'importance de leurs déprédations ou de leurs dégâts. En général, les zoologistes ou les écologistes, mettant en avant la difficulté qu'il y avait à suivre des élevages en pleine nature, n'ont pas publié de chiffres précis sur la consommation spécifique ou totale par unité de surface. Les quelques études qui donnent des bilans de consommation par espèce ont été réalisées sur des insectes très communs causant de graves dommages dans les cultures ou dans les matières emmagasinées.

Depuis 1964, parallèlement à nos recensements de chenilles, nous avons procédé à des élevages de la plupart des espèces ramassées à Ferage, afin de déterminer non seulement les poids frais et les poids secs aux deux derniers âges ou à l'état de chrysalide, mais aussi la quantité de nourriture nécessaire pour former l'adulte. La méthode que nous avons mise au point pour suivre la croissance des chenilles et calculer la quantité de nourriture consommée a été développée dans une publication antérieure (Duyckaerts, 1967).

Ces expériences faites en laboratoire à une température voisine de 20° donnent des chiffres de consommation assez identiques à ceux qu'on obtiendrait en pleine nature. Une expérience réalisée en forêt concurremment avec celle du laboratoire, sur *Operophtera brumata* L., donne des résultats similaires de consommation à un âge déterminé. Mais en forêt, pour arriver à une mue quelconque, il faut 36 à 48 heures en plus. En outre, les adultes obtenus par élevage à une température de près de 20° ont un poids semblable à ceux capturés en novembre en forêt. Cependant, certaines espèces vagabondes doivent dépenser plus en forêt et en conséquence consommer 10 à 20% de plus pour arriver à leur poids optimal. Il faut cependant ajouter qu'on observe de plus fortes différences dans la consommation de nourriture si l'on ne donne pas aux chenilles l'espèce végétale optimale. Ainsi *Operophtera brumata*

grossit plus rapidement et consomme moins de nourriture avec *Coryllus avellana* L. qu'avec *Carpinus betulus* L. et surtout *Quercus petraea* Lieblein. Et pourtant les femelles de ce géométride recherchent surtout les chênes! Il faut environ 15% de matière sèche en plus sur chêne pour donner un adulte d'*Operophtera brumata* L. Sans doute les chênes offrent-ils plus de cachettes pour les œufs?

Le tableau 5 donne les poids frais et les poids secs de chenilles du dernier âge de 7 espèces trouvées à Ferage, avec en regard le poids de nourriture assimilée. Tous ces résultats sont donnés en milligrammes.

Rappelons que la quantité de nourriture ingérée (en poids sec) est donnée par la formule: $A = \frac{a+a'}{2}$, où $a = S - S'' \frac{S}{S'}$ et $a' = S' - S''$.

S, S' et S'' représentent des mesures de poids sec (en mg): S = poids sec initial de la nourriture; S' = poids sec après effets spontanés du métabolisme des feuilles; S'' = poids sec des feuilles restantes après alimentation des chenilles.

D'autre part, on a récolté très régulièrement et pesé les excréments, ce qui a permis d'obtenir la quantité de nourriture sèche assimilée en faisant la différence entre le poids sec de nourriture ingérée et le poids sec des excréments. Le poids frais de nourriture ingérée est reconstitué en partant du pourcentage initial de matière sèche des feuilles, ainsi, si f = poids frais initial des feuilles, la quantité de nourriture ingérée est donnée par: $\frac{A \times f}{S'}$.

Ces chiffres permettent de calculer aussi les coefficients intéressants suivants: (a) le coefficient d'utilisation digestive (CUD), c'est-à-dire le rapport entre la quantité de nourriture assimilée et la quantité ingérée; (b) le rendement de croissance (RC), c'est-à-dire le rapport entre le gain de poids larvaire et la quantité de nourriture ingérée; (c) le taux de conversion (TC), c'est-à-dire le rapport entre le gain de poids larvaire et la quantité de nourriture assimilée.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

Parmi les sept espèces du tableau 5 se trouvent les quatre plus gros ravageurs de la chênaie de Ferage. En 1963, 1964, 1965, 1966, *Operophtera brumata* L. et *Erannis defoliaria* Cl. ont constitué à elles seules près de 90% du nombre total des chenilles vernales. En 1968 et en 1969, *Tortrix viridana* L., *Operophtera brumata* L. et *Erannis defoliaria* Cl. ont fourni près de 94% de la population totale. A partir de ces données et des poids secs pour 1 000 autres chenilles, il devient aisé de donner une évaluation assez précise des quantités de nourriture consommées par hectare durant la période du 10 mai au 10 juin. Ces chiffres sont donnés dans les tableaux 2, 3, 4.

Ces valeurs paraîtront peut-être assez dérisoires pour l'écologiste habitué à compter en tonnes les quantités de feuilles produites par la forêt. Il nous semble cependant qu'il ne faut pas oublier que la partie consommée par ces chenilles ne représente qu'une médiocre partie de cette production primaire. En effet, ces invasions de larves de lépidoptères attaquent les jeunes bourgeons ou, au maximum, les 7 à 9 premières feuilles de chaque extrémité des rameaux. A notre connaissance, le poids que représente ce début de production foliaire n'a jamais été mesuré ou évalué. La soustraction de toutes ces jeunes feuilles ou même tout simplement de leurs parenchymes provoque une dénudation spectaculaire. Les chenilles, comme la plupart des phytophages, ne consomment quantitativement pas tant en biomasse, mais dégradent fort le feuillage en provoquant la chute des pétioles, des écailles de bourgeons, des nervures foliaires, voire de feuilles à demi-rongées. L'évaluation de ces débris retournant hâtivement à la litière n'a pas été faite; elle n'est cependant pas négligeable, car elle augmente sensiblement la défeuillaison vernale.

Il faudrait que les écologistes de la productivité primaire évaluent, par des comptages et en pesant les feuilles de ces extrémités de rameaux, le poids réel du feuillage en fin mai ou au début de juin. De plus, d'autres phytophages vernaux devraient être également étudiés, comme certaines espèces de coléoptères curculionides ou chrysomélides, voire même des hémiptères, des diptères ou des thysanoptères. Il faut bien constater que, pour le moment, on ne peut avancer à peu près aucun chiffre de densité ou de consommation.

A côté de ces sept espèces importantes pour la forêt de Ferage, il a été possible d'obtenir le poids sec aux deux derniers âges d'une trentaine d'autres espèces. Malheureusement, faute de pouvoir faire démarrer ces élevages au stade de l'œuf ou de la chenille de premier âge, aucun chiffre de consommation n'a été obtenu. Parmi ces espèces, on peut noter les poids secs suivants: *Agriopsis leucophaeria* Hubner, 33,58 mg; *Phygalia pilosaria* Hubner, 191,17 mg; *Cosmia trapezina* L. (souvent carnassière), 205,44 mg; *Brachonychia sphinx* Hufnagel, 237,53 mg. Des études plus poussées seront poursuivies sur toutes ces espèces et sur d'autres, en recherchant d'abord des femelles fécondées aptes à pondre, pour pouvoir partir de l'œuf et suivre tout le développement larvaire.

Le tableau 5 donne des chiffres minimaux de consommation par espèce, car nous avons toujours fourni aux chenilles l'espèce végétale optimale (en nous fondant sur les ouvrages spécialisés). C'est ainsi qu'aux dépens de *Coryllus avellana* L., les espèces suivantes ont été élevées: *Operophtera brumata* L., *Erannis defoliaria* Clerck, *Orithosia incerta* Hufnagel. *Tortrix viridana* L. et *Conistra vaccini* L. l'ont été avec *Quercus petraea* Lieblein. *Endromis versicolora* L. s'est développé sur *Betula pendula* Roth et *Saturnia pavonia* L. sur *Craetagus monogyna* Jacq.

Des études comparatives devraient être poursuivies

TABLEAU 5. Croissance et consommation de nourriture chez quelques chenilles de Féragé: poids frais (PF) et poids sec (PS) par chenille (en mg).

Espèce	Croissance pondérale		Nourriture ingérée		Nourriture assimilée
	PF	PS	PF	PS	
<i>Operophtera brumata</i> L. (Duyckaerts, 1967)	69,84	21,42	266,22	84,16	40,44
<i>Erannis defoliaria</i> Cl.	219,51	64,51	747,334	276,79	124,43
<i>Conistra vaccinii</i> L.	685,70	170,42	2 537,08	975,80	361,41
<i>Tortrix viridana</i> L.	70,04	22,59	273,156	101,08	42,99
<i>Orthosia incerta</i> Hfn.	896,80	218,73	3 051,12	1 130,04	407,85
<i>Saturnia pavonia</i> L. (Duyckaerts, 1967)	2 439,21	371,50	6 186,01	2 372,78	660,12
<i>Endromis versicolora</i> L.	2 107,27	359,70	5 875,70	1 885,65	621,50

en mettant les chenilles de ces mêmes espèces sur des feuilles d'autres essences forestières et feraient peut-être apparaître des variations sensibles dans les valeurs de consommation, comme l'ont indiqué des expériences partielles d'*Operophtera brumata* L. sur *Quercus petraea* Lieblein.

Mais l'évaluation des quantités ingérées par les chenilles réclame énormément de soins, de temps et d'aide

technique, bien plus que pour les recensements des populations de chenilles. Matériellement, il est fort difficile de suivre le développement de plus de six espèces phytophages avec des populations de plus d'une centaine d'individus par élevage. Pourtant, c'est par ce système qu'on pourra fixer de façon fort définitive la productivité secondaire de l'écosystème des forêts caducifoliées tempérées.

Summary

Role of vernal Lepidoptera in primary and secondary productivity, from 1963 to 1969 in an oak-hornbeam forest in Haute Belgique (C. Verstraeten)

From 1963 to 1969, a thorough study was carried out of the role of vernal (or spring) Lepidoptera in an oak-grove ecosystem containing horn-beam and hazel (Féragé, Province of Namur, Belgium).

Of the 138 species of Lepidoptera counted, 23 are of ecological interest (Table 1); of these, 17 belong to the Geometridae and Noctuidae families. The daytime species, though highly characteristic of the site, play only a minor role. The populations of vernal caterpillars were counted and estimated by a method similar to that devised by Professor Klomp (1966). A metal tower and a footbridge facilitated estimation. At the end of May 1963, the first year in which observations were kept, the forest contained over 1 million caterpillars per hectare, chiefly of the Geometridae and Noctuidae families. In 1968, there were again an estimated million caterpillars per hectare, this pullulation being produced, however, primarily by *Tortrix viridana*, L.

There thus appears to be an alternation of gradation caused by their respective parasites between these two types of despoliating insect.

Concurrently, most of the important species were bred and weighed at Gembloux, in the laboratory or in the open. The average dry weight of final phase caterpillars was established for twenty-one species. For seven of these, fairly precise data on the weight of food ingested and absorbed were obtained; as a corollary, growth rate, digestion coefficients and conversion rates were learnt, making it possible to situate the role of each species within the ecosystem. The assessment of the quantities consumed per surface unit of forest, based on these data, is given in Tables 2, 3 and 4.

Thus, according to our estimates, a population of one million and a hundred thousand caterpillars per hectare, comprising 91 per cent *Operophtera brumata* L., abstracts 130 kg of dry matter from primary foliage production.

Contrary to observations made elsewhere, it is not in tons but in tens or hundreds of kilogrammes that the leaves eaten and thus abstracted from primary vernal production by caterpillars in the oak and horn-beam grove at Féragé must be reckoned.

The forest appears to be capable of surviving even total vernal defoliation without difficulty, as a second foliation occurs in late spring.

Bibliographie / Bibliography

- BETTS, M. C. 1955. The food of Titmice in Oak Woodland. *J. Anim. Ecol.*, vol. 24, p. 282-323.
- DUVIGNEAUD, P.; *et al.* 1967. *Écosystème et biosphère*. Bruxelles, Ministère de l'éducation nationale et de la culture. (Documentation 23 du Secrétariat général de la réforme de l'enseignement moyen.)
- . 1968. Recherches sur l'écosystème forêt: Aperçu sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 101, n° 1, p. 111-127.
- DUYCKAERTS, C. 1967. Utilisation et efficacité de transformation de la nourriture chez quelques chenilles de lépidoptères. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 2, n° 1, p. 52-63.
- ELTON, CH. S. 1966. *The pattern of animal communities*. London, Methuen. 432 p.
- GASPAR, CH.; *et al.* 1968. Recherches sur l'écosystème forêt: Insectes récoltés dans des bacs d'eau dans la chênaie à galéobdolon et oxalis de Mesnil-Église (Ferage). *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n.s., vol. 3, n° 1, p. 83-100.
- KLOMP, H. 1966. The dynamics of a field population of the pine looper *Bupalus piniarius* L. (*Lep. Geometridae*). Dans: CRAGG, J. B. (ed.). *Adv. ecol. Res.*, vol. 3, p. 207. London and New York, Academic Press.
- SATCHELL, J. E. 1962. Resistance in oak (*Quercus sp.*) to defoliation by *Tortrix viridana* L. in Roudsea Wood National Nature Reserve. *Ann. appl. Biol.*, vol. 50, p. 431-442.
- ; MOUNTFORD, M. D. 1962. A method for assessing caterpillar populations on large forest trees, using a systematic insecticide. *Ann. appl. Biol.*, vol. 50, p. 443-450.
- VARLEY, G. C.; GRADWELL, G. R. 1958a. Balance in insect populations. *Proc. Xth Int. Congr. Ent., Montreal*, vol. 2, p. 619-624.
- ; ———. 1958b. Oak defoliators in England. *Proc. Xth Int. Congr. Ent., Montreal*, vol. 4, p. 133-136.
- ; ———. 1962. The effect of partial defoliation by caterpillars on the timber production of oak trees in England. *Proc. XIth. Congr. Ent., Vienna*, vol. 2, p. 211-214.

V Litter decomposition
—forest soil fauna
and flora

V Décomposition de
la litière, pédofaune
et pédoflore
forestières

1 Forest soil flora

1 Pédoflore forestière

Forest soil microflora and mineral cycling

M. Witkamp
Oak Ridge National Laboratory,
Tennessee 37830 (United States)

CONTENTS

Introduction
Microbial enumeration and respiration
Microbial mineral pool
Résumé
Bibliography/Bibliographie

INTRODUCTION

Energy flow sheets of forest systems (Satchell, van der Drift, this volume) as well as loss of weight and rates of CO₂ evolution from forest floor components (Witkamp and Crossley 1966) indicate that most of the dead plant and animal tissues are decomposed by microflora. During decomposition mineral elements needed for sustained forest production are made available for renewed uptake by primary producers. This process of microbial remineralization, the physical as well as chemical unlocking of unavailable mineral elements, is the major effect of the microflora on forest production.

Preoccupation with the role of microbes in mineral cycling, rather than the usual attention given to chemical breakdown of organic matter, is because breakdown of the major organic compounds such as cellulose and lignin primarily yield quantities of H₂O and CO₂ that are rather inconsequential to the increase of forest productivity. The quantities of microbially produced water are negligible in comparison to the demand of forest production. Local failure of microbial generation of CO₂ can be easily overcome by drawing on the atmospheric CO₂ pool. The knowledge most relevant to forest production that can be gained from soil microflora concerns its role in mineral cycling. The minimum programme of IBP relies on two microbial measurement techniques, viz., colony counts by serial dilution plate technique and estimates of mycelium length in soil by the Jones and Mollison (1948) method. The serial dilution plates merely approximate the densities of viable propagules of organisms capable of developing rapidly on a specific artificial substrate. The Jones and Mollison method provides an assessment of microbial volume in soil but does not inform about viability, activity or natural configuration. Moreover, this method is not applicable to the litter layer where most of the mineralization takes place.

The aim of this paper is to reconcile the recommended minimum microbial requirements with the information needed to optimize sustained forest productivity. Optimization of production is best generalized in predictive models that formulate total system function under varying environmental and management conditions. Two microbial measurements are required for the realization of predictive models based on mineral flow; the size of the microbial mineral pool or the quantities of minerals in the microbial standing crop; and transfer coefficients for mineral movement along the various pathways to and from the microbial pools.

Mineral transfer and pool size can be measured continuously and non-destructively by using radio-nuclides such as ^{60}Co and ^{137}Cs , representing a bivalent essential and monovalent, non-essential element, respectively. By relating movement and accumulation of these and other minerals to the conventional methods of IBP, valuable connexions can be made between the measurements of the programme and its objective, viz., improved utilization of our resources, through management based on predictive models.

MICROBIAL ENUMERATION AND RESPIRATION

The serial dilution plate count or colony count is the most widely used microbial enumeration method. This method may reflect bacterial population density because bacteria usually live on the more readily decomposable

substrates not unlike those offered in the dilution plates. Moreover, inactive phases may not develop in time to compete with the already active phases on the crowded plates. On the other hand, microbial densities from colony counts are from 10 to 1,000 times lower than those from direct microbial counts on the same material. Probably many bacteria fail to develop on the plates, and often cells of small colonies remain clustered to yield only a single colony on the plates. Nevertheless, annual mean colony counts of a variety of litter substrates are highly correlated with microbial activity measured as loss of litter weight, and the amount of CO_2 evolving (Witkamp 1966a, and Fig. 1).

Serial dilution counts of fungi are unlikely to reflect total fungal activity because the fungi imperfecti that usually crowd the plates are living to a large extent off the breakdown products of basidiomycetes. Basidiomycetes are the main decomposers of the major litter constituents, cellulose and lignin. They normally do not develop on the plates. Also the fungi imperfecti originate predominantly from spores, the numbers of which are rather unrelated to the mass of active mycelium. Nevertheless, over sufficiently long periods of time, significant and positive relationships between fungal colony counts and mycelium length (Fig. 2) or CO_2 production do evolve. Thus for bacteria, and to a lesser extent for fungi, colony counts can be indicative of microbial mass and activity.

Similarly the estimates of microbial frequency and mass by the Jones and Mollison method reflect past activity. Unfortunately, neither the percentage of

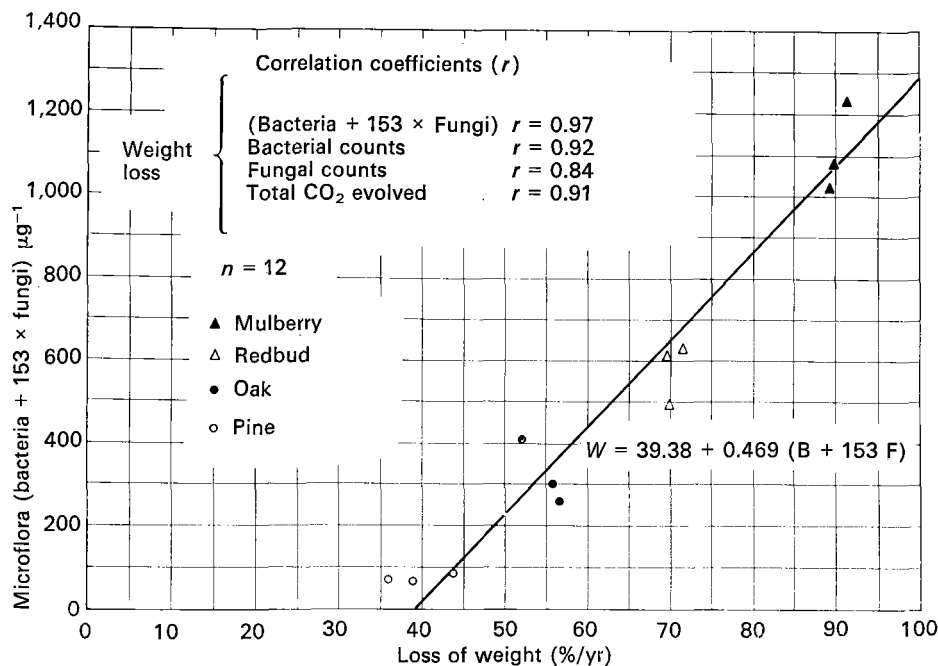
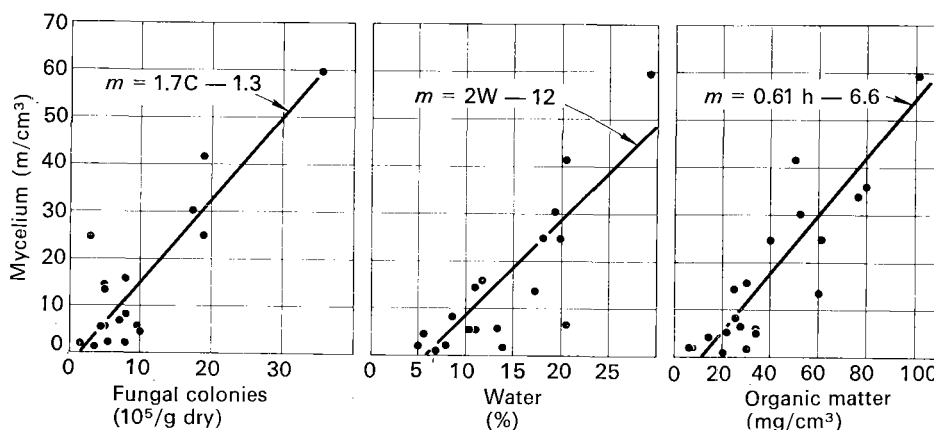


FIG. 1. Loss of weight by four species of leaves and annual mean microflora and CO_2 evolution of the litter exposed in gauze bags at Oak Ridge, Tennessee. Microbial counts were from serial dilution plates; CO_2 evolution was measured by closed box method (Witkamp 1966a).

FIG. 2. Relationships of mean annual mycelium length with fungal colony counts, and annual means of percentage moisture, and organic matter at six depths and three sites of a 50-year-old plantation of Scotch pine on the slope of an inland dune. Colony counts were made in January only.



dead microbial mass and microbial longevity necessary for calculation of turnover, nor mineral contents of the microbial mass are provided by this method. Direct counts appear to be positively related with colony counts, the quantities of organic matter and available moisture (Witkamp 1966b). Between soil and forest types, loss of litter either will be equal to litter input when there is no accumulation or proportional to litter input when there is accumulation at a constant rate. Because litter decay is the combined result of faunal and microbial activity and leaching, decay by the microflora must be assessed separately by direct measurements of the microbial pool.

MICROBIAL MINERAL POOL

The microbial mineral pool can be measured as the amount of mineral that is microbially immobilized, or by multiplying microbial volume and mineral concentration. Microbes take up minerals from either solid or liquid substrates. Mineral uptake and subsequent accumulation of minor and non-essential elements from liquid medium usually is proportional over three orders of magnitude to their concentration in the medium (Witkamp and Frank 1969a, and Fig. 3). Consequently, concentration factors are constant for a given mineral in a given soil solution. Concentration factors for uptake from a solid substrate such as direct uptake from litter are also constant for a given mineral in a given substrate, but are usually higher than those of associated soil solution, possibly as a result of direct contact and less dilution than in an aqueous environment (Witkamp 1968, and Fig. 4). In a liquid environment mineral concentration factors may depend on solubility, pH, and colloid size (Fig. 3), whereas in a solid substrate concentration factors also depend on how readily the mineral is released from its solid matrix, i.e., "availability" (Fig. 4).

Estimates of microbial volume are obtained at present

from direct measurements and range from 3.5 to 20 per cent of the organic substrate (Witkamp 1966b; Clark 1967). As mentioned before, the problem is to determine what part of the standing crop is live. Hopefully, refined bioluminescence techniques to measure microbial ATP will soon enable measurement of viable microbial mass.

Immobilization of mineral elements by microflora is best measured as the difference between the amount

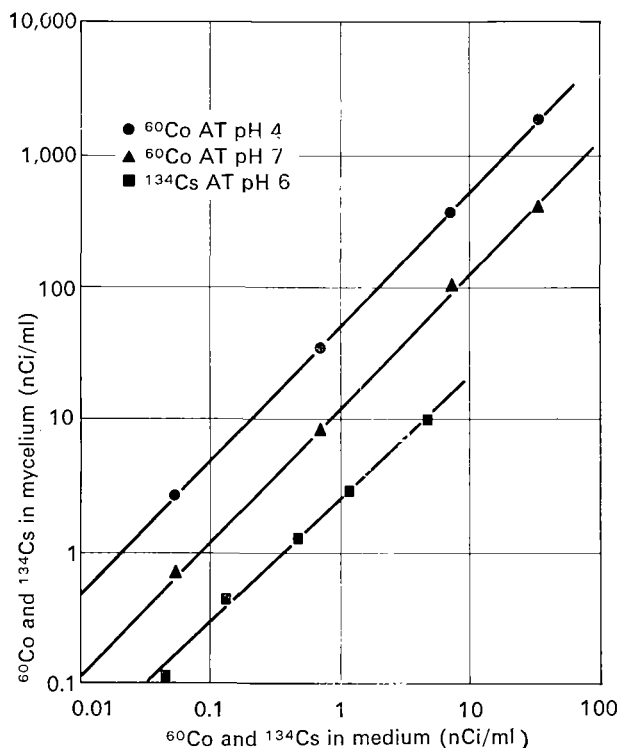


FIG. 3. Concentrations of ⁶⁰Co and ¹³⁴Cs in fungal mycelium and surrounding medium. Three-day-old growth of *Trichoderma viride* in 100 ml peptone-dextrose broth at 28°C.

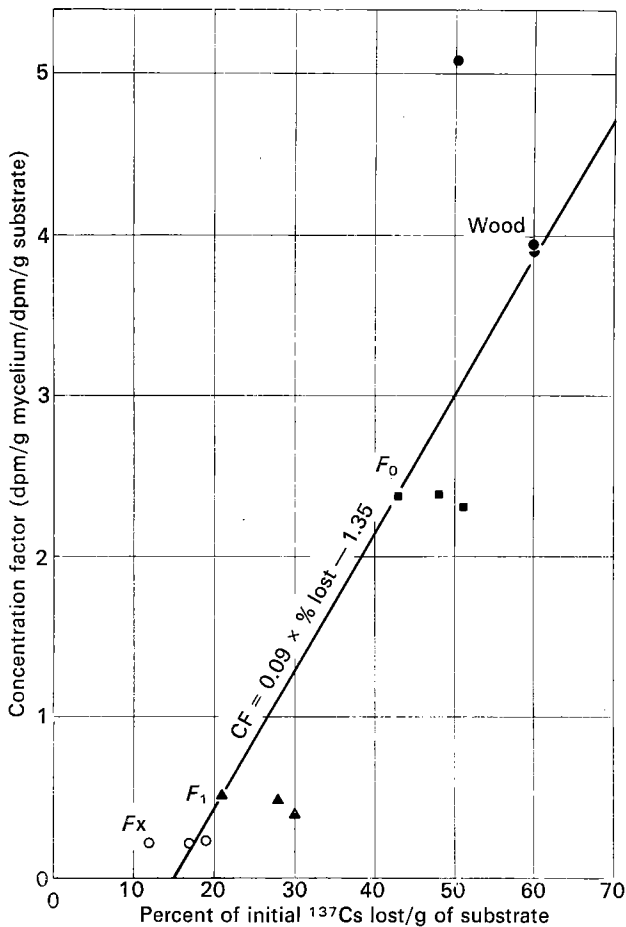


FIG. 4. Concentration of ^{137}Cs in one-week-old mycelia of *Trichoderma viride* relative to ^{137}Cs concentration in F_0 , F_1 , F_x and wood substrates, and the percentage of initial ^{137}Cs lost from these substrates during 7 days of incubation at 22°C .

of mineral that can be leached from substrate with and without microbial growth (Fig. 5). Immobilization of minerals (pool size) increases rapidly when the rate of respiration is highest (Fig. 5). There appears to be a linear and positive relationship between CO_2 evolution and mineral immobilization (Fig. 6). Because immobilized minerals are released upon death of the microbial tissue, a similar relationship exists between CO_2 and remineralization (Fig. 6). The relationship between CO_2 evolved and immobilization is different for different mineral elements and leaf species (Fig. 7). In general, the percentage immobilized will be higher for rapidly decomposing species and readily soluble minerals than for slowly decomposing substrates and less soluble minerals. Net immobilization, when gross immobilization is greater than the simultaneous mineralization, takes place mainly during the early stages of microbial blooms. Then remineralization from leaf substrate is still negligible. On leaves such as those of mulberry,

where tissue breakdown by a predominantly bacterial flora is almost instantaneous and where microbial immobilization is small, there only is net immobilization in the first days (Fig. 8). Presumably the short lifespan and low retention of bacteria, as compared to fungi which are dominant on most litters, soon cause remineralization from substrate and bacteria to be greater than immobilization.

Repeated cycles of microbial bloom followed by microbial collapse and release of minerals are induced by rewetting-drying and thawing-freezing cycles of the surface litter (Fig. 9). Thus over periods of several months the combined leaching of remineralized elements

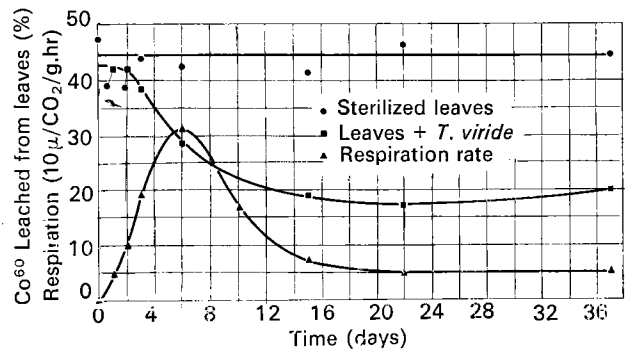


FIG. 5. Rate of a CO_2 evolution and percentage of initial ^{60}Co leached by shaking for 2 hr in 25 ml distilled water from 1 g of fractured dogwood (*Cornus floribunda L.*) leaves with and without growth of *Trichoderma viride*.

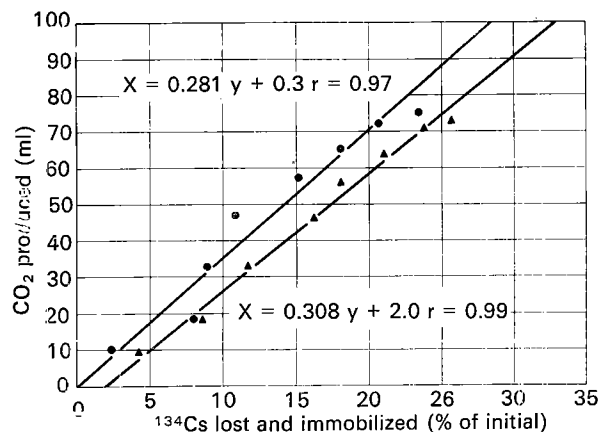


FIG. 6. Percentage lost (\blacktriangle) and percentage immobilized (\bullet) of initial ^{134}Cs content plotted against CO_2 produced per 1 g of decomposing oak (*Quercus alba L.*) leaves during 18 days of incubation at 25°C and eight periodic leachings with 8 ml of water each.

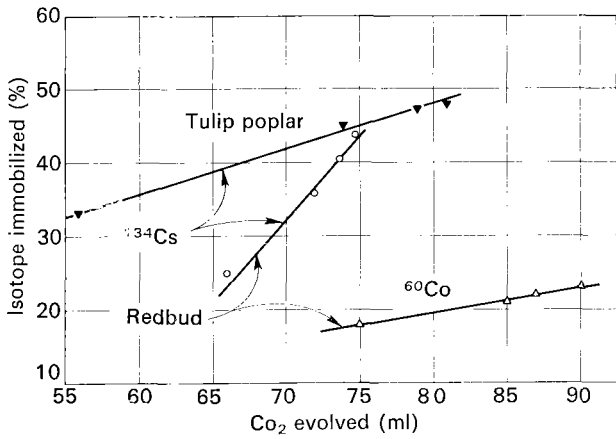


FIG. 7. Percentage of initial ^{60}Co and ^{134}Cs immobilized on leaves (3 g air dried) of tulip poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) and redbud (*Cercis canadensis* L.) incubated for 14 days at 28°C and four periodic leachings with 5 ml of water each.

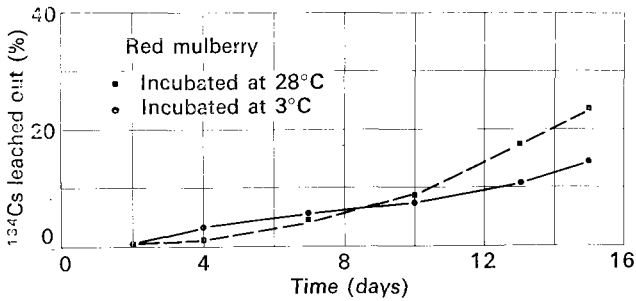


FIG. 8. Percentage of initial ^{134}Cs lost from red mulberry (*Morus rubra* L.) leaves without (3°C) and with (28°C) active natural microflora when leached with 8 ml of water after 2, 4, 7, 10, 13, and 15 days of incubation.

from litter and microflora will exceed microbial immobilization, resulting in a gradual loss of minerals from the litter-microbe complex. In time the rate of loss of an element (e.g., Cs) will be exponential, and proportional to the loss of another or all other elements; (e.g., Co, weight) (Fig. 10). Thus, weight loss is often directly proportional to mineral loss (Fig. 10; Witkamp and Frank 1969c).

Because weight loss by litter primarily results in generation of CO_2 by microflora and fauna, weight loss is proportional to CO_2 evolved (Fig. 12). Consequently the rate of CO_2 may be used as an index of mineral turnover. It must be realized that CO_2 evolution depends primarily on microbial activity, which in turn is determined by the temperature, moisture content, microbial mass, and the decomposibility of the substrate. A useful formulation of this dependency is:

$$C = 46.5 + 3.2T + 26.9 M/D + 11.4 \log B - 0.6W$$

in which $C = \text{CO}_2$ evolution in $\mu\text{hr}^{-1}\text{g}^{-1}$, $T =$ temperature in °C, $M/D =$ moisture content of the litter in grammes moist weight/grammes dry weight, B the num-

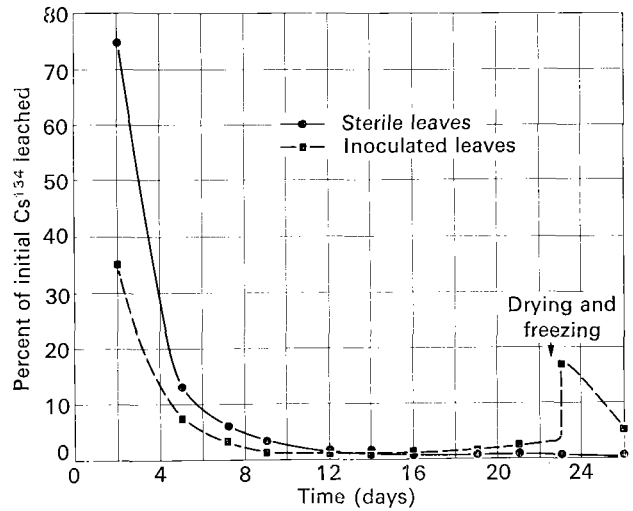


FIG. 9. Loss of ^{134}Cs in nine successive leachings (2.5 ml) of fragmented, steam-sterilized leaves of tulip poplar (1 g) with and without *Penicillium* sp. and effect of 2 hr of freezing (−10°C) and air drying on two subsequent leachings.

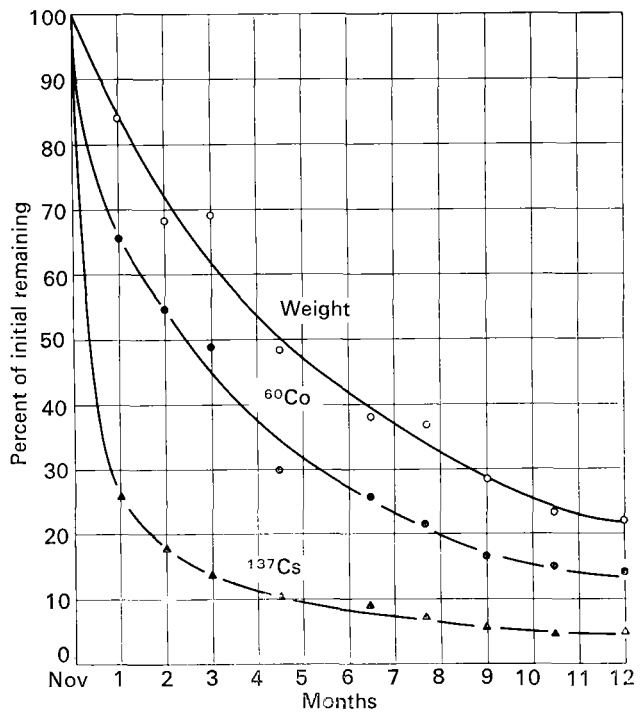


FIG. 10. Mean percentage loss of weight, ^{60}Co and ^{137}Cs from three leaf species (alder, sycamore, oak) exposed for one year at three sites (forest-pond-brook) (Witkamp and Frank 1969c).

ber of bacterial colonies/ μg of air dry litter, and W the number of weeks since leaf deposition (Witkamp 1966). In IBP or similar programmes CO_2 evolution can be easily measured using the inverted box method (Witkamp 1966c). Measurements of temperature and moisture content together with bacterial plate counts can also provide estimates of CO_2 evolution. In either case the rates and changes of CO_2 evolution will be indicative for the dynamics of mineral transfer.

The proportionality of loss of weight and loss of many minerals enables approximate calculation of gross immobilization. For instance, in the absence of an active microflora (at 2°C) a loss of 11 per cent of the initial weight of tulip poplar leaves corresponds with a 39 per cent loss of their initial ^{134}Cs . Using the same proportionality 22 per cent weight loss at 22°C would correspond with a 79 per cent loss of ^{134}Cs . The measured loss of only 17 per cent ^{134}Cs in the presence of an active microflora suggests gross microbial immobilization of 61 per cent of the initial ^{134}Cs of the leaves (Witkamp and Frank 1969b). This percentage is only approximate because masses lost at 2°C and 22°C

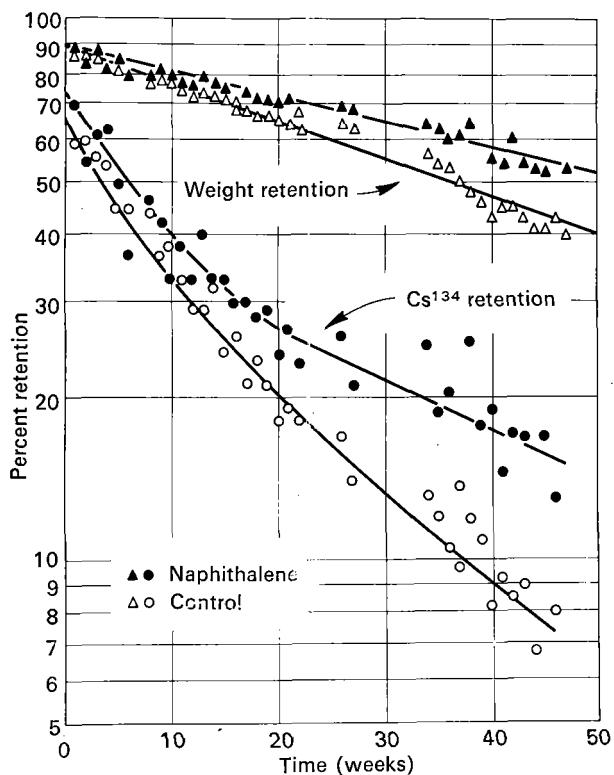


FIG. 11. Retention of weight and ^{134}Cs by white oak (*Quercus alba* L.) leaves in litterbags on control plots and plots receiving 100 g of naphthalene/ m^2 during 46 weeks of exposure (Witkamp and Crossley 1966).

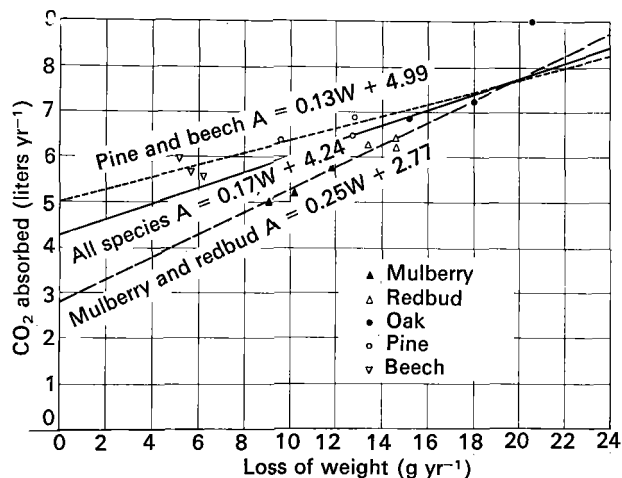


FIG. 12. Loss of weight by leaves of five tree species in litterbags, and CO_2 absorbed from the bags by closed box method in three forest stands (oak, pine, and maple, averaged) in the first year of decay. (A = absorption of CO_2 in litres; W = loss of weight in grammes).

may have different Cs concentrations. Net immobilization in the field tends to be smaller, about 7 per cent for leaves of *Liriodendron tulipifera* L. (Witkamp and Barzansky 1968) because much of the remineralized elements are reabsorbed by litter and microflora before they can leach away to deeper layers (Witkamp and Frank 1969a).

Many of the measurements of mineral immobilization and remineralization are based on comparison between mineral transfer in decaying and sterile controls. Keeping sterile controls in the field is difficult. Another difficulty in field experiments is estimation of the exponential loss curves. Because of the short-term cycles of immobilization-mineralization that are superimposed on these curves and because of variable leaching and temperature regimes, data points from the field tend to be widely scattered around the slopes. In order to obtain more precise estimates of the loss curves, litter-soil-biota systems may be taken from the field and kept under controlled temperature and leaching conditions. By comparing mineral transfers in very simple systems (viz., sterile leaves and leachate) with comparable systems of increasing complexity, one can assess the compartment added on total system transfer (Fig. 13). Because mineral loss and gain curves of most compartments are exponential, first-order equations can be formulated to describe the transfers, and electrical analog models can be made to simulate mineral transfer using an analog computer. By fitting computer output curves to experimental data points the network of transfer pathways as well as transfer coefficients along each pathway can be obtained (Witkamp and Frank 1969c). This implies that gross transfer and subsequent

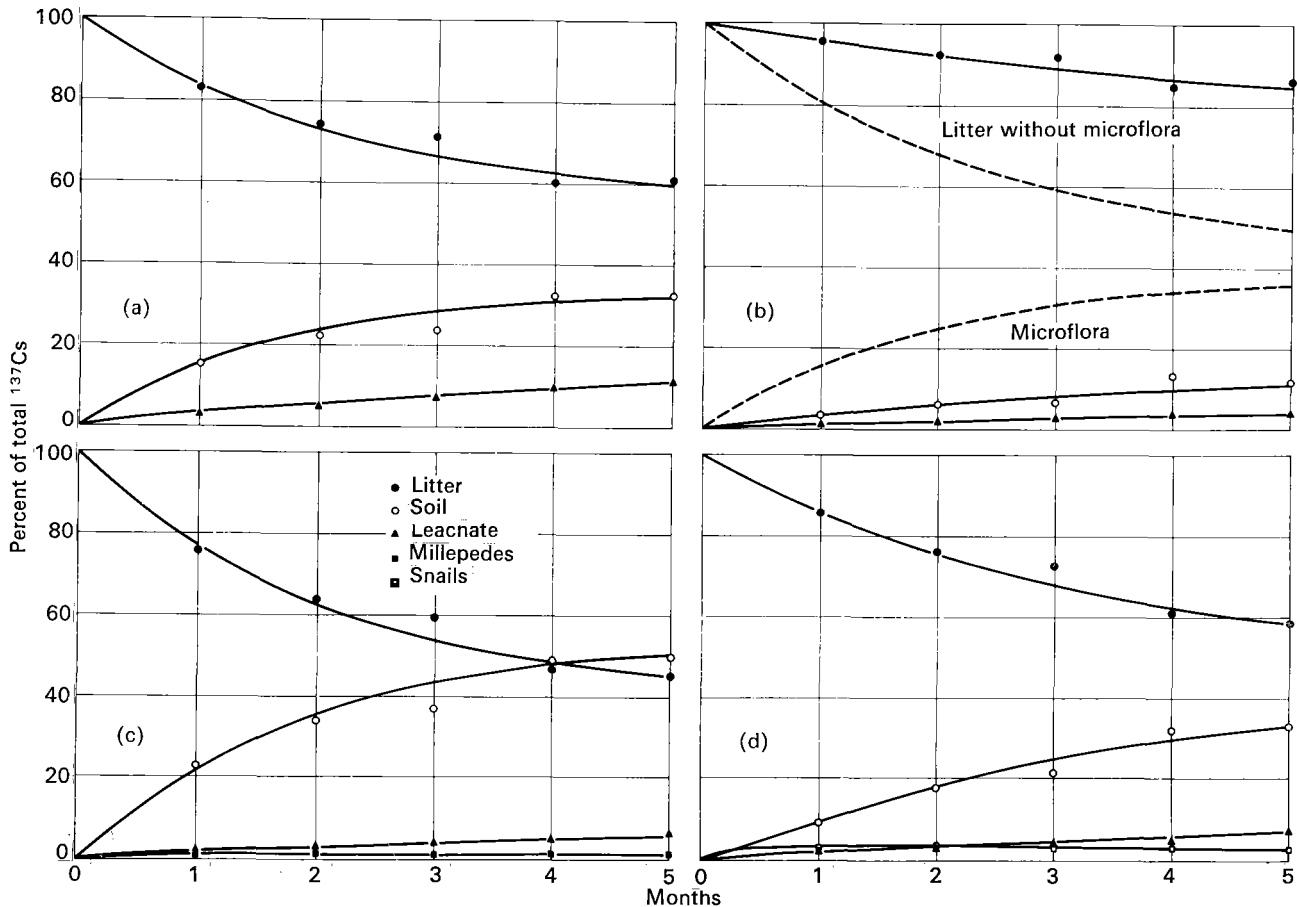


FIG. 13. Percentage of total ^{137}Cs in various compartments and analog computer curves fitted to the experimental data points for 5 months of incubation. Points are means of triplicates. Dashed curves are fitted to beginning and end point only. Microflora curve was based on rates of CO_2 evolution in the microcosms (Witkamp and Frank 1969).

pool size dynamics can be assessed. Continuous measurements of rates of CO_2 evolution, that are proportional to immobilization, and final microbial pool size estimated from the difference in leaching from sterile and nonsterile cultures, enable simulation of the mineral content of the microflora in time. Similarly, final measurements of accumulation of mass or chemical elements in detritus and mineral soil that are difficult to measure nondestructively, can be simulated based on mode of accumulation and final size (Fig. 14). For instance, consumption of a single food source by a fixed number of millipedes feeding under controlled moisture and temperature conditions will result in a constant input rate of faecal material. Acute changes in structure, transfer, or input of the model and subsequent return to equilibrium can provide estimates of system stability and the reaction in mineral flow. An example of acute perturbation is short-term doubling of mineral input as a result of chemical or insect defoliation (Patten and Witkamp 1967, and Fig. 15). Most impor-

tant is that the simulations give an idea of where the most active transfers occur and how pool sizes change as a result (Figs. 16 and 17, Witkamp and Frank 1970).

Finally environmental manipulation of the controlled system such as incubation at different temperatures, and under various leaching régimes, will show how accumulation and transfer coefficients are affected by the environment (Fig. 18, Witkamp and Frank 1970). Results of such experiments indicate, for instance, that raising the temperature by 10°C will double respiration but will increase mineral transfer only by a factor of 1.6 as a result of a negative temperature-moisture interaction. Drying of the leaves at higher temperatures inhibits detritus feeders such as millipedes. As a consequence, mineral transfer shifts from the litter-fauna-comminution-leaching pathway to a litter-microbia-immobilization-remineralization-leaching pathway (Witkamp and Frank 1970).

Differences in pathway are also dictated by mineral properties. For instance, in a decomposer system most C

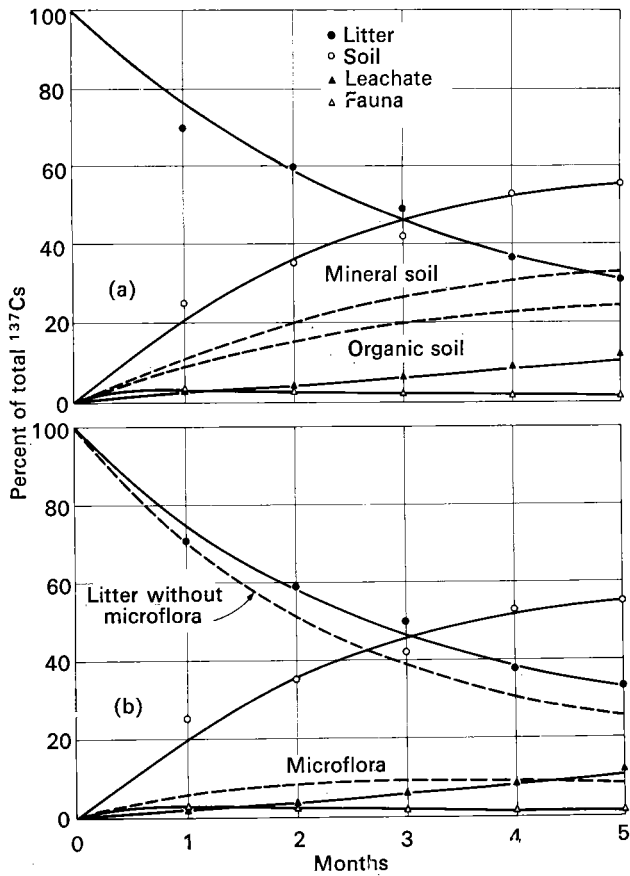
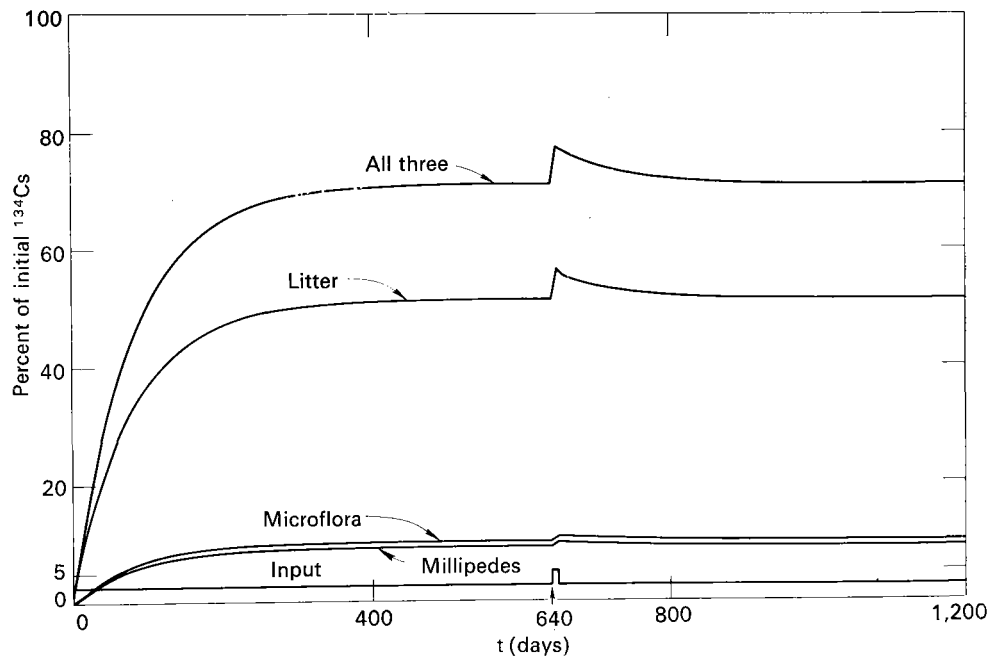


FIG. 14. Percentage of total ^{137}Cs in various compartments and analogic computer curves fitted to experimental data points for 5 months of incubation. Points are means of triplicates. Dashed curves show probable accumulation of ^{137}Cs in organic and mineral fractions based on linear faecal deposition with decreasing ^{137}Cs concentrations (a), and in microflora and litter without microflora based on rates of CO_2 evolution (b).

FIG. 15. Computer simulation of the effect of doubled input of litter deposition on ^{134}Cs content of litter microflora and millipedes in an equilibrated microcosm. Curves for soil and leachate are omitted. Continuous ^{134}Cs input via litter was doubled after 640 days. Magnitude and time to return to equilibrium after the 8-day doubled input are indices of compartment stability relative to input changes.



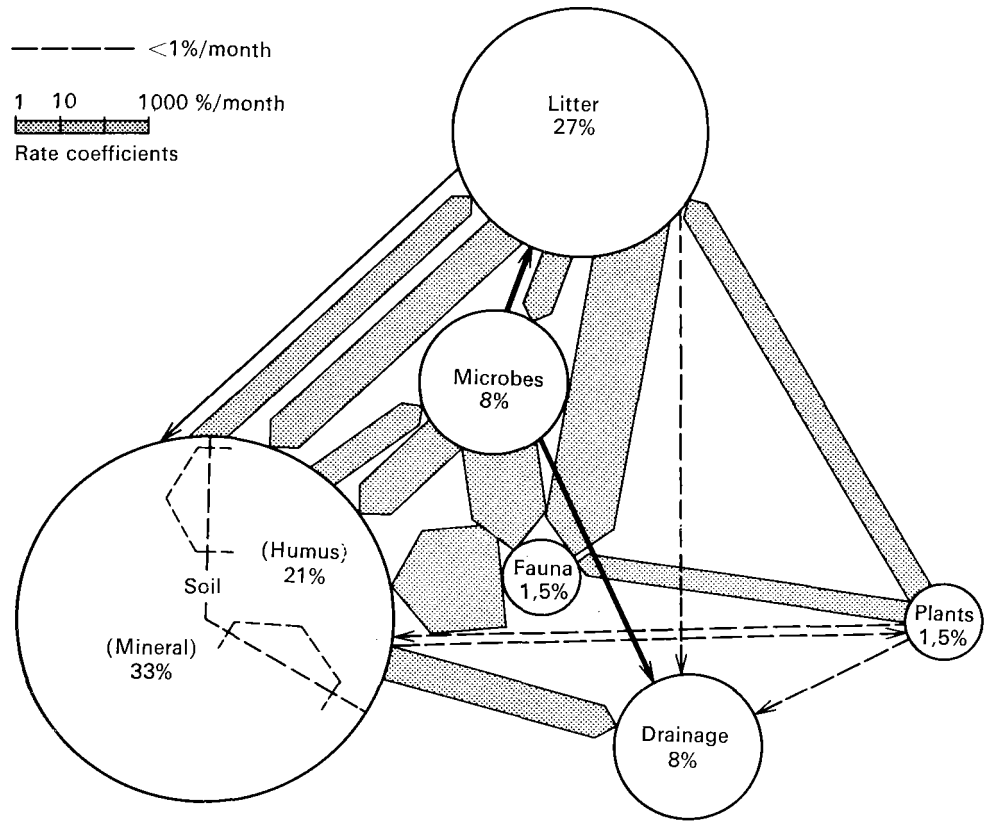


FIG. 16. Percentage of total system ^{137}Cs in various compartments and gross ^{137}Cs flux among compartments after 5 months of incubation in litter-microflora-millipede-soil-plant microcosms (Witkamp and Frank 1969d). All ^{137}Cs originated from litter.

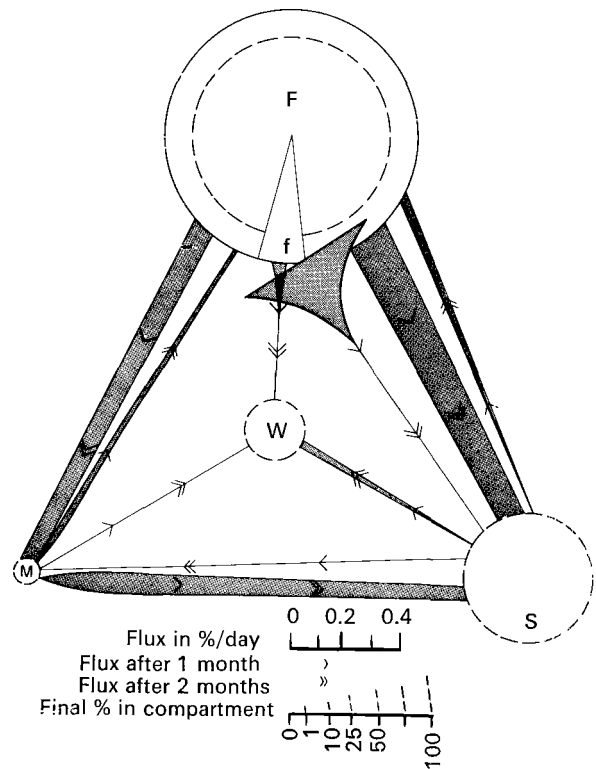


FIG. 17. Cesium-137 flux (shaded) in percentage of total day and initial and final ^{137}Cs compartment contents (solid and dashed circles respectively) in percentage of total during the first 14 weeks of incubation at 15°C of a litter (F, f), 6 millipedes (M)—soil (S) microcosm. Simulated rain was applied bi-weekly so as to yield 5 ml of leachate (W). All ^{137}Cs originated from litter, 6 per cent of which was readily leachable (f) and 94 per cent was less available.

goes to atmospheric CO₂, the highly leachable K to leachate, Mg to humus probably microbially bound, and Cs to soil where it is strongly absorbed on the clay minerals (Table 1).

In summary, the relative estimates of viable propa-

TABLE 1. Mean ($n = 27$) percentage of initial mineral content, and mass of tulip poplar leaves in litter, leachate, humus, and mineral soil (CO₂ for mass) after 14 weeks' incubation in microcosms with millipedes

	Cs	K	Mg	Mass
Litter	67	53	77	73
Leachate	4	37	8	1
Humus	6	8	12	5
Soil	23	7	6	23

gules representing certain groups of microbes that are provided by serial dilution colony counts, and the also relative estimates of live microbial standing crop, can be used as indices of microbial activity measured as rates of substrate decay or evolution of CO₂. Loss of weight and respiration in turn reflect rates of mineral turnover.

Radioactive tracer techniques and environmental manipulation of microcosms with increasing complexity provide a basis for simulation of gross mineral flux in predictive models of mineral transfer and the effect of mineral flux on forest productivity. Thus, the microbiological measurements of the minimum IBP programme can contribute to the ultimate goal of increased world forest production. Between the measurements and this goal is a sequence of causal relationships that needs further testing and refinement for their formal generalization.

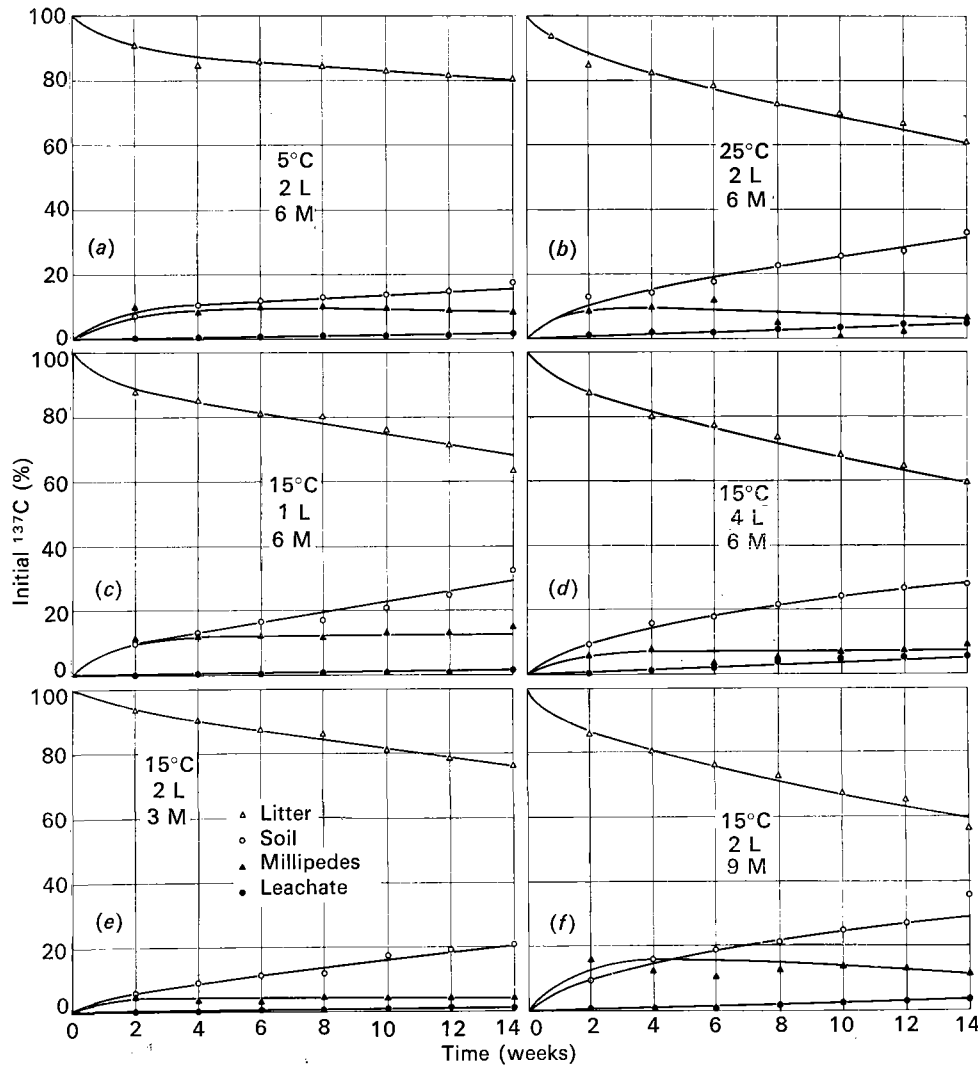


FIG. 18. Net distribution of ¹³⁷Cs in tulip poplar litter to soil, millipedes, and leachate, during 14 weeks of incubation in microcosms at different combinations (a through f) of temperature (C), number of biweekly leachings (L), and number of millipedes/box (M). Lines drawn by analog computer solution to fit experimental data point. Millipedes contents 10.

Résumé

Microflore des sols forestiers et cycle des éléments minéraux (M. Witkamp)

Il semble bien établi que la plupart des tissus végétaux et animaux morts qui forment la litière du sol forestier sont décomposés par la microflore. La décomposition chimique de la matière organique principale en CO₂ et H₂O est sans grande conséquence pour l'augmentation de la productivité forestière, ces deux substances existant en abondance dans le milieu. Par contre, pendant cette décomposition, des éléments minéraux nécessaires à une productivité forestière soutenue sont remis en circulation: ce sont les processus de *reminéralisation* microbiologique, tant physiques que chimiques, qui représentent l'action majeure de la microflore sur la production forestière.

Le programme minimal du PBI s'appuie sur deux techniques de mesures: le comptage des colonies par dilutions successives et l'estimation de la longueur du mycélium dans le sol par la méthode de Jones et Mollison. Il y a des raisons de croire que les valeurs ainsi obtenues sont sans intérêt dans l'étude du fonctionnement de l'écosystème et dans son application à une optimisation de la productivité; l'objet de la présente communication est de montrer qu'il n'en est rien et de concilier les observations minimales avec l'information nécessaire à l'optimisation recherchée.

Deux mesures sont nécessaires pour la réalisation de modèles de prédiction basés sur le flux des bioéléments: la dimension du pool minéral microbien, c'est-à-dire les quantités d'éléments contenus dans la biomasse microbienne, et les coefficients de transfert de ces éléments le long de chaînes qui s'entrecroisent dans la communauté microbienne.

Or dimension du pool des éléments minéraux et transfert de ceux-ci peuvent être mesurés d'une manière continue et non destructive par utilisation des radio-nucléides ⁶⁰Co et ¹³⁷Cs.

Il convient d'abord de remarquer que, malgré de nombreuses imperfections, la méthode de comptage par dilutions successives a une valeur indicative de la masse et de l'activité pour les bactéries (fig. 1) et les champignons (fig. 2).

La figure 3 montre que l'accumulation d'éléments minéraux par le mycélium des champignons est proportionnelle à leur concentration dans le milieu; cette proportionnalité peu dépendre du pH (fig. 3), de la solubilité, de la disponibilité (*availability*) offerte par un substrat solide (fig. 4).

L'immobilisation d'éléments minéraux par la microflore se mesure le mieux par la différence entre la quantité d'éléments minéraux qui peut être lessivée du substrat (agitation pendant deux heures dans l'eau distillée) avec et sans développement microbien (fig. 5):

l'immobilisation augmente rapidement quand la respiration est la plus élevée; il semble y avoir une relation linéaire entre l'immobilisation et la vitesse d'évolution du CO₂ (fig. 6), relation qui est différente pour différents éléments minéraux et différentes espèces de feuilles (fig. 7), l'immobilisation étant plus forte dans les premiers jours pour les feuilles qui se décomposent plus vite, et pour les éléments les plus solubles.

Une relation similaire existe entre CO₂ et la reminéralisation par mort des tissus microbiens.

Ainsi, on peut parler d'une immobilisation nette qui est la différence entre l'immobilisation brute et la somme des reminéralisations par lessivage des feuilles et mort des tissus microbiens; un exemple d'un tel bilan est représenté à la figure 8.

Des cycles répétés d'épanouissement microbien suivis d'effondrement et de libération d'éléments minéraux peuvent être induits par des cycles réhumidification-dessiccation et dégel-regel de la litière superficielle (fig. 9).

Ainsi, au cours des mois, le lessivage combiné d'éléments minéralisés de la litière et de la microflore, en excès sur l'immobilisation par les microbes, peut mener à une perte graduelle d'éléments minéraux par le complexe litière-microbes.

La perte de poids de la litière est souvent directement proportionnelle à la perte d'éléments chimiques (fig. 10) et, de là, à la quantité de CO₂ émise (fig. 12); celle-ci peut donc être utilisée comme un index de cycle des éléments minéraux. Cet index peut s'exprimer par la formule:

$$C: 46,5 + 3,2 T + 26,9 M/D + 11,4 \log B - 0,6 W$$

dans laquelle:

C = évolution de CO₂ en µl/hr/g

T = température en °C

M/D = humidité de la litière: g de poids frais/g de poids sec

B = nombre de colonies bactériennes/µg de litière séchée à l'air

W = nombre de semaines nécessaires à la décomposition des feuilles.

La proportionnalité évoquée permet aussi un calcul approximatif de l'immobilisation brute par les microbes.

Finalement, la manipulation écologique du système sous contrôle comme l'incubation à des températures différentes et sur divers régimes de lessivage montreront à quel point les coefficients d'accumulation et de transfert sont influencés par l'environnement (fig. 18).

De nombreuses mesures d'immobilisation minérale ou de reminéralisation sont basées sur des comparaisons de transfert minéral en milieu inoculé et en milieu stérile. L'expérimentation, malaisée et imprécise sur le

terrain, pourrait se réaliser dans des systèmes solitière-organismes (*microcosm*) prélevés sur le terrain et ramenés au laboratoire, où les variables peuvent être contrôlées. Des études de tels systèmes de sol, dont on peut faire croître la complexité, permettent une compréhension progressive des différents phénomènes en présence (fig. 13), leur expression mathématique et la création de modèles électriques analogues qui peuvent simuler les transferts d'éléments minéraux par l'utilisation d'un ordinateur analogique (fig. 14, 15). Des changements dans la structure, les transferts, les importations du modèle, les retours à l'équilibre peuvent

donner une idée de l'endroit où ont lieu les transferts les plus actifs et les changements qui en résultent.

En conclusion, des techniques de traceurs radioactifs et de manipulation écologique de microcosmes de complexité croissante fournissent une base pour la stimulation du flux minéral brut dans des modèles pouvant prédire les effets du flux minéral sur la productivité forestière.

Cela permet d'utiliser les mesures microbiologiques du programme PBI minimal (par comptage direct ou dilution progressive) pour le but ultime, qui est d'augmenter la production forestière mondiale.

Bibliography/Bibliographie

- CLARK, F. E. 1967. Bacteria in soil. In: Burges, A. and Raw, F. (eds.), *Soil biology*. London, New York, Academic Press. 532 p.
- JONES, P. C. T.; MOLLISON, T. E., 1948. A technique for the quantitative estimation of soil microorganisms. *J. gen. Microbiol.*, vol. 2, p. 54-69.
- PATTEN, B. C.; WITKAMP, M., 1967. Systems analysis of ¹³⁴Cesium kinetics in terrestrial microcosms. *Ecology*, vol. 48, p. 813-24.
- WITKAMP, M. 1966a. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora, and microbial respiration. *Ecology*, vol. 47, p. 194-201.
- . 1966b. Macroflora, mycoflora, and soil relationships in a pine plantation. *Ecology*, vol. 47, p. 238-44.
- . 1966c. Rates of carbon dioxide evolution from the forest floor. *Ecology*, vol. 47, p. 492-4.
- . 1968. Accumulation of ¹³⁷Cs by *Trichoderma viride* relative to ¹³⁷Cs in soil organic matter and soil solution. *Soil Sci.*, vol. 106, p. 309-11.
- ; BARZANSKY, B., 1968. Microbial immobilization of ¹³⁷Cs in forest litter. *Oikos*, vol. 19, p. 392-5.
- . CROSSLEY, D. A., Jr. 1966. The role of arthropods and microflora in breakdown of white oak litter. *Pedobiologia*, vol. 6, p. 293-303.
- ; FRANK, M. L. 1969a. Environmental effects on microbial turnover of some mineral elements. Part I: Abiotic factors soil biol. *Biochem.*, vol. 1, p. 167-76.
- ; ——. 1969b. Environmental effects on microbial turnover of some mineral elements. Part II: Biotic factors soil biol. *Biochem.*, vol. 1, p. 177-84.
- ; ——. 1969c. Loss of weight, ⁶⁰Co, and ¹³⁷Cs from tree litter in three subsystems of a watershed. *Environmental Sci. Technol.*, vol. 3, p. 1195-8.
- ; ——. 1969d. Cesium-137 kinetics in terrestrial microcosm. In: Nelson, D. J. and Evans, F. C. (eds.), *Symposium on radioecology*. Conf. 670503, p. 635-43.
- ; ——. 1970. Effects of temperature, rainfall, and fauna on transfer of ¹³⁷Cs, K, Mg, and mass in consumer-decomposer microcosms. *Ecology*, vol. 51. (In press.)

Studies on fungi in Canadian aspen forest soils

D. Parkinson

Department of Biology, The University of Calgary,
Calgary, Alberta (Canada)

CONTENTS

Introduction
Sites under study
Petawawa, Ontario
Kananaskis, Alberta
Qualitative studies on soil fungi
Quantitative studies on soil fungi
Petawawa soil
Kananaskis soil
Acknowledgements
Résumé
Bibliography / Bibliographie

INTRODUCTION

Studies on the fungal populations in aspen forest soils in Canada have been carried out initially under the Canadian IBP programme and subsequently under the support of the Canadian National Research Council and the Canadian Department of Forestry and Fisheries.

In the present investigation, studies have been made on the qualitative and quantitative nature of fungal populations in the various layers and horizons of aspen forest soils at Petawawa, Ontario, and at Kananaskis, Alberta. At both sites the mycological investigations form part of more general soil biological investigations.

SITES UNDER STUDY

PETAWAWA, ONTARIO

The aspen site at Petawawa was initiated and surveyed in 1967. The location was midway between Perch Lake and the Ottawa river, mostly on the property of the Atomic Energy of Canada, Limited. Plots were set up on a 20.5 hectare area (chosen on the basis of the study of aerial photographs) on the basis of a 20.1 metre (1 chain) grid. Each resultant 0.04 hectare plot was surveyed on the basis of vegetation and topography, and this led to the selection of a 9.34 hectares area of reasonably uniform composition.

The experimental area is dominated by *Populus grandidentata* and *Populus tremuloides*, with *Betula papyrifera* and *Quercus rubra* as associated overstorey species and *Acer rubrum* comprising the understorey. The shrub layer is dominated by *Corylus cornuta*. *Pteridium* spp. are abundant amongst a rich ground flora. Evidence indicated that the present aspen forest was previously pine-mixed wood. The change probably occurred some fifty to fifty-five years ago because of

TABLE 1. Some general features of the Petawawa aspen forest soil (supplied by the Canadian Forestry Service)

Horizon	Mechanical analysis			Percentage org. C	Percentage N	pH
	Percentage sand	Percentage silt	Percentage clay			
A ₀ L	—	—	—	54.2	1.52	5.3–5.6
F	—	—	—	49.0	1.16	5.1–6.5
H	—	—	—	25.0	0.82	4.9–5.6
A ₁	67.05	25.3	7.65	5.76	0.13	4.3–5.1
A ₂	67.85	28.5	3.65	1.76	0.07	4.5–5.3
B ₂	71.8	24.7	3.5	1.16	0.06	5.2–5.5
B ₃	71.6	25.9	1.5	0.81	0.03	5.3–5.7
C	71.3	26.75	1.95	0.41	0.01	5.5–5.7

the action of fire. (Charred stumps of *Pinus strobus* are common throughout the site.)

The soil under study is a podzol showing the following characters:

Litter layers, L: divided into two sub-layers

L₁: freshly fallen leaves, undischoloured and un-compacted;

L₂: relatively freshly fallen, undischoloured, compacted leaves;

F₁: compacted, discoloured (blackened) leaves;

F₂: fragmented, discoloured leaf material;

H: amorphous, black material.

Mineral horizons: comprise A₁, A₂, B₂, B₃ and C horizons typical of podzols (a B₁ horizon is absent).

Data on this soil is presented in Table 1.

KANANASKIS, ALBERTA

This site is located west of Calgary, Alberta in the Kananaskis River Valley by Barrier Lake. Experimental plots were set up and surveyed in 1967.

The experimental area is dominated by *Populus tremuloides* and *Populus balsamifera* with *Salix* spp. forming the understorey. *Rosa acicularis* and *Rosa woodsii* dominate the shrub layer, and there is a rich ground flora.

The soil under study is made up of a litter layer of the same form as that described for the Petawawa soil, i.e., L₁, L₂, F₁, F₂ and H layers. However, the mineral soil shows marked differences, in that no horizon development is apparent. The parent material of the surrounding area is fine alluvium over till which has developed into a brown podzolic soil.

Data on this soil is given in Table 2.

QUALITATIVE STUDIES ON SOIL FUNGI

Detailed studies have been carried out on seasonal and spatial variations in fungal populations of the Petawawa

aspen soil. The methods of isolation used were the Harley and Waid (1955) method for material from the litter layers and the soil washing method (Parkinson and Williams 1961) for the mineral horizons (in which samples separation into mineral and organic matter was possible). The washed materials were plated onto Czapek-Doxagar amended with yeast extract and adjusted to pH 4.5. At each isolation time 100 washed particles were plated from each horizon.

Tables 3 and 5 give data on the distribution of dominant fungi in the soil profile (these data being provided from summer samples). Tables 4, 6 and 7 give data on seasonal variation in dominant fungi in three selected horizons (L, A₁ and B₃), whilst Tables 8, 9 and 10 give data on spatial variations in dominant fungi in these three horizons.

These data, together with the full account of fungi isolated will be discussed at length elsewhere but certain facts emerge:

1. There is a clear succession of fungi in the litter layers, a succession analogous to that recorded for the litter of other tree species.
2. At any sampling time a large measure of spatial variation in the frequency of occurrence of the dominant fungi was recorded. Such variation makes discussion of seasonal variations in the occurrence of many fungal species extremely difficult.

TABLE 2. Some general features of the Kananaskis aspen forest soil

Horizon	Mechanical analysis			pH
	Percentage sand	Percentage silt	Percentage clay	
A ₀ L				} 6.5–6.6
F				
H				
7.5–15 cm	43.0	26.3	30.7	6.6–6.7
30–45 cm	47.3	21.7	31.0	6.7–6.9
> 60 cm	22.9	26.0	51.1	6.8–6.9

QUANTITATIVE STUDIES ON SOIL FUNGI

PETAWAWA SOIL

Quantitative studies were effected using the soil-agar film technique (Jones and Mollison 1948), following preliminary studies on the most appropriate soil dilutions for each of the horizons studied. Because of the difficulties which were felt to exist this method was

applied to the H layer and all the mineral horizons. Subsequent studies with L layer material from Kananaskis have shown this method to be applicable for material from other litter layers.

Table 2 gives data on the lengths of fungal mycelium per gramme dry weight of soil for each of the horizons sampled at various times throughout the sampling period. Table 12 gives data on spatial variation in mycelial lengths in the H layer and the A₁ horizon.

TABLE 3. Dominant fungi in litter layers, Petawawa aspen soil, July 1968 (figures represent percentage frequency of occurrence)

Species isolated	L ₁	L ₂	F ₁	F ₂	H
Sterile dark form (Pet. 100)	10.0	—	—	—	—
<i>Alternaria</i> sp.	26.0	—	—	—	—
<i>Discula</i> sp.	78.0	40.0	—	—	—
<i>Phialophora</i> sp.	18.0	16.0	—	—	—
Sterile dark (Pet. 99)	—	10.0	—	—	—
<i>Penicillium</i> spp.	—	28.0	42.0	56.0	16.0
<i>Absidia</i> sp.	—	—	24.0	32.0	—
<i>Cylindrocarpon destructans</i>	—	—	14.0	28.0	32.0
<i>Fusarium (roseum)</i>	—	—	16.0	—	—
<i>Trichoderma</i> spp.	—	—	98.0	88.0	80.0
<i>Mortierella vinacea</i>	—	—	—	—	20.0

TABLE 4. Seasonal variation in dominant mycoflora of L₁ layer, Petawawa aspen site (1968) (figures represent percentage frequency of occurrence)

	July	August	October	November
<i>Absidia</i> sp.	—	2.0	22.0	—
<i>Alternaria</i> sp.	26.0	2.0	90.0	75.0
<i>Cephalosporium</i> sp.	—	20.0	—	—
<i>Cladosporium</i> sp.	2.0	—	—	66.0
<i>Coniothyrium</i> sp.	—	—	—	12.0
<i>Discula</i> sp.	78.0	58.0	—	70.0
<i>Epicoccum nigrum</i>	—	—	—	15.0
<i>Penicillium</i> spp.	8.0	—	—	55.0
<i>Phialophora</i> sp.	18.0	—	—	—
<i>Trichoderma</i> spp.	—	30.0	100.0	15.0
Sterile form (Pet. 100)	10.0	—	—	—

TABLE 5. Dominant fungi in mineral horizons, Petawawa aspen soil, July 1968 (figures represent percentage frequency of occurrence)

Species isolated	A ₁		A ₂		B ₂		B ₃		C	
	Organic	Mineral	Organic	Mineral	Organic	Mineral	Organic	Mineral	Organic	Mineral
<i>Mortierella vinacea</i>	8.0	36.0	48.0	48.0	8.0	16.0	—	7.5	—	4.3
<i>Paecilomyces carneus</i>	—	8.0	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Penicillium</i> sp.	64.0	8.0	12.0	4.0	28.0	24.0	20.0	5.0	—	2.0
<i>Trichoderma</i> spp.	92.0	64.0	48.0	36.0	68.0	16.0	—	5.0	—	—
<i>Cylindrocarpon destructans</i>	16.0	20.0	12.0	8.0	8.0	24.0	—	—	100.0	—
Sterile dark form	—	—	44.0	4.0	—	8.0	50.0	2.5	—	6.4
<i>Paecilomyces variabilis</i>	—	—	—	—	8.0	12.0	20.0	17.5	—	14.9

TABLE 6. Seasonal variation in dominant mycoflora of A₁ horizon, Petawawa aspen site (1968) (figures represent percentage frequency of occurrence of fungi on washed organic and mineral particles)

	July		August		November	
	Organic	Mineral	Organic	Mineral	Organic	Mineral
<i>Cylindrocarpon destructans</i>	16.0	20.0	8.0	—	14.0	—
<i>Fusarium</i> sp.	—	—	20.0	32.0	—	—
<i>Mortierella vinacea</i>	8.0	36.0	—	4.0	8.0	24.0
<i>Penicillium</i> spp.	64.0	8.0	12.0	28.0	74.0	54.0
<i>Trichoderma</i> spp.	92.0	64.0	100.0	100.0	76.0	10.0
<i>Zygorrhynchus moelleri</i>	—	—	20.0	44.0	12.0	—

TABLE 7. Seasonal variation in dominant mycoflora of B₃ horizon, Petawawa aspen site (1968) (figures represent percentage frequency of occurrence of fungi on washed organic and mineral particles)

	July		August ¹	November	
	Organic	Mineral	Mineral	Organic	Mineral
<i>Paecilomyces variabilis</i>	20.0	17.5	1.0	—	26.0
<i>Penicillium</i> spp.	20.0	7.5	4.0	20.0	2.0
Sterile dark forms	50.0	2.5	—	30.0	—
<i>Trichoderma</i> spp.	—	5.0	80.0	92.0	8.0
<i>Zygorrhynchus moelleri</i>	—	—	15.0	26.0	42.0

1. No organic fraction plated for August.

These data, together with other quantitative data will be discussed in detail elsewhere but they serve to show several features:

1. The decrease in amount of fungal mycelium with soil depth.
2. The spatial variation in the A₁ horizon is considerably greater than that demonstrated in the H layer.
3. In several horizons the trend noted by other workers of an increase in fungus material during the late autumn is again evident.

KANANASKIS SOIL

Detailed studies on microbial development have recently started. Table 13 gives preliminary data on amount of fungal mycelium and on bacterial numbers at different depths in the mineral soil. Mycelial measurements were made using the Jones and Mollison (1948) technique;

TABLE 8. Spatial variation of dominant fungi in the L₁ layer (samples taken from ten sites, May 1969) (Petawawa aspen soil) (figures represent percentage colonization of washed L₁ layer material)

Species isolated	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Alternaria</i> sp.	45	43	70	34	84	8	84	34	51	55
<i>Cladosporium</i> sp.	20	8	20	5	15	5	6	40	15	8
<i>Discula</i> sp.	99	84	80	78	100	57	75	84	82	89
<i>Mortierella vinacea</i>	15	8	7	2	8	5	2	8	8	2
<i>Penicillium</i> spp.	53	8	15	4	5	3	10	27	28	6
Sterile dark form	10	8	12	8	2	—	—	3	2	3
<i>Trichoderma</i> spp.	31	58	37	65	24	98	48	25	58	82

TABLE 9. Spatial variation of dominant fungi in A₁ horizon, Petawawa aspen soil. Samples taken from ten sites, June 1969 (figures represent percentage colonization of washed particles—(O) organic and (M) mineral)

Species isolated	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10	
	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M
<i>Cylindrocarpon destructans</i>	4	—	20	—	24	—	—	—	4	—	8	—	8	—	—	—	12	—	4	—
<i>Mortierella vinacea</i>	32	32	20	20	24	24	28	8	28	32	32	48	56	40	32	28	32	40	56	68
<i>Mortierella</i> sp.	20	36	8	4	8	4	4	8	4	8	16	8	4	4	8	8	4	4	—	—
Sterile dark form	—	4	24	—	8	4	60	12	12	8	20	—	—	8	32	—	12	4	16	4
<i>Trichoderma</i> spp.	68	24	60	8	56	8	16	24	60	8	52	8	40	—	60	24	84	24	68	8

TABLE 10. Spatial variations of dominant fungi in the B₃ layer, Petawawa aspen soil (samples taken from ten sites, July 1969) (figures represent percentage colonization of washed organic (O) and mineral (M) material)

Species isolated	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10	
	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M
<i>Coniothyrium</i> sp.	—	—	8	—	12	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cylindrocarpon destructans</i>	44	—	—	—	—	—	8	—	12	—	—	—	16	—	44	—	—	—	—	—
<i>Mortierella vinacea</i>	—	—	4	—	8	8	12	—	12	—	4	—	—	—	16	8	—	8	—	—
<i>Paecilomyces variabilis</i>	—	4	16	16	8	8	4	4	—	—	16	—	—	4	—	24	8	12	4	—
<i>Oidiodendron</i> spp.	4	—	—	—	—	—	—	—	4	—	12	—	—	—	—	—	—	—	4	—
Sterile dark forms	40	—	32	—	60	—	64	8	52	—	64	—	68	—	48	4	48	—	56	—
<i>Trichoderma</i> spp.	4	—	8	—	—	—	—	—	—	—	4	—	4	—	20	8	—	—	—	—

TABLE 11. Seasonal variation in length of mycelium in the aspen forest soil, Petawawa (1968) (figures represent length of mycelium in metres/gramme dry weight of soil)

Sampling time	Soil horizon					
	H	A ₁	A ₂	B ₂	B ₃	C
June 1968	1 628.35 ± 319.07	663.70 ± 80.75	564.00 ± 46.0	88.80 ± 13.89	sample not available	41.04 ± 5.37
July 1968	3 512.24 ± 209.15	1 390.75 ± 165.91	751.49 ± 53.48	231.73 ± 28.56	101.63 ± 12.48	115.28 ± 12.53
August 1968	3 221.98 ± 168.0	1 673.64 ± 106.08	823.83 ± 49.27	122.41 ± 9.33	109.95 ± 10.28	89.72 ± 3.14
November 1968	10 412.62 ± 1 339.47	1 471.79 ± 179.85	1 117.73 ± 93.11	283.97 ± 10.80	224.39 ± 26.97	53.39 ± 4.49

TABLE 12. Spatial variation in length of mycelium in aspen forest soil, Petawawa (1969) (samples taken from ten randomly selected plots, figures represent length of mycelium in metres/gramme dry weight of soil)

Horizon sampled	Sample number										Over-all average
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
H (Sampled July 1969)	4 666.10 ± 164.02	4 791.83 ± 237.73	4 522.37 ± 149.82	4 337.51 ± 279.37	3 774.00 ± 170.54	4 620.26 ± 168.29	4 466.23 ± 251.18	5 281.37 ± 214.14	3 772.41 ± 102.89	5 139.87 ± 273.86	4 537.20 ± 156.99
A ₁ (Sampled June 1969)	781.45 ± 37.49	1 406.59 ± 100.61	1 506.21 ± 57.89	936.17 ± 54.74	2 045.59 ± 130.77	963.38 ± 153.33	1 083.70 ± 136.85	956.80 ± 60.29	977.30 ± 122.95	1 027.37 ± 105.59	1 168.46 ± 119.93

TABLE 13. Microbial development at different depths of the Kananaskis aspen soil (figures based on samples taken in May)

Depth of soil sample (in centimetres)	Total bacterial count (in millions/gramme dry weight of soil)	Total mycelial length (in metres/gramme dry weight of soil)
7.5-15.0	30.8 ± 2.0	303.8 ± 56.1
30.0-45.0	9.0 ± 0.7	35.6 ± 17.8
155.0-58.0	11.5 ± 0.9	174.1 ± 13.1
> 60.0	5.0 ± 0.5	27.8 ± 7.6

1. Represents a layer of charcoal, occasionally observed in the soil profile.

TABLE 14. Comparison of the Jones and Mollison method and the direct observation of whole leaf samples for measuring mycelial lengths in L layer samples (Kananaskis aspen soil, May samples)

Method applied	Length of mycelium (metres/gramme dry weight)
1. Jones & Mollison method	
*a. 1/200 dilution	2 975 ● 145
*b. 1/400 dilution	5 224 ± 145
*c. 1/1000 dilution	8 997 ± 1 487
*d. 1/14 000 dilution	7 517 ± 102
2. Direct observation of whole leaf mounts	
	484 ± 28

bacterial counts resulted from the application of the soil dilution plate method, using soil extract agar adjusted to pH 7.0 as the counting medium.

The data again demonstrate the decreasing degree of microbial development with increasing depth in the soil (although the charcoal layer samples confuse this

picture). The mycelial lengths recorded for this soil are less than those recorded at equivalent depths in the Petawawa aspen soil.

The measurement of mycelial lengths in the litter layers has posed a problem to soil microbiologists. However, work at ITBON (Arnhem) has shown

the possibility for using the Jones and Mollison method for obtaining such data, and has also demonstrated the value of direct measurements of hyphae on unmacerated leaf samples.

Attempts are under way in Calgary to test the applicability of these techniques to mycological studies on aspen leaf decomposition. Table 14 provides preliminary data on such tests, and this indicates that the Jones and Mollison method is useful for studies of leaf litter. The very low figure of mycelial length obtained from direct observation of whole mounts may be due to the use of inefficient clearing and staining methods.

Further studies on these factors are currently under way.

ACKNOWLEDGEMENTS

Much of the data presented in this communication have been obtained by Mr. G. Bhatt, Mr. S. M. Akhlaq and Miss S. Visser in the course of their research projects.

Financial assistance from the National Research Council and the Department of Forestry and Fisheries is gratefully acknowledged.

Résumé

Études sur les champignons dans des sols de la peupleraie canadienne (D. Parkinson)

L'auteur résume ses recherches sur la nature qualitative et quantitative de populations fongiques dans les divers

horizons du sol dans des forêts canadiennes de *Populus*; dans les deux sites étudiés de Petawawa (Ontario) et Kananaskis (Alberta), ces recherches font partie d'un programme plus vaste d'étude de la biologie du sol.

Bibliography / Bibliographie

HARLEY, J. L.; WAID, J. S. 1955. A method of studying active mycelia on living roots and other surfaces in the soil. *Trans. Brit. mycol. Soc.*, vol. 38, p. 104-18.

JONES, P. C. T.; MOLLISON, J. E. 1948. A technique for the

quantitative estimation of soil microorganisms. *J. gen. Microbiol.*, vol. 2, p. 54-69.

PARKINSON, D.; WILLIAMS, S. T. 1961. A method for isolating fungi from soil microhabitats. *Plant and soil*, vol. 13, p. 347-55.

2 Soil invertebrates:
systematics and populations.
Regulation of soil commu-
nities to encourage useful
forms and discourage harm-
ful species

2 Invertébrés du sol:
systématique et populations.
Aménagement des commu-
nautés du sol pour favoriser
les formes bénéfiques et
décourager les espèces
nuisibles

Invertebrates which destroy the forest litter and ways to increase their activity

M. S. Ghilarov
Institute of Animal Morphology
33 Lenin Street, Moscow W.7 (U.S.S.R.)

The growth of a forest and its productivity depend less on the amount of mineral nutrients in the soil than on the speed of matter turnover under the forest canopy, that is to say on the destruction and mineralization of dying-off plant parts. The consumption of mineral nutrients by tree vegetation proceeds almost exclusively by the roots.

Underground plant parts decay and undergo mineralization in the soil, so that liberated salts can be consumed by roots *in situ*.

The above-ground parts of trees, in the first place leaf fall, accumulate on the soil surface, forming what we call litter. Destruction and mineralization of the litter, the involving of its components into deeper soil layers, represent the result of a complex action of biological, biochemical and physical processes. Among factors of biological litter destruction, microorganisms (bacteriae, actinomycetes, fungi) as well as many groups of invertebrates are of paramount importance. Only the joint activity of organisms determines the process of the destruction of plant debris which accumulates on the soil surface.

The mode of litter destruction depends greatly on the activity of soil animals. The litter is to be regarded not only as a depot of nutrients utilized by trees but also as an obligate soil layer (A_0), as indicated by V. Dokuchaev, the famous founder of contemporary soil science.

The quality of the litter depends on the species of trees and on the type of destruction, which depends in turn on the totality of organisms realizing this destruction and on physical and chemical properties of the soil under the forest cover.

Soil animal activity influences the depth of the soil layer where humidification and mineralization of leaf fall take place, as well as the whole course of soil formation, of soil aeration and permeability. The accumulation of undestroyed plant debris on the soil surface prevents to some degree both evaporation and the soaking

of precipitation water into the soil. For every forest type there exists an optimal depth of the litter, its texture determining optimal hydrothermal conditions and aeration.

Soil invertebrates play an outstanding role in litter destruction and decomposition. They crumble plant debris, thus augmenting the surface area exposed to the action of microorganisms and oxidation; they transform plant remains by the action of their enzymes and their intestinal microflora, which results in the splitting of debris matter, its transformation into salts and easily mineralizing substances, as well as partial humidification of debris.

Many soil animals, when mixing undigested food remains with mineral soil particles, contribute to the formation of organic-mineral grains, representing those structural granular elements which are so typical of fertile soils. It is well known that when animals do not participate in litter destruction (or when their role is negligible), the destruction of fallen leaves and other debris goes on very slowly; in such conditions a layer of fibrous decaying matter, the so-called "mor", accumulates on the soil surface.

The classical experiments by Kostychev (1882), repeated by Kononova (1944), showed that humid fallen leaves of different kinds which had been under the influence of microorganisms only for several years preserve their texture and appearance, permitting even to identify their origin. But after the installation in such leaves of *Sciariid* maggots, the leaves rapidly transformed into a black matter rich in humus, like "garden earth". Under natural conditions too, when a forest is growing on swampy soil where an excess of water prevents the activity and even the existence of soil animals, a significant amount of fibrous humus accumulates.

The same was observed in particular conditions of low humidity when the absence of litter-destroying animals brought about the accumulation of a rather stable fibrous humus on the soil surface. For example, in *Junipereta* of southern France, where saprophagous soil animals are scarcely found, a great amount of undecayed fallen debris accumulates on the surface of such a "dead soil" ("sol mort", according to Delamare Deboutteville, 1950). In *Junipereta* of the north-western Caucasus the population density of soil saphophagi is also very low (Arnoldi, Ghilarov, 1958), and there also the mor-like litter is dense and abundant. When the destruction of litter proceeds with an active participation of soil animals beneath the cover of the relatively freshly fallen leaves, plant debris undergo transformation into grainy, sometimes fine-grainy "mull" or "peat moder", and a "sweet humus" is formed.

Mineralization of the fibrous "acid humus" or mor which forms in conditions of feeble animal activity proceeds at a significantly slower rate than that of mull. Therefore, forests where mull forms in the litter are distinguished by a higher productivity than those in sites without destruction of the accumulating litter, even

when the total amount of fallen leaves is equal. Of great importance for woodland soil fertility is the involving of the organic matter of the litter into deeper mineral soil strata, due to the activity of soil animals and subsequently the enriching of mineral soil layers with organic matter on account of litter.

Russian genetical soil science, not without reason, appreciates the litter as the uppermost soil layer: litter destruction proceeds with the participation of soil invertebrates, which during the favourable wet and warm periods rise to the soil surface, but during unfavourable periods migrate downwards. Permanent vertical migrations of soil-inhabiting animals take place between the litter and the mineral soil layers, the depth of humus layer depending on the amplitudes of these migrations (Ghilarov 1947, 1968). Complexes of litter-transforming soil animals are different in different zones. The role of each separate group of litter-feeding invertebrates is also unequal; representatives of different groups of fallen leaf consumers transform organic debris in different ways and to various stages, and are of different significance for soil fertility. The mode of nutrition, the capacity to destroy plant debris and to involve them into deep soil layers depend on the size and biological properties of animals.

Microscopic physiologically aquatic soil animals—Protozoa, Rotatoria and especially nematodes—perform an enormous work in plant debris transformation. I shall not touch on protozoans, whose significance is connected with regulation of bacteriae population in matter turnover.

The number of protozoans in 1 g of forest soil varies from some thousands to a million. The biomass of protozoans in litter and upper layers of the soil is estimated as 1-10 g/m² (100 kg/ha). Taking into account the short individual life in Protozoa, their rapid growth and selective feeding on microorganisms, one has to acknowledge their great indirect significance in litter destruction, although they do not ingest litter as such, consuming instead primary reducers—bacteriae and other microorganisms.

The number of nematodes in the soil is also enormous. In forests of the temperate zone, every square metre of the soil is inhabited by several millions of nematodes. According to counts made by Volz (1951), in oak forest mull there are 30 million/m², and in beech forest mor, 12 million/m². In the latter case their biomass is estimated at 50 kg/ha (Overgaard 1947), one half of them being bacteriae feeders.

Similar data concerning the percentage of bacteriae feeders were obtained in Uganda (Banage and Visser 1967), where obligate bacteriae feeders comprise 30 per cent (together with facultative saprophagi—68 per cent). All nematodes evidently feed on plasma of different organisms (including bacteriae). Therefore, in litter, they are to be appreciated as consumers of primary reducers. They nevertheless accelerate microbiological destruction of plant debris: by boring softened, decaying plant tissues

to make numerous passage-ways, they increase the porosity and surface of decaying debris, thus contributing to litter decomposition.

Overgaard mentions that oxygen consumption in nematodes (and the intensity of their metabolism) is ten times higher than in earthworms. All this shows that the indirect role of nematodes in litter decomposition is really a cyclopic one.

Larger invertebrates destroy fallen leaves and other debris in litter by actively ingesting dead plant particles. It is convenient to subdivide them into two dimensional groups, "microfauna" and "mesofauna", according to the author's classification (Ghilarov 1941, 1968). The so-called soil "microarthropods"—Collembola and mites—belong to the first group, whereas earthworms, potworms, and larger saprophagous Arthropods (sawbugs, millipedes, larvae of many Diptera and Coleoptera, etc.) constitute the second.

Mites are predominant among microarthropods in forest soils, especially Oribatids. About 20 per cent of Oribatid species are decaying plant tissue feeders, some of them devouring even the dead wood (*Phthiracarida*); about 40 per cent are unspecialized, feeding both on decaying plant matter and microorganisms; another 40 per cent feed on microorganisms (Schuster 1965). Wallwork (1958) proposed an even more detailed classification of feeding habits in Oribatids.

Oribatei are very efficient litter destructors. Species feeding on mycelium accelerate the decomposition of hyphae, promoting soil enrichment with accessible nitrogen and accelerating humidification. But Oribatids do not mix plant remains with mineral particles. The population density of Oribatid mites is highest in such forests, where fungi predominate as agents of microbial plant debris decomposition, in litter of the mor type.

In Sweden, in *Piceetum myrtilosum*, Forsslund (1961) estimated the population density of Oribatei in the 5 cm layer of top soil as $2 \times 10^6/m^2$; this figure is higher than those obtained in other localities. The daily food consumption of Oribatids amounts to 0.1 of body weight (Engelmann, 1961), whereas about 96 per cent is used for respiration. This proves that they play a great role in substance turnover. When their population density is only $10^4/m^2$ with a biomass of $5 g/m^2$ (50 kg/ha) they consume about 5 litres of oxygen per $1 m^2$ of litter surface yearly (Berthet, 1963).

Nef (1957) calculated the surface increase of a pine needle after its utilization by Oribatid mites. The surface area of a needle is $180 mm^2$, but the surface of its remains, plus Oribatid casting, rises to $1.8 m^2$ —a ten-thousand-fold increase!

Though Oribatids do not actively mix different soil layers, they transfer plant remains obtained from the litter into the deeper soil layers, because they gnaw out died-off roots and rootlets. Suspended in precipitation water, small plant debris particles (and excrements of mites) penetrate with water through uncapillary passage-ways along the roots as deep downwards as such tunnels

reach. Some investigators (Edwards and Heath 1963, Van der Drift 1963) consider the great role of Oribatids in litter destruction as doubtful, but there are also data which indicate that microarthropods may be the only active litter destructors (Madge 1969).

Another widely distributed microarthropod group is Collembola. The population density of spring-tails in temperate zone forest soils varies from some thousands to some hundreds of thousands per $1 m^2$. Fallen leaves become available for Collembola only after plant tissue maceration under the influence of humidity and microorganisms—the majority of spring-tails feed on fungi, algae and bacteria (Becker 1947). In a temperate climate, Oribatids are more numerous in coniferous forests, and Collembola in deciduous forests. The production of excrements of Collembola at a population density of $20,000/m^2$ in forests of Central Europe was estimated at $175 cm^3/m^2$ per year (Soudek 1938); rather similar figures were obtained by Schaller (1960), who calculated that 100,000 springtails per square metre produce $183 cm^3/m^2$. Collembolans are not only primary reducers of litter substance but also secondary ones—they feed on castings of woodlice, millipedes, earthworms and other primary reducers.

Zachariae (1963, 1965) thinks that the role of Collembola is somewhat overestimated; he calculated that, even at a high population density, they destroy only 5-6 per cent of fallen leaves and other debris. The mycetophagy and ingestion of spores by springtails contributes to enriching of the soil with nitrogen and to dispersal of fungi. Both mites and springtails destroy leaf plates, beginning from the lower side.

Of the greatest significance as destroyers of fallen leaves and other dead parts of plants are larger animals—"mesofauna", especially earthworms.

Species which participate in litter decomposition are: (a) pigmented earthworm species inhabiting the upper soil layer; (b) such species as *Lumbricus terrestris* which construct vertical tunnels, feeding predominantly on fallen leaves; and (c) such unpigmented species as *Allolobophora caliginosa*, which are able not only to dwell in mineral soil but also to rise to the soil surface to devour litter.

A mixing of plant debris with ingested mineral particles takes place in the intestines of earthworms, resulting in the formation of a granular crumb-like texture characteristic of mull. Granular castings of earthworms are very resistant against flooding; this stability of granulae is connected with the secretion of biogenic calcites produced by special oesophageal glands. Earthworms transfer much fallen plant matter into the soil when migrating downwards.

According to Tiurin's (1937) calculation, earthworms are able to elaborate 1,000 kg/ha of fallen leaves in oak forests of central Russia, i.e., about 25 per cent of the total amount. The mass of organic and mineral substances passing through the intestines of earthworms comprises, according to Sokolov (1957) 380,000 kg/ha in

oak forests (population density of earthworms 3×10^6 /ha), and about 80,000 kg/ha in spruce forest (population density 0.6×10^6 /ha). These data are very demonstrative, though probably somewhat overestimated.

Satchell (1967) states that in woodland in England, earthworms can destroy all fallen leaves during three months. Data on the feeding activity of earthworms are supported by a calculation of energy consumption in these animals according to the oxygen consumption, as shown in excellent experiments carried out by Byzova (1967). Though, as mentioned above, nematodes are ten times more biochemically active than earthworms of the same mass, small organisms cannot perform such a destruction of the litter as is realized by earthworms.

In pot experiments carried out by Perel and Allied (1966), when the destruction of soil surface debris of deciduous and coniferous trees proceeded without the action of earthworms (under the influence of microorganisms, microarthropods and still smaller animals) during $5\frac{1}{2}$ months litter decomposed but feebly, and laid as at the beginning of the experiment on the surface of the sand. In pots with earthworms, litter was destroyed and a humus layer formed, the latter of typical dern-podzolic soils texture. In the presence of earthworms, the content of humic acids increased significantly.

It is impossible in a short communication to review the enormous literature on soil-forming activity of Lumbricids which attracted the attention of many investigators after the famous book of Darwin.

Of smaller size are potworms (Enchytraeids) closely connected with the litter layer. They are active at low temperatures (around 0°C) too, and are characterized by very wide and rapid changes of population density. They feed on detritus and often on castings of other soil animals including earthworms, which in their turn willingly consume potworm excrements.

Woodlice and millipedes also belong among the typical litter destroyers. When feeding on fallen leaves, 80-95 per cent of food ingested by these animals is ejected as excrements. The daily food ration of small individuals is about 50 per cent of body weight, of larger ones, 30 per cent. Some Julids are able to digest cellulose, and castings of some species become enriched in humus. According to counts of various authors, woodlice and millipedes are able to transform up to 10 per cent (Gere 1950) or even 30 per cent (Dunger 1958) of plant debris on the soil surface. In Caucasus forests, Striganova (1969) found that 250-400 kg/ha of fallen leaves were destroyed each year by millipedes.

Among the Pterygote insects, maggots are of paramount significance as litter consumers.

Bibionid larvae (march fly maggots) are able to destroy fallen leaves and other debris very quickly.

At a population density of $200/\text{m}^2$, these maggots produce $100 \text{ g}/\text{m}^2$ of excrements during three months (yearly leaf fall— $300 \text{ g}/\text{m}^2$). Evidently they feed on other plant substances too. These larvae account for

15 per cent of litter destruction (mean yearly value found by Szabo *et al.* 1967).

Humification of plant substances proceeds in the intestines of these insects (Karpachevsky, Perel, Bartsevich 1968, d'Aguiar and Bessard 1963), as well as accumulation of calcite.

The action of Licoriid-larvae on litter is analogous; they destroy fallen leaves, humificate them and increase the content of nitrogen (Zrazhevsky, 1957). 10-20 Crane-fly larvae in one litre of litter destroy it and transform it into a black, grainy moder-like humified mass.

Termites are effective destroyers of fallen leaves and twigs in tropical forests.

The total amount of fallen leaves varies greatly in different forests. This may be illustrated by Table 1.

TABLE 1.

Country and/or region	Forest	Yearly leaf fall (kg/ha)	Author
U.S.S.R., Mordovia	<i>Piceetum</i>	1 900-3 200	Remezov 1959
Scandinavia	<i>Piceeto- Betuletum</i>	1 900-3 400	Handley 1954
U.S.S.R., Briansk	<i>Piceetum</i>	6 200-6 900	Zonn 1954
England	<i>Querceto- Betuletum</i>	2 600-3 000	Heath 1961
Netherlands	<i>ibid.</i>	3 400	Witkamp and Drift 1961
U.S.S.R., Kursk	<i>Quercetum</i>	4 600	Gercyk 1959
U.S.S.R., Voronezh	<i>ibid.</i>	3 400	Mina 1955
China (tropical zone)	<i>Heronietum</i>	11 000	Zonn and Li Chen Quai 1962

These selected data show that the amount of leaf fall substance in forests increases from high latitudes to tropical regions.

However, the accumulation of litter is higher in localities with a cold or dry climate. For example, in lower productive Pineta of the northern taiga zone, the accumulation of litter reaches 9,000-105,000 kg/ha; in the subzone of mixed forests near Moscow, 7,200-103,000 kg/ha; in the milder climate of Briansk, 39,000 kg/ha. In *Piceeta myrtillosa* of the taiga zone, the amount of litter per surface unit is ten times higher than in the same type of forest in the Bulgarian mountains. Near Moscow, for a forest in *Piceeto-Quercetum* it is 23,00 kg/ha, and in *Tilieto-Quercetum*, 2,700 kg/ha.

In tropical forests litter is often lacking, since fallen leaves are destroyed immediately (Maldague 1967). The intensiveness of forest litter debris destruction is connected with the duration of the period of soil saprophagous animal activity, depending on the population density of the latter and their faunal composition.

In coniferous forests of subzones of the northern and middle taiga, woodlice and millipedes are absent, and earthworms are represented by small-sized *Dendrobaena octaedra*, whose population density is up to 10/m² only. In the zone of mixed forests in *Piceeta*, the population density of earthworms often exceeds 300-400/m², and there occur not only litter dwellers but active subsoil inhabitants too (Perel, 1966). In *Querceta* of the subzone of broadleaved forests (Tula region) and in the forest-steppe zone (Kursk region) there are 200-100 earthworms per 1 m², but to their activity must be added that of woodlice, millipedes and other active plant debris destructors.

In the taiga, within the "mesofauna" group, only Dipters maggots are effective litter transformers, whereas in zones of mixed and deciduous forests both the diversity and abundance of this dimensional group is significantly higher.

In Caucasus oak and beech forests sawbugs, Diplopods and maggots predominate as litter destroyers; though in these forests the earthworm population density is not very high, the depth of the litter does not exceed 3 cm and its destruction proceeds very quickly.

In the tropical rain forests of Nigeria and Congo no litter accumulation takes place, fallen leaves being destroyed immediately, though in these conditions often only microarthropods are of importance as litter destructors (Madge 1969). The type of litter humification depends on animal activity and vice versa. Maldague (1967) studied litter decomposition in three maple forests on different soils in Quebec (Canada), all these forests being characterized by equal productivity of leaf fall. The data obtained are shown in Table 2.

TABLE 2

Type of humus	Litter (kg/ha)	Yearly leaf fall (kg/ha)	Speed of decomposition (years)
Mor	62 300	3 200	15-20
Moder	29 300	2 600	4
Mull	12 000	2 400	1

It is evident that the soil saprophagi population density of mull is higher and that their activity prevents litter accumulation. But for Oribatid mites, the depth of the litter layer is one of the paramount factors affecting population density of these Arthropods. Krivolutsky (1968) proposed an empirical formula, including some climatic indices and litter depth, to calculate the density of these mites.

The correlation between population density (and faunal composition) and character and velocity of litter decomposition is an especially high one, being based on reciprocal dependence.

Extrapolation of laboratory experimental data on litter destruction by different groups and species of saprophagous invertebrates, even based on careful calculations, does not reflect the real role of total soil animal population in field conditions and forests.

The formerly generally accepted supposition that saprophagous animals are extraordinary polyphagous non-selective feeders is wrong. Detailed studies have shown that the saprophagy may be of different kinds. Some soil animals, being primary reducers, feed on decomposition plant substance. Others are consumers of primary reducers—bacteriae, fungi, etc. Often they have complex (mixed) modes of nutrition, as has been established for many Oribatid mites by Wallwork and Schuster. Substances consumed by larger invertebrates are difficult to discover—in such a case, the term "saprophagy" acquires its common but rather uncertain meaning.

Among saprophagi, many species prefer fallen leaves of definite kinds of trees, e.g., Licoriid maggots attack fallen leaves of *Sambucus*, *Corylus*, *Fraxinus* but do not touch those of oak and pines or spruce.

According to observations made by many investigators, earthworms feed on leaf fall of *Sambucus* and *Alnus*, not so willingly attack maple and *Populus* leaves and only in the absence of other leaves do they consume those of oak and beech (Wittich 1953).

Ingenious experiments carried out by Satchell and Loewe (1957) showed the following series of decreasing palatability of fallen leaves for *Lumbricus terrestris*: *Sambucus*—*Alnus*—*Populus*—*Betula*; beech and oak were attacked in lesser degree. Heath, Arnold and Edwards (1965) found also that beech and oak leaves were consumed slower than those of elm and birch, but lime-tree leaves much faster.

Perel and Sokolov (1966) revealed that oak leaves, after overwintering, were consumed in preference to those of maple.

After fermentation the position of tree species in the above series changed: leached oak leaves were readily eaten by earthworms (Satchell and Loewe). Growth conditions are also of importance: shade oak leaves being softer, are preferred to sun leaves (Heath and Arnold 1966).

A similar series of preferences was obtained for *Julus scandinavicus* (Dunger 1961): mulberry-tree—elder—elm—lime-tree—hornbeam—beech—oak. Lang (1962) established for *Orthomorpha gracilis* a succession as follows: hornbeam—poplar and alder—oak.

The preference series for the wood-louse *Porcellio scaber* found by Biber (1961), who compared palatability of freshly fallen leaves, is rather analogous: hazel-bush—alder—poplar—linden—elm—maple—beech—oak.

Various explanations are given of the different palatability of leaves of various trees for larger saprophagous animals. Wittich and Dunger suppose that the C:N ratio is of importance, as well as the content of nitrogen and of proteins in fallen leaves.

Lyford and Sokolov emphasize the significance of CaCO_3 content in leaves for such calcophilous organisms as Juloidea.

When studying the moderate calcophile *Lumbricus terrestris*, Satchell proved that the factor inhibiting ingestion of leaves is the content of tanning matters, of polyphenols. After leaching and washing out of polyphenols the palatability of leaves which previously were not attacked by earthworms increased greatly.

All these chemical properties of fallen leaves are important owing to their influence on the course of litter transformation by animals. It is noteworthy that excrements of animals are often willingly eaten by other species. Earthworms readily ingest castings of Bibionid maggots and of Enchytraeids, springtails feed on earthworm castings, portworms bore into castings of earthworms, etc. Excrements are always enriched in microflora whose fermentative activity increases the palatability of ejected plant matter.

Saprophagous soil animals consume not only the litter but also decaying, dying-off roots, the total mass of which is difficult to appreciate. For oak trees in this country, Orlov (1965) calculated that when the yearly production of fallen leaves is 3,000 kg/ha, the mass of dying-off rootlets of oak is nearly 600 kg/ha, about 20 per cent of the dying-off above-ground parts (grass rootlets were not taken into consideration).

An approach which seeks to evaluate the mass of plant debris used by saprophagous animals gives the determination of their mean yearly biomass and hence the amount of food necessary to build this biomass. Such a calculation made for walnut-fruit tree forests of the Fergana Mountains (Ghilarov 1949) showed that up to 25 per cent of fallen leaves are fully used by soil animals. Calculations which are based on indirect data and extrapolation of laboratory experiments are not persuasive enough; for example, it is well known how much yields in pot-culture differ from those in field conditions. Therefore, the direct determination of the intensity of litter destruction by animals in field conditions was of special interest.

For such determinations it is necessary to exclude the activity of animals and to compare litter destruction in experimental and control conditions. There are two approaches to elucidate this problem. The first one consists in isolating a given portion of fallen leaves from animals in litter by putting these leaves into net bags with meshes to hinder the entrance of animals of a given size. This method was first elaborated by English workers (Bocock and Gilbert; Edwards, Heath and Arnold; and others). It was then used in the United States (Shanks and Olson; Crossley). In this country, the same method was applied by Karpachevsky and Perel (1967). The defect of this method is the possibility that early stages may penetrate into the net bags and grow inside them. Another defect is the impossibility of isolating very small animals. Besides, in nets with very small openings, the moisture becomes different from

that in the surrounding litter and in control nets with larger meshes. When placed into bags, the natural texture of litter is also disturbed.

Another methodological approach to this problem is the exclusion of practically the total activity of animals in the litter by using a substance which repels animals without stopping the activity of microorganisms. The author proposed and tried naphthalene in field experiments (in 1941). Under the guidance of the author, detailed experiments have been carried out by Kurcheva (1960, 1964) and this method was applied also in the United States by Witkamp and Crossley (1966).

Such experiments, based on total exclusion of animal activity, gave the following results. In oak forest near Kursk, litter decomposition without animals proceeds 2-5 times slower than when there is normal participation of soil animals in this process. The effect depends on weather conditions.

Crossley and Witkamp (1966) found only a 20 per cent decrease in the rate of white oak litter destruction when using naphthalene. But these authors applied a much smaller dosage of naphthalene which did not fully prevent animal participation in litter decomposition.

Experiments with net-bags also gave very persuasive results.

Under field conditions, the decomposition of fallen oak leaves in bags with big openings reached 93 per cent after 5 months, but only 12 per cent in bags with small openings. In the wood, decomposition in bags with large meshes was 89 per cent after a year; in bags with small meshes which prevented the penetration of earthworms and other bigger saprophagi, it was only 24 per cent (Heath, Arnold, Edwards 1966).

In analogous experiments by Edwards and Heath (1962) 94 per cent of oak leaves decomposed (from January to August) in bi-meshed nets, and 38 per cent in small-meshed nets. Corresponding figures for beech leaves were 65 per cent and 34 per cent. Witkamp and Olson (1963) observed that the decomposition of white oak leaves was slower in small-meshed bags (0.2 per cent daily) than in control bags (0.5 per cent daily).

In the tropics, using bags which allowed the penetration of microarthropods, all the yearly amount of fallen leaves disappeared very quickly (Madge 1965, 1969).

In experiments with mixed oak leaf and spruce-needle fall (Perel, Karpachevsky 1968), decomposition was from two to three times more rapid in bags with large meshes than in those with small ones. But such results were obtained only when the bags were placed in the litter of a forest with a high population density of earthworms (200/m²). Where there was a low Lumbricid population density, the decomposition of leaves and needles in bags proceeded with equal velocity in both kinds of bag.

All experiments carried out in field conditions give rather underestimated data on animal activity in litter reducing; in experiments with isolation of animals, there

always exists the possibility of penetration of some animals from surrounding litter and from beneath, from the soil. Hence these results are probative and show the great role of animals in litter destroying, mineralization and in turnover of substances in forests.

Soil animals are also important as inoculators of the soil with microorganisms which destroy cellulose, pectines, etc. A review was made by the author (Ghilarov 1963); later publications by Kozlovskaya, *et al.* (1966, etc.) give new data on the subject.

A very important factor is the ability of soil animals, while destroying leaf fall, to neutralize the harmful matter present in the leaves of some trees which hinders the growth of other species. Zrazhevsky (1957) obtained convincing data showing that maple leaves hinder the development of oak seedling without earthworms, but are favourable in the presence of the latter.

All the data show that soil fauna is a paramount factor of forest soil fertility and a potent agent of matter turnover.

It is evident that the use and stimulation of this animal activity attracts the attention of many workers. First of all it is necessary to consider those measures which can destroy beneficial soil animals and disturb their activity.

The raking up of litter, sometimes carried out in southern woods in this country to control *Eurygaster integriceps* (wheat bug) increases soil desiccation and is very dangerous for the soil fauna, as has been stressed by the author (Ghilarov 1949). Pearse (1943) wrote that raking up of litter is even more destructive for soil invertebrates than burning out of the forest canopy.

Very serious disturbances in the animal population of the litter are caused by insecticidal treatments from aircraft. As a result of such treatments, beneficial predators (ground beetles, Staphylinids) affecting insect pests are eliminated. Litter-decomposing animals are also severely damaged by insecticides. After dusting of a coniferous forest, the population density of Enchytraeids was halved, while that of millipedes decreased nineteen times. Treatment of the forest in two consecu-

tive years halved the population density of springtails and mites (Ghilarov, Byzova 1961). Dusting with sevin affects earthworms too (Voronova 1968). Therefore, insecticidal treatments of forests must be kept to a minimum since it is necessary to protect a normal substance turnover in an ecosystem.

To increase the beneficial activity of soil animals, the introduction of effective soil-forming invertebrates is recommended. Jacot (1936) proposed to introduce some Oribatid mites from Carolina to Maine. Zrazhevsky (1956, 1957) introduced forest soil with invertebrates when reafforesting the bare slopes of the Carpathian mountains.

A successful introduction of *Eisenia nordenskioldi* earthworm was realized in forest planted in the dry steppe zone (Dyanybek, Urals region). Another successful introduction was that of *Allolobophora djungarica* from Djungar-Alatau forests into apple-tree plantations in Trans-Ili Alatau.

When good results are obtained, there is an amelioration of acid forest soils. All active destroyers of the litter are calcophilous animals—woodlice, millipedes, earthworms, Bibionid-larvae, etc. Therefore, liming accelerates the transformation of mor into mull and increases the productivity of wood (Lohwashev 1953). Brauns (1955) mentioned that on lime plots of a forest there were up to 1,000 earthworms per square metre whereas on unlimed ones the latter were practically absent. Hartmann (1952) wrote that litter acquires its fertilizing importance only after the action of invertebrates.

In moist forests, draining of the soil increases both the population density and activity of soil saprophagous invertebrates, as experiments in Yaroslavl-region have shown (Perel 1969).

All the different approaches to biological amelioration of forest soil by increasing the role of invertebrates in litter destruction prove the future prospects of such work and show the possibility of activating matter turnover under the forest canopy and raising the productivity of forest ecosystems.

Résumé

Invertébrés détruisant la litière des forêts et moyens d'augmenter leur activité (M. S. Ghilarov)

La présente communication est une synthèse de travaux réalisés dans le monde sur la pédofaune forestière, sur les phénomènes de décomposition de la litière, sa minéralisation et la formation d'humus de types divers sous l'action des invertébrés du sol. Elle étudie successivement chaque groupe spécifique d'invertébrés engagé dans ce recyclage de la litière forestière: protozoaires,

nématodes, collembolés, oribatides, lombricides, enchytraeides, centripèdes et millipèdes, magots d'insectes ptérygotes (larves de bibionides et de liconides), termites.

Quelques indications sont données sur la quantité de litière tombant dans divers types de forêts et sur les groupes respectifs d'invertébrés qui en assurent la transformation.

La saprophagie peut, dans certains cas, être plus ou moins spécifique: certains invertébrés préfèrent la litière

de certains arbres; il y a des questions de palatabilité, de teneur en CaCO₃ ou en substances chimiques diverses comme tannins ou polyphénols. Certains invertébrés vont jusqu'à manger les excréments d'autres invertébrés.

Il est important d'estimer la part prise par les invertébrés dans la consommation de la litière (celle-ci est aussi consommée par bactéries et champignons); deux méthodes sont utilisées: (a) litière mise en sachets présentant des opercules de diamètre déterminé, qui opèrent une sélection des consommateurs selon la taille; (b) exclusion par des substances repoussant spécifiquement les animaux.

Les animaux du sol peuvent exercer d'autres actions, comme l'inoculation de micro-organismes ou la destruc-

tion de matières inhibitrices de la germination des graines d'arbres.

Ainsi, par le recyclage de la matière et par d'autres actions diverses, la pédofaune s'avère être un facteur capital pour la fertilité des sols forestiers, pour lesquels l'étrépage ou le traitement par insecticides peuvent être particulièrement dangereux. La stimulation de l'activité de la pédofaune a attiré l'attention de nombreux chercheurs.

La productivité forestière peut être amendée par une modification des populations d'invertébrés du sol, par des pratiques comme le chaulage ou le drainage, ou par l'introduction d'espèces animales particulièrement favorables.

Discussion

C. TAMM. I agree with the speaker that the rate of breakdown for litter particles is lower in mor humus than in mull and that there are some advantages in having litter particles brought down in the mineral soil by soil fauna. On the other hand, it is possible to have a steady state situation on a mor site, where a large amount of substrate, decomposed at a slow rate, gives

the same annual release of nutrients as a low amount decomposed more rapidly.

H. ELLENBERG est d'accord avec Tamm. On peut observer une production très élevée sur mor, malgré un pH très bas.

Bibliography / Bibliographie

- AGUILAR, J. d'; BESSARD, A. 1963. Activité biologique des larves de *Bibio* dans divers composts. In: Doeksen, J. and van der Drift, J. (eds.), *Soil organisms*, p. 103-8. Amsterdam, North Holland.
- ARNOLDI, K. V.; GHILAROV, M. S. 1958. Pochvennaya fauna sredizemnomorskich obitanii severo-zapadnogo Kavkaza [Soil fauna of mediterranean habitats of the north-western Caucasus]. *Zool. Zh.*, vol. 37, p. 801-19. (In Russian with English summary.)
- BANAGE, W. B.; VISSER, S. A. 1967. Microorganisms and nematodes from a virgin bush site in Uganda. In: Graff, O. and Satchell, J. E. (eds.), *Progress in soil biology*, p. 93-108. Amsterdam, North Holland; Braunschweig, Vieweg.
- BEKKER, E. 1947. Kollemboly i sporovye rasteniya (Collembola and cryptogamic plants). *Zool. Zh.*, vol. 26, p. 35-40. (In Russian.)
- BERTHET, P. 1963. Mesure de la consommation d'oxygène des Oribatides de la litière des forêts. In: Doeksen, J. and van der Drift, J. (eds.), *Soil organisms*, p. 18-31. Amsterdam, North Holland.
- BIWER, A. 1961. Quantitative Untersuchungen über die Bedeutung der Asseln und Bakterien für die Fallaubzersetzung. *Z. angew. Ent.*, vol. 48, p. 307-28.
- BRAUNS, A. 1955. Angewandte Bodenbiologie, waldbauliche Probleme. *Neues Archiv für Niedersachsen*, Part 1/3, p. 1-18.
- BYZOVA, Yu. B. 1964. Vliyanie aviakhimicheskikh obrabotok na faunu pochvennykh bespozvonochnykh temnokhvoinoi taigi [Effect of chemical treatment from airplanes on the soil invertebrate fauna in coniferous forests]. *Zool. Zh.*, vol. 43, p. 488-502. (In Russian with English summary.)
- BYZOVA, J. B. 1965. (Comparative rate of respiration in some earthworms.) *Rev. Écol. Biol. Sol*, vol. 2, p. 207-16. (In Russian with English summary.)
- CROSSLEY, D. A.; WITKAMP, M. 1964. Effect of a pesticide on biota and breakdown of forest litter. *VIII Int. Congr. Soil Sci. III: Biology, Abstr. of papers*, p. 90-91.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. 1950. Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Vie et milieu*, Suppl. 1, p. 1-360.
- DRIFT, J. VAN DER, 1963. Disappearance of litter in mull and mor. In: Doeksen, J. and van der Drift, J. (eds.), *Soil organisms*, p. 125-33. Amsterdam, North Holland.
- DUNCER, W. 1958. Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Bodenmakrofauna im Auenwald. *Zool. Jb. (Syst.)*, vol. 86, p. 139-80.
- . 1961. Nahrungsauswahl bei Bodenarthropoden in Produktionsbiologischer Sicht. *Verh. XI. Intern. Kongr. Entom. Wien*, vol. 1, p. 169-72.
- EDWARDS, C. A.; HEATH, G. W. 1963. The role of soil animals in breakdown of leaf material. In: Doeksen, J. and van der Drift, J. (eds.), *Soil organisms*, p. 76-84. Amsterdam, North Holland.
- ENGELMANN, M. D. 1961. The role of soil Arthropods in the energetics of an old field community. *Ecol. Monogr.*, vol. 31, p. 221-38.

- FORSSLUND, K.-H. 1961. Det lägre djurlivet i skogsmarken och dess betydelse för växligheten [The lower annual life in forests and its importance for growth]. *Kungl. Skogs- och Landbruksakad. Tidskr.*, vol. 100, p. 233-56.
- GERE, G. 1956. The examination of the feeding biology and humificative function of Diplopoda and Isopoda. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.*, vol. VI, p. 257-71.
- GERTSYK, V. V. 1959. Sezonnaya dinamika gumusa v moshchnykh chernozemakh [Seasonal dynamics of humus in mighty chernozems]. *Trudy Centralno-Chernozemnogo Zapovednika imeni V. V. Alekhina*, vol. 5, p. 315-38. (In Russian.)
- GILAROV, M. S. 1941. Metody kolichestvennogo ucheta pochvennoi fauny [Methoden zur quantitativen Aufnahme der Bodenfauna]. *Pochvovedenie*, no. 4, p. 48-77. (In Russian with German summary.)
- . 1947. (Distribution of humus, root-systems and soil invertebrates within the soil of walnut forests of the Fergana mountain range.) *Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R.* (Moscow), vol. 55, p. 49-52.
- . 1949a. Pochvennaya fauna orekhovo-plodovykh lesov Yuzhnoi Kirgizii i ee rol' v pochvoobrazovanii [Soil fauna of nut and fruit producing forests of Southern Kirgizia and its role in soil formation]. *Trudy yubileinoi sessii v oznamenuvanie stoletiya so dnya rozhdeniya V. V. Dokuchaeva*. [Proceedings of a session to commemorate the centenary of the birth of V. V. Dokuchaev]. Moscow, Acad. Sci. U.S.S.R.
- . 1949b. In: *Vrednaya cherepashka [Harmful field-bugs]*. Moscow, Acad. Sci. U.S.S.R.
- . 1963. On the interrelation between soil dwelling invertebrates and soil microorganisms. In: Doeksen, J. and van der Drift, J. (eds.), *Soil organisms*, p. 255-9. Amsterdam, North Holland.
- . 1964. The peculiarities of soil animal distribution in different zonal soil types. *VIII Int. Congr. Soil Sci.* III: *Biology*, p. 14-5.
- . 1967. Abundance, biomass and vertical distribution of soil animals in different zones. In: Petruszewicz, K. (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, vol. 2, p. 611-30. Warszawa-Krakow, Panstwowe Wydawnictwo Nauk.
- HANDLEY, W. R. C. 1954. Mull and mor formation in relation to forest and soils. *Bull. For. Comm.* (Lond.), no. 23, p. 1-115.
- HARTMANN, F. K. 1952. Waldsoziologie, Waldökologie und Waldbau. *Schr. Reihe Forstl. Fak. Univ. Göttingen*, vol. 2. (Quoted from A. Brauns, 1955.)
- HEATH, G. W. 1961. Biology of forest soils. *Rep. for. Res.* (Lond.), p. 92-4.
- ; ARNOLD, M. K. 1966. Studies on leaf-litter breakdown. *Pedobiologia*, vol. 6, p. 238-343.
- ; —; EDWARDS, C. A. 1966. Studies in leaf litter breakdown, I. *Pedobiologia*, vol. 6, p. 1-12.
- JACOT, A. P. 1936. Why study the fauna of the litter? *J. For.*, vol. 34.
- KARPACHEVSKY, L. O.; PEREL, T. S.; BARTSEVICH, V. V. 1968. The role of *Bibionidae* larvae in decomposition of forest litter. *Pedobiologia*, vol. 8, p. 146-9.
- KONONOVA, M. M. 1944. K izucheniyu novoobrazovaniya gumusovykh veshchestv [Towards the study of new formation of humus matter]. *Pochvovedenie*, no. 10, p. 456-70. (In Russian.)
- KOSTYCHEV, P. A. 1886. *Pochvy chernozemnoi oblasti Rossii. SPB [Soils of the Chernozem Region of Russia SPB.]* Saint-Petersburg, Devrien. (In Russian.)
- KOZLOVSKAJA, L. S.; ZAGURALSKAJA, L. M. 1966. Über Beziehungen zwischen Regenwürmern und Mikroben in Westsibirien. *Pedobiologia*, vol. 6, p. 244-57.
- KRIVOLUTSKII, D. A. 1968. Nekotorye zakonomernosti zonal'nogo raspredeleniya pantsyrnykh kleshchei [Some regularities in the zonal distribution of oribatoid mites]. *Oikos*, vol. 19, p. 339-44. (In Russian with English summary.)
- KURCHEVA, G. F. 1960. Rol' bespozvonochnykh zhivotnykh v razlozhenii dubovogo opada [The role of invertebrates in the breakdown of fallen oak leaves]. *Pochvovedenie*, no. 4, p. 16-23. (In Russian.)
- . 1964. Wirbellose Tiere als Faktor der Zersetzung von Waldstreu. *Pedobiologia*, vol. 4, p. 7-30.
- LANG, J. 1962. The choice of litter and the progress of sclerotization of leaves by the milliped. *Mém. Soc. zool. tchécosl.*, vol. 26, p. 234-9.
- LOHWASSER, W. 1953. Kalkdüngungsversuche in Eggegebirge. *Forstarchiv*, vol. 24, p. 9-10.
- LYFORD, W. H. 1943. The palatability of freshly fallen forest tree leaves for millipedes. *Ecology*, vol. 24, p. 252-61.
- MADGE, D. S. 1965. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia*, vol. 5, p. 273-88.
- . 1969. Litter disappearance in forest and savanna. *Pedobiologia*, vol. 9, p. 288-99.
- MALDAGUE, M. E. 1967. Aspects faunistiques de la fertilité des sols forestiers. Louvain, Univ. Cath. Louvain, Faculté des Sciences agricoles. 265 p. (Thesis.)
- MINA, V. N. 1955. Krugovorot azota i mineral'nykh élementov v dubravakh lesostepi. [Nitrogen and mineral elements turnover in oak forests of forest-steppe zone]. *Pochvovedenie*, no. 6. (In Russian.)
- NEF, L. 1957. État actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts. *Agricultura*, vol. 5, p. 245-316.
- ORLOV, A. Ya. 1955. O roli sosushchikh kornei drevesnykh rastenii v obogashchenii pochvy organicheskim veshchestvom [On the role of sucking roots of arboreal plants in the enrichment of the soil with organic matter]. *Pochvovedenie*, no. 6. (In Russian.)
- OVERGAARD, C. 1949. Freelifving nematodes and soil microbiology. *Proc. Fourth Int. Congr. Microbiol., Copenhagen*, 1947, p. 483-4.
- PEARCE, A. S. 1943. Effects of burning-over and raking off litter on certain animals in Duke Forest. *Am. Midl. Nat.*, vol. 29, p. 406-24.
- PEARSALL, W. H. Leaf fall in Hertfordshire woodlands. *Trans. Herts Nat. Hist. Soc.*, vol. 33, p. 97-110.
- PEREL, T. S. 1964. Raspredelenie dozhdovykh chervei v ravninykh lesakh evropeiskoi chasti SSSR [The spreading of worms (*Lumbricidae*) in the forests of the plains of the European part of the U.S.S.R.]. *Pedobiologia*, vol. 4, p. 92-110.
- . 1966. Izmeneniye pochvennoy mezofauny v svyazi s zaleseniem polupustyn [Changes in the soil mesofauna due to the afforestation of a semidesert]. *Problemy pochvennoi zoologii: Mater. Vtorogo Vsesojuzn. Soveshch.*; p. 96-8. Moscow, Nauka. (In Russian.)
- PEREL, T. S., KARPACHEVSKII, L. O. 1968. O nekotorykh osobennostyakh razlozheniya opada v shirokolistvenno-elovykh lesakh. [Some peculiarities of leaf fall decomposition in mixed fir-tree-broadleaved forests]. *Pedobiologia*, vol. 8, p. 306-12. (In Russian with English summary.)
- ; —; EGOROVA, S. V. 1966. Experimente zur Untersuchung des Einflusses von Regenwürmern auf die Streuzersetzung. *Pedobiologia*, vol. 6, p. 269-75.

- ; SOKOLOV, D. F. 1964. Kolichestvennaya otsenka uchastiya dozhdevykh chervei *Lumbricus terrestris* Linné (Lumbricidae) v pererabotke lesnogo opada [A quantitative evaluation of the participation of earthworms *Lumbricus terrestris* L. in forest leaf-fall decomposition]. *Zool. Zh.*, vol. 43, p. 1618-25.
- SATCHELL, J. W.; LOWE, D. G. 1967. Selection of leaf litter by *Lumbricus terrestris*. In: O. Graff and J. W. Satchell (eds.), *Progress in soil biology*, p. 102-19. Amsterdam, North Holland; Braunschweig, Vieweg.
- SCHALLER, F. 1950. Biologische Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren. *Zool. Jb. (Syst.)*, vol. 78, p. 506-25.
- SCHUSTER, R. 1956. Der Anteil von Oribatiden an der Zersetzungsvorgängen im Boden. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, vol. 45, p. 1-33.
- SOKOLOV, A. A. 1956. *Znachenie dozhdevykh chervei v pochvoobrazovanii [Role of earthworms in the soil formation]*, p. 1-263. Alma-Ata, Acad. Sci. Kazakh S.S.R. (In Russian.)
- SOKOLOV, D. F. 1956. O znachenii murav' ev i kivsyakov v transformatsii organicheskogo veshchestva pod lesnymi nasazhdeniyami [On the role of millipedes and ants in the transformation of organic matter under forest belt canopy]. *Bull. Soc. Nat. (Moscow)*, Biology series, vol 52. (In Russian.)
- SOUDEK, Š. 1928. Fauna lesní hrabanky [La faune forestière]. *Sborn. Vysok. Školy Zemědělsk. v Brne*, series D, vol. 8, p. 1-24.
- STRIGANOVA, B. R. 1969. Razložhenie kivsyakami listovogo opada [Decomposition of leaf fall by millipedes]. *Problemy pochvennoi zoologii: Mater. Tre'tego Vsesojuzn. Soveshch.*, p. 159-60. Moscow, Nauka. (In Russian.)
- SUKACHEV, V. N.; DYLLIS, N. V. (eds.) 1965. *Osnovy lesnoi biogeotsenologii [Fundamentals of forest biogeocoenology]*, p. 1-574. Moscow, Acad. Sci. U.S.S.R. (In Russian.)
- SZABO, I.; BARTEFAY, T.; MARTON, M. 1967. The role and importance of St. Marks fly in the formation of the rendzina soil. In: Graff, O. and Satchell, J. W. (eds.), *Progress in soil biology*, p. 475-89. Amsterdam, North Holland; Braunschweig, Vieweg.
- TIURIN, I. V. 1937. (*Organic matter of the soil*). Moscow, Selkhozgiz. (In Russian.)
- VOLZ, P. 1951. Untersuchung über die Mikrofauna des Waldbodens. *Zool. Jb. (Syst.)*, vol. 79, p. 514-66.
- VORONOVA, L. D. 1968. The effect of some pesticides on the soil invertebrate fauna of the south taiga zone. *Pedobiologia*, vol. 8, p. 507-25.
- WALLWORK, J. A. 1958. Notes on the feeding behaviour of some forest soil Acarina. *Oikos*, vol. 9, p. 260-71.
- WITKAMP, M.; VAN DER DRIFT, J. 1961. Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. *Plant and soil*, vol. 25, p. 295-311.
- ; OLSON, J. S. 1963. Breakdown of confined and non-confined oak litter. *Oikos*, vol. 14, p. 138-47.
- WITTICH, W. 1953. Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung. *Schr. Reihe Forstl. Fak. Univ. Göttingen*, vol. 9, p. 1-33.
- ZACHARIAE, G. 1964. Welche Bedeutung haben Enchytraeiden im Waldboden? *Soil micromorphology (Amsterdam)*, p. 57-67.
- . 1965. Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes. *Forstw. Forsch.*, Part 20, p. 1-68.
- ZONN, S. V. 1954. *Vliyanie lesa na pochvu [Einfluss des Waldes auf den Boden]*. Moscow, Acad. Sci. U.S.S.R. (In Russian.)
- ; LI CHEN-KVEI. 1962. Dinamika razložheniya podstilk i sezonnye izmeneniya ikh zol'nogo sostava v dvukh tipakh tropicheskogo lesa [Dynamics of litter decomposition and changes of its mineral composition in two types of tropical forests]. *Soobsh. Laboratorii Lesovedeniya Akad. Nauk. S.S.S.R.*, no. 6. (In Russian.)
- ZRAZHEVSKII, A. I. 1956. Estestvennoe vozniknovenie lesnoi pochvy na kamenistych rosspyyach i sposoby ikh obleseniya [Natural restoring of forest soil on stony slopes]. *Pochvovedenie*, no. 10, p. 50-7. (In Russian.)
- . 1957. *Dozhdevye chervi kak faktor plodorodia lesnykh pochvy [Earthworms as a factor of soil fertility]*. Kiev, Acad. Sci. U.S.S.R. (In Russian.)

Synusia analysis of earthworms (*Lumbricidae oligochaeta*) in the oak-hornbeam forest in south-west Slovakia

I. Zajonc
Katedra Zoologie, Vysoka skola
poinohospodarska, Nitra (Czechoslovakia)

CONTENTS

Introduction
Methods
Representation of earthworms species and their biomass
Seasonal variations in the synusia structure
Acknowledgement
Résumé
Bibliography / Bibliographie

INTRODUCTION

In 1967-68, we undertook the first phase of our work within the framework of the International Biological Programme, the purpose of which was to ascertain the part played by earthworms in secondary production. This work was carried out at Báb, near Nitra and was aimed at the analysis of species representation by Lumbricids, their biomass and quantitative occurrence, as well as the determination of variations of these indices during the seasons. Several sources dealing with biological aspects of the subject of our investigations are available in the current literature. Phytocenologic and ecologic characteristics of plant associations of the forest in this area are given by Michalko and Dzatko (1965). Vlacilikova (1968) studied this location from the microbiological aspect. Šály (1969) observed soil fauna with respect to nematodes, and Brestovsky (1969) worked on *Apterygota* of the above-mentioned forest.

Many authors have focused their attention on earthworms in forest biocenoses. Bornebuch's studies (1930) were the first dealing with these worms. Later, other workers such as Perel (1958, 1964, 1967), Rabeler (1960) and Zrazevskij (1957) observed the structure and ecology of earthworms in forest growth. A large number of faunal works were devoted to this problem. In recent years, methods for the quantitative determination of earthworms have been the subject of many studies (Raw 1960, Satchell 1967, Svendsen 1955, Wilcke 1955, *et al.*) Present knowledge in this field was evaluated and summed up by Satchell (1967a) who, at the same time, added some new methods.

The little wood near Bab is one of extensive xerothermic oak, representing the transition between growths from Danubian lowlands and Carpathian middle-hill situations. It extends over an area of 66 ha. Climatically it belongs to the warm dry area, with mild winters and long sunshine (Syrový *et al.*, 1958). The average yearly

temperature reaches about 9°C and annual precipitation amounts to 550-600 mm.

The soils of this area, which belongs to the Nitra loess hills, developed from the Pleistocene loess and reach a depth of 5-7 m here. The absolute altitude of the location is about 190 m. As far as the soil type is concerned, this area falls into the tchernozem zones. In the location observed, the prevalent brown soil has a mild acid character, partially ilimerized with a marked B horizon at a depth of 50-60 cm (Vlacilikova 1968). Its significant capillary capacity indicates that organic soil matter is, perhaps, of humus character. According to the N-content (Table 1), we can state that the total amount of organic matter in the soil is relatively low. From the microbial processes, a slight ammoniacal activity is introduced which is explained by a lack of sources of N-substances (Vlacilikova 1968). The potential soil ability was estimated as good. The cellulolytic activity is similarly high, but cellulose decomposition proceeds slowly. From the phytocenologic point of view, the forest under investigation belongs to the association *carici pilosae-carpinetum* (Neuhäusl and Neuhäuslova 1964) with *Carex pilosa* prevailing. In the tree facies, winter oak and hornbeam predominate and the summer oak is dispersed. A detailed analysis of forest associations in this area was carried out by Michalko and Dzatko (1965).

METHODS

We used the combined method of gathering earthworms which consists in manual collecting of worms in the upper surface layers of the soil and expelling individuals from deeper layers by the use of a formalin solution. The material was obtained from four sample series collected on the following dates: 26 April 1967, 17 July 1967, 20 October 1967, and 17 January 1968. The collection took place near the experimental area at Bab. Each series was composed of ten samples of 50 cm by 50 cm. The upper soil layers (up to 30 cm depth) were removed with a spade and laid at the side of the pit, into which we poured, after cleaning and levelling the bottom, about 15 l of 0.3 per cent formol solution. Earthworms in the deeper layer appeared after some minutes, excep-

tionally after half an hour. The dug-up earth was cleaned manually. The material was fixed and preserved in 70 per cent alcohol. In determining the biomass we used fixed material weighed in the same conditions. After removal from the preservative liquid, the material was washed in water for 30 minutes and then rapidly dried and weighed. After comparing the biomass of living individuals of *Lumbricus terrestris* and the weight of the same sample after fixation, we assessed the average loss of weight at 22 per cent (when 70 per cent alcohol is used). The weight of fixed material does not vary after twenty days of fixation. Unless otherwise stated, we have introduced figures for the unreduced biomass ascertained from weighing the fixed material.

The following symbols are used in the tables:

n = number of individuals

D = dominance, percentage

F = frequency, percentage

A/m^2 = abundance, m^2

$Ad+J$ = total adult and juvenile individuals

$Ad\%$, $J\%$ = percentage representation of adult and juvenile individuals.

REPRESENTATION OF EARTHWORMS SPECIES AND THEIR BIOMASS

Five earthworm species occurred in the observed location. As far as the dominance of single species is concerned (Table 2), *Octolasion lacteum* scored the highest frequency (dominance $D = 43.9$ per cent) and the dominance of the two species *Lumbricus terrestris* ($D = 28.2$ per cent) and *Allolobophora rosea* ($D = 25.2$ per cent) approached this value. The occurrence of *Allolobophora antipai* and *Dendrobaena platyura* v. *montana* was very rare ($D = 1.2$ and 1.5 per cent).

As for juvenile individuals, *Allolobophora* were most represented ($D = 40.8$ per cent), though in the case of adult individuals this genus appears only as the third. Then follow the genera *Octolasion* ($D = 32$ per cent), *Lumbricus* ($D = 27.1$ per cent) and *Dendrobaena* ($D = 0.1$ per cent).

The sequence of single species is, from the point of view of their frequency of occurrence, practically the same as the order stated in the presence of both adult and juvenile individuals. When estimating this synusia from the point of view of weight dominance, the sequence of species is subject to variation. The dominant species is *L. terrestris* and then follow *O. lacteum* and *A. rosea*. The same order is also followed in weight dominance of juvenile material of the respective genera. Here the order is markedly influenced by the different mean weight of single species, which is materially higher in big earthworms (*L. terrestris*, *D. platyura*) than in small individuals (*A. rosea*, *A. antipai*), and this is also observed in juvenile samples. Baltzer (1956) reports average weights in several species which can be compared with our results. With respect to the fact that

TABLE 1. Some chemical properties of the soil of the location

CaCO ₃	0.17 per cent
pH (H ₂ O)	5.85
pH (ln KCl)	5.50
C : N	9.5
C (percentage)	2.39
N (percentage)	0.221-0.278
P ₂ O ₅ (per 100 g of soil)	0.265 mg
Production of CO ₂ (during 7 days per 100 g of soil)	156 mg
Saturation capacity	70 per cent

TABLE 2. Survey of species determined and their occurrence during the year

Species	26 April 1967		12 July 1967		20 October 1967		17 January 1968		Σn	D%	F%	Σg	Biomass D%
	n	Biomass (g)	n	Biomass (g)	n	Biomass (g)	n	Biomass (g)					
ADULTS													
<i>L. terrestris</i>	27	134.16	16	59.16	32	92.61	17	62.03	92	28.2	90	347.96	62.3
<i>O. lacteum</i>	79	90.21	23	26.62	16	16.25	25	28.26	143	43.9	95	161.34	28.9
<i>A. rosea</i>	47	18.72	18	6.12	13	3.23	4	1.29	82	25.2	70	29.36	5.2
<i>A. antipai</i> f. <i>typica</i>	1	0.17	1	0.10	2	0.16	—	—	4	1.2	7	0.43	0.1
<i>D. platyura</i> v. <i>montana</i>	1	4.80	2	9.85	2	5.15	—	—	5	1.5	10	19.80	3.5
<i>Ad</i> TOTAL	155	248.06	60	101.85	65	117.40	46	91.58	326	—	—	558.89	—
JUVENILES													
<i>Lumbricus</i>	126	189.11	41	57.98	16	11.94	15	16.10	198	27.1	92	275.13	65.1
<i>Octolasion</i>	131	52.17	71	28.42	19	10.73	13	7.70	234	32.0	92	99.02	23.4
<i>Allolobophora</i>	136	23.16	66	8.43	47	5.63	49	8.36	298	40.8	95	45.58	10.8
<i>Dendrobaena</i>	—	—	1	2.87	—	—	—	—	1	0.1	2	2.87	0.7
<i>J</i> TOTAL	393	264.44	178	97.70	82	28.30	77	32.16	731	—	—	422.60	—
<i>Ad + J</i> TOTAL	548	512.50	238	199.75	147	145.75	123	123.74	1 057	—	—	981.49	—
<i>nD</i> %: <i>Ad</i> 30.8%						Biomass <i>D</i> %: <i>Ad</i> 57.0%			<i>A/m</i> ² : <i>n</i> 105.7				
<i>J</i> 69.2%						<i>J</i> 43.0%			Biomass 98.1 g				

Baltzer ascertained the biomass in living material, whereas we weighed preserved individuals, it was useful to add always 22.0 per cent of weight, i.e., the loss occurring in preservation (Table 3).

The investigation made use of 1,057 individuals, of which 326 were adult and 731 juvenile. Their biomass represented 981.49 g. The tested synusia consisted, on average, of 30.8 per cent adult and 69 per cent juvenile material. Their biomass was formed of 57.0 per cent adults and 43.0 per cent juveniles. It averaged 105.7

specimens per m², i.e., 119.7 g biomass (calculated live weight). Satchell (1967a) considers that, in determining net biomass, it is necessary to subtract a further 30 per cent representing the gut content. The calculated dry matter is supposed to be 5.5 times smaller than the live weight. In our case it is 14.8 g/m². The calorific value of 1 g dry matter is equal to 4.42 kcal (French C. E., Liscinsky S. A., Miller D. R., 1956; ex Satchell 1967a). Thus it would be, on average, 65.5 kcal/m² in the tested area. If we compare our data with those given in the literature (Table 4) we may conclude that the quantitative representation of earthworms in the observed wood is relatively rich. Although the number of individuals is not high, a high proportion of big species could be the cause of the abundant biomass.

TABLE 3. Survey of mean weights of single species according to our results and those of Baltzer (1956)

Species	Average fresh weight of earthworms (g)	
	Zajonc	Baltzer (1956)
ADULTS		
<i>Lumbricus terrestris</i>	4.614	2.877 [0.580–6.700]
<i>Octolasion lacteum</i>	1.376	0.545 [0.220–2.650]
<i>Allolobophora rosea</i>	0.436	0.285 [0.120–0.650]
<i>Allolobophora antipai</i> f. <i>typica</i>	0.130	—
<i>Dendrobaena platyura</i> v. <i>montana</i>	4.831	—
JUVENILES		
<i>L. terrestris</i>	1.684	—
<i>O. lacteum</i>	0.522	—
<i>A. rosea</i>	0.185	—
<i>D. platyura</i>	3.501	—

SEASONAL VARIATIONS IN THE SYNUSIA STRUCTURE

SEASONAL VARIATIONS IN BIOMASS AND ABUNDANCE

Both the abundance and the biomass were highest in spring samples, which attained roughly four times the values of autumn and winter samples (see Fig. 1). The ratio of biomass to abundance during single periods was generally constant except in summer, when biomass apparently fell (the mean weight of individuals decreased). This phenomenon is easily explicable in view of the known ability of earthworms to lose a portion of their

TABLE 4. Qualitative representation of earthworms in leafy forests according to various authors

Type of forest	A/m^2	Biomass/ m^2	Author
Beech-tree forest (with raw humus)	52	3.5	Bornebusch 1930
Beech-tree forest (in podzol soil)	—	8.0	Volz 1957
Beech-tree forest (Melica type)	—	28.0	Bornebusch 1930
Ash-oak forest (in brown soil)	—	39.0	Dunger 1958
Meadow forest (in brown soil)	—	59.0	Volz 1957
Meadow forest	—	62.0	Volz 1957
Alder forest	—	33.0	Volz 1957
Mixed forest with grass undergrowth	122	—	Baluev 1950
Mixed forest without grasses	21	—	Baluev 1950
Alder forest	144	—	Zrazhevskij 1957
Beech-tree forest	64	—	Malevic 1954
Beech-tree forest with a leafy layer	192	—	Malevic 1954
Oak-hornbeam forest (Báb)	105.7	119.6	Zajonc

water content during higher temperatures. These tendencies are in harmony with results of Satchell (1967a) and Gerard (1960) (*ex Burge and Raw 1967*). In spring and summer periods, juvenile material prevails in the collected individuals. The adult representation increases later, and it falls again in winter collections. Juvenile individuals represent with their biomass about half the live weight of the total population in spring and summer. This fraction decreases substantially in autumn.

YEARLY VARIATIONS IN AVERAGE WEIGHT AND IN SINGLE-SPECIES REPRESENTATION

Of the species collected, *L. terrestris* and *D. platyura* were the heaviest. The latter is rare in our material and thus of minor importance. The abundance of *L. terrestris* is relatively stable (Fig. 2), and varies between 6.4 and 12.8 individuals per square metre. The greatest abundance appeared in autumn, and the lowest in summer and winter collections. The mean weight decreases significantly from spring to autumn. In winter, it reaches about the same value as in summer. It is likely that this phenomenon is attributable to both the loss of water and the progressive growth of juvenile material, and its transition to the adult state. The dominance of this species varies from 17.4 to 49.2 per cent during the year. It rises especially in periods of unfavourable conditions (dryness, frost), when this species which penetrates to significant depths lives on, while superficial species tend to die off. With regard to significant biomass and relative occurrence, this species plays the greatest role in the investigated location and this is further increased by its productive biological properties.

Octolasion lacteum shows the greatest representation in spring; in other seasons it is materially lower. The mean weight is rather higher in spring and summer than in the winter and autumn periods. Its dominance reaches the greatest values in spring and winter when it represents a half of the total material. *Allolobophora*

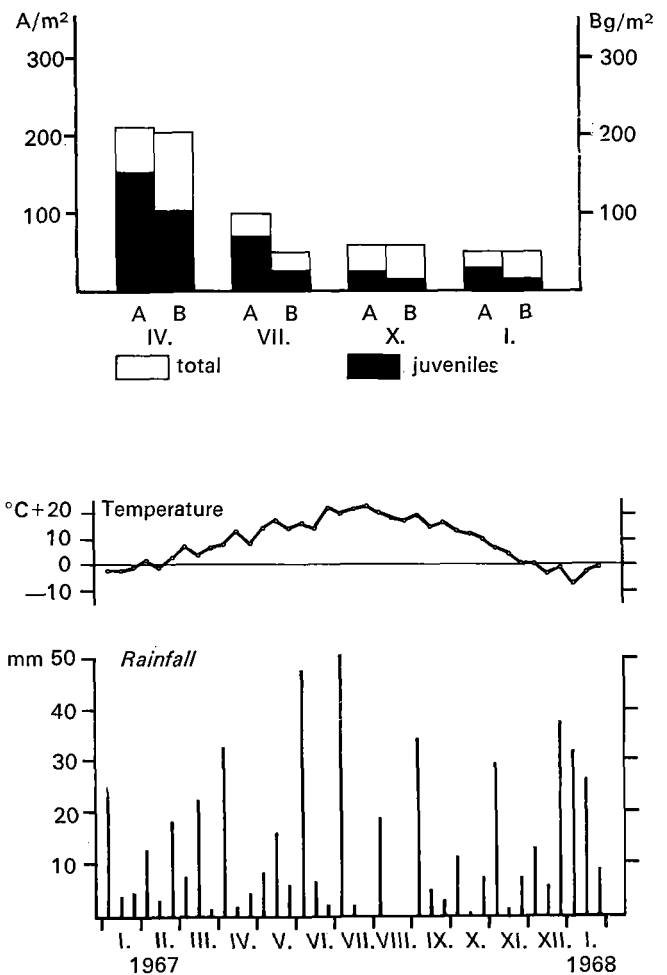


FIG. 1. Abundance (A) and biomass (B) of earthworms and the meteorological data in single-year periods.

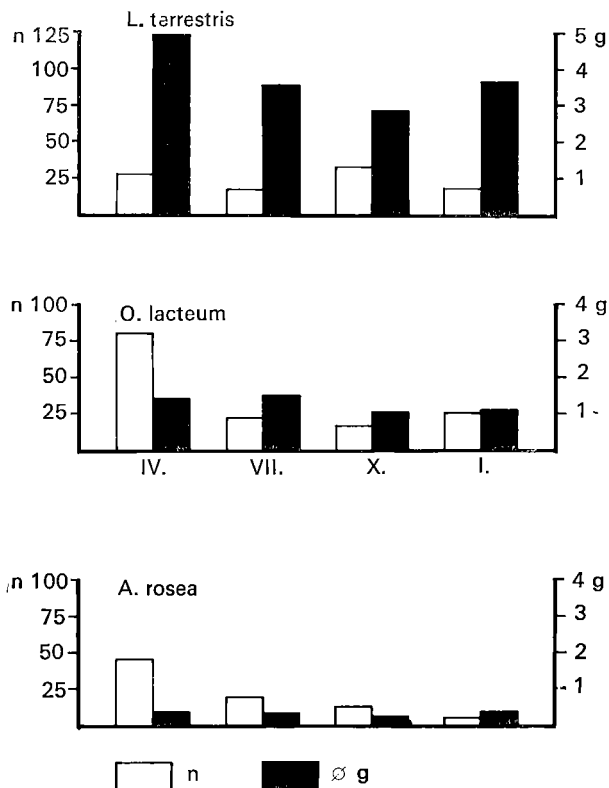


FIG. 2. Number of adult individuals gained in single collections and their mean weight in grammes. Every collection contains ten samples per 0.25 m².

rosea shows, from the spring months, a decreasing abundance as well as dominance. The mean weight is lowest in autumn but it varies to a lesser extent than the preceding species.

YEARLY VARIATIONS OF BIOMASS, ABUNDANCE, AND BODY LENGTH OF JUVENILE INDIVIDUALS

Since we find that practically only the three genera *Lumbricus*, *Octolasion*, and *Allolobophora* are represented at the tested location, in following juvenile individuals we shall focus our attention on these three genera. As each of the latter is represented practically by only one species (the species *Allolobophora antipai* is very rare), we can probably say that the observed juvenile individuals belong to the species *L. terrestris*, *O. lactea*, and *A. rosea*.

The abundance of juvenile individuals of the genus *Lumbricus* (Fig. 3) follows the same tendencies as in other genera. A marked maximum appears in spring, and the lowest values are reached in autumn and winter. If we compare yearly variations of adult and juvenile abundance, the relatively stable abundance of adults is striking, while juveniles show an obvious tendency to

decrease from spring to autumn. This is supported by the fact that these species, which penetrate deep down in the soil and attain some years of life, are particularly isolated from climatic influences. In spite of this, juveniles living near the surface layer vary in abundance. This variation is caused both by the development of young individuals from cocoons and by their mortality, and even by their maturation, which here takes longer than one year (Graff 1964). In autumn, the abundance of juvenile material decreases to the minimum whereas it reaches the maximum with adults, although the peak is not very significant. The spring maximum mean weight of juvenile individuals can be explained by the occurrence at this period of sexually inactive specimens which have already attained the magnitude of adults but which only later become sexually mature individuals.

Juvenile samples of the genus *Octolasion* are distinguished by a progressive, although small, increase of mean body weight from spring to winter while their abundance decreases. These tendencies would confirm the fact that the hatching from cocoons occurs in spring

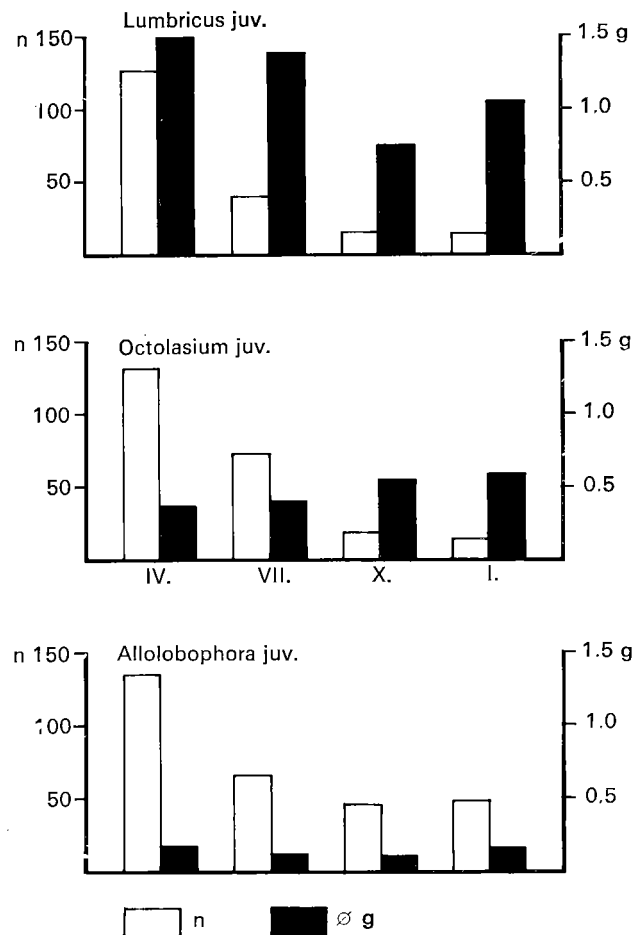


FIG. 3. Number of juvenile individuals obtained in single collections and their mean weight.

and growth continues until winter. As reported by Graff (1964), the growth of the related species *A. Cyanum* lasts 160-200 days.

Immature samples of the genus *Allolobophora* showed the same tendencies as far as abundance was concerned, which decreased from spring to autumn as in the preceding cases. In contrast, the average weight did not differ greatly. In spring and autumn it is almost the same, and the lowest values are reached in summer and autumn.

Besides the weight means of juvenile earthworms, we also followed their representation in different classes as it occurred in spring, summer, autumn and winter periods. In juvenile material of the genus *Lumbricus* (Fig. 4) maximum representation is apparent in spring, with individuals reaching 41-60 mm. The maximum passes to 61-70 mm in summer. Almost the same tendencies are shown in the group above 100 mm, containing big individuals with undeveloped sexual signs. The

representation in the lowest category of 21-30 mm increases only in autumn and in winter, when the representation significantly decreases in higher-size classes. From this knowledge, we may suppose that the hatching from cocoons occurred mostly in autumn and winter, whereas growth finished and the transition to maturity was completed in the spring and summer periods.

The percentage representation curves of adult and juvenile material overlap only to a small extent in the various size classes. Adult individuals under 90 mm in length occur rarely and only in autumn.

The representation of juvenile material of the genus *Octolasion* (Fig. 5) is characterized by the fact that this genus is represented mostly in the lowest classes only in the spring and summer periods, while these classes are not represented at all in autumn. In autumn and winter, classes occurring also within adult material are represented. Evidently this concerns individuals which will

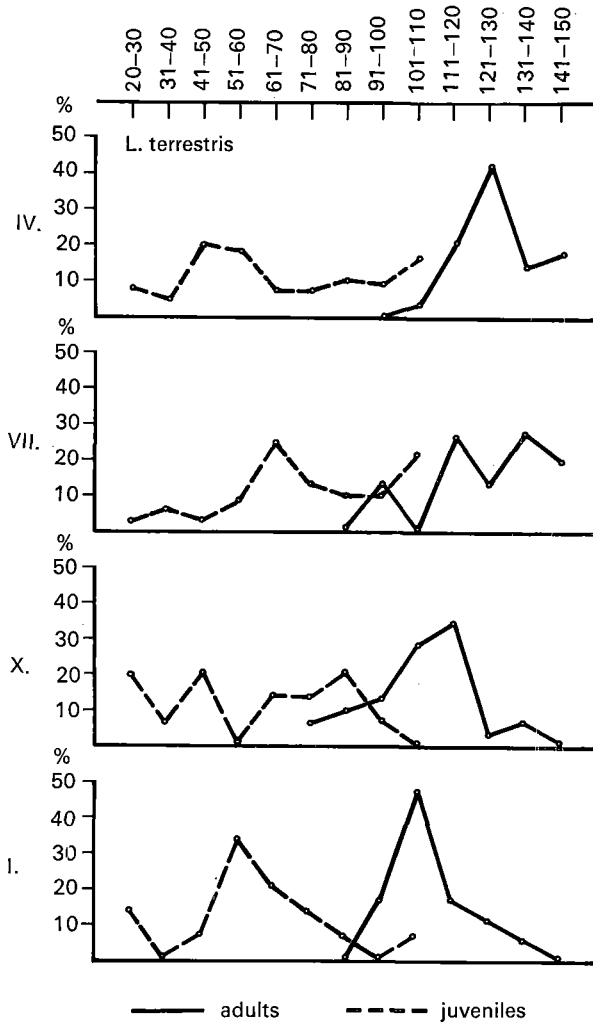


FIG. 4. Frequency (F%) of juvenile and adult earthworms *L. terrestris* in single size classes during the year.

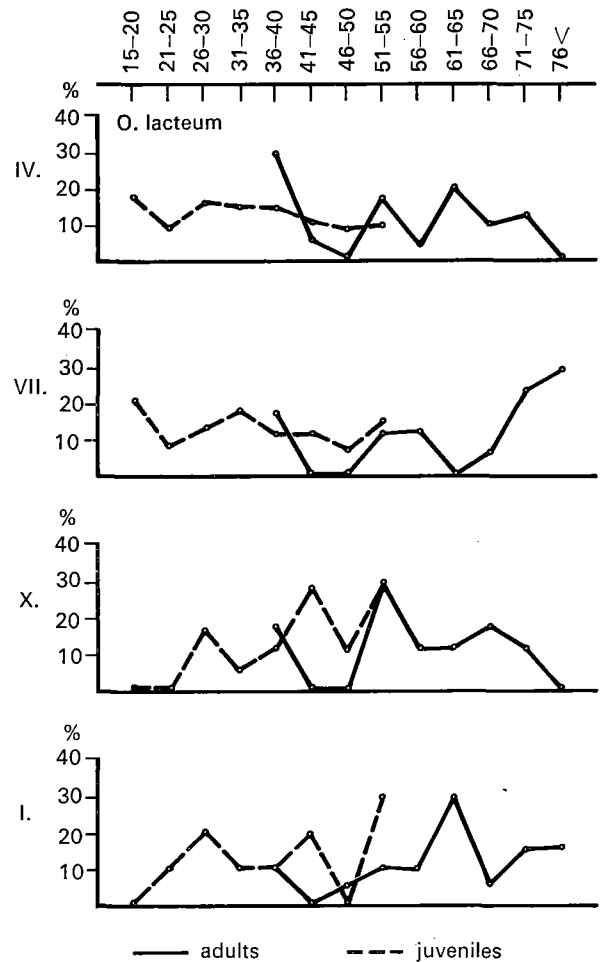


FIG. 5. Frequency (F%) of juvenile and adult earthworms *Octolasion lacteum* in single size classes during the year.

mature in spring of the next year. The size classes of juvenile and adult material overlap to a large extent from 36 to 55 mm. The representation of lower size classes is marked by adults, especially in spring.

Juvenile specimens of the genus *Allolobophora* (Fig. 6) are characterized by the same tendency as in the previous case, namely, maximum representation appears in the lowest classes in spring and in summer, while it passes to higher classes in winter. In the latter season, the greater part of samples falls into the 31-35 mm group which was already abundantly represented by adult material in spring and summer.

ACKNOWLEDGEMENT

I am grateful to Mr. A. Dudich for his help both in the field and in the laboratory.

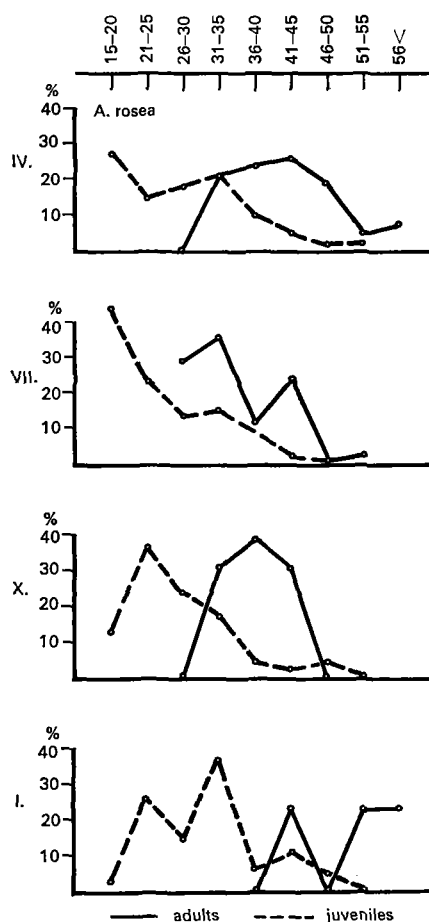


FIG. 6. Frequency ($F\%$) of juvenile and adult earthworms *Allolobophora rosea* in single size classes during the year.

TABLE 5. Structure of earthworms synusiae in the observed location during the year (four dates)

26 April 1967

Species	n	D%	F%	Biomass (g)	♀ weight (g)
ADULTS					
<i>L. terrestris</i>	27	17.4	100	134.16	4.97
<i>O. lacteum</i>	79	51.0	100	90.21	1.14
<i>A. rosea</i>	47	30.4	90	18.72	0.39
<i>A. antipai f. typica</i>	1	0.6	10	0.17	0.17
<i>D. platyura v. montana</i>	1	0.6	10	4.80	4.80
Ad TOTAL	155			248.06	1.60
JUVENILES					
<i>Lumbricus</i>	126	32.1	100	189.11	1.50
<i>Octolasion</i>	131	33.3	100	52.17	0.39
<i>Allolobophora</i>	136	34.6	100	23.16	0.17
J TOTAL	393			264.44	0.67
Ad + J TOTAL	548			512.50	
nD%: Ad 28.28%					
J 71.72%					
Biomass D%: Ad 48.39%					
J 51.61%					
A/m²: n 219.2					
Biomass 205.0 g					

12 July 1967

Species	n	D%	F%	Biomass (g)	φ weight (g)
ADULTS					
<i>L. terrestris</i>	16	26.7	90	59.16	3.69
<i>O. lacteum</i>	23	38.3	90	26.62	1.15
<i>A. rosea</i>	18	30.0	90	6.12	0.34
<i>A. antipai f. typica</i>	1	1.7	10	0.1	0.10
<i>D. platyura v. montana</i>	2	3.3	20	9.85	4.92
Ad TOTAL	60			101.76	1.69
JUVENILES					
<i>Lumbricus</i>	41	22.9	100	57.98	1.41
<i>Octolasion</i>	71	39.7	100	28.42	0.40
<i>Allolobophora</i>	66	36.9	90	8.43	0.12
<i>Dendrobaena</i>	1	0.5	10	2.87	2.87
J TOTAL	179			97.70	0.55
Ad + J TOTAL	238			199.46	
nD%: Ad 25.21% Biomass D%: Ad 51.0% A/m²: n 95.2					
J 74.79% J 49.0% Biomass 49.78 g					

20 October 1967

Species	n	D%	F%	Biomass (g)	φ weight (g)
ADULTS					
<i>L. terrestris</i>	32	49.2	90	92.61	2.89
<i>O. lacteum</i>	16	24.6	90	16.25	1.01
<i>A. rosea</i>	13	20.0	60	3.23	0.25
<i>A. antipai f. typica</i>	2	3.1	10	0.16	0.08
<i>D. platyura v. montana</i>	2	3.1	10	5.15	2.57
Ad TOTAL	65			117.40	1.08
JUVENILES					
<i>Lumbricus</i>	16	19.5	80	11.94	0.75
<i>Octolasion</i>	19	23.2	90	10.73	0.56
<i>Allolobophora</i>	47	57.3	90	5.63	0.12
J TOTAL	82			28.35	0.34
Ad + J TOTAL	147			145.75	
nD%: Ad 44.2% Biomass D%: Ad 80.5% A/m²: n 58.8					
J 55.8% J 19.5% Biomass 58.3 g					

17 January 1968

Species	n	D%	F%	Biomass (g)	φ weight (g)						
ADULTS											
<i>L. terrestris</i>	17	37.0	80	62.03	3.65						
<i>O. lacteum</i>	25	54.3	100	28.26	1.13						
<i>A. rosea</i>	4	8.7	40	1.29	0.32						
Ad TOTAL	46			91.58	1.99						
JUVENILES											
<i>Lumbricus</i>	15	19.5	90	16.10	1.07						
<i>Octolasion</i>	13	16.9	80	7.70	0.59						
<i>Allolobophora</i>	49	63.6	100	8.36	0.17						
J TOTAL	77			32.16	0.42						
Ad + J TOTAL	123			123.74							
<table style="width:100%; border:none;"> <tr> <td style="width:35%;">nD%: Ad 37.4%</td> <td style="width:35%;">Biomass D%: Ad 74.0%</td> <td style="width:30%;">A/m²: n 49.2</td> </tr> <tr> <td>J 62.6%</td> <td>J 26.0%</td> <td>Biomass 49.5 g</td> </tr> </table>						nD%: Ad 37.4%	Biomass D%: Ad 74.0%	A/m ² : n 49.2	J 62.6%	J 26.0%	Biomass 49.5 g
nD%: Ad 37.4%	Biomass D%: Ad 74.0%	A/m ² : n 49.2									
J 62.6%	J 26.0%	Biomass 49.5 g									

Résumé

Analyse de la synusie de vers de terre (Lumbricidae oligochaeta) dans la forêt de chênes et de charmes du sud-ouest de la Slovaquie (I. Zajonc)

La synusie de vers de terre de la forêt de chênes et charmes xérothermique de Bab, près de Nitra (sol lœssique du type tchernozem, fig. 1), qui fait l'objet des recherches du Programme biologique international, comporte 5 groupes de lombricides.

Le plus important est celui constitué par *Lumbricus terrestris*, qui représente 62,3% de la biomasse totale des vers et a une dominance significative (D = 28,2%). *Octolasion lacteum*, *Allolobophora rosea*, *A. antigai* f. *typica* et *Dendrobaena platyura* v. *montana* (tableaux 2 et 3) constituent les autres espèces rencontrées dans la forêt étudiée.

Les recherches ont tenu compte des conditions météorologiques et des proportions relatives d'individus adultes et d'individus juvéniles (fig. 2 à 6).

L'abondance moyenne s'élève à 105,7 individus par mètre carré, qui représentent une biomasse de 119,7 grammes de vers de terre (poids vif). Cette biomasse, convertie en poids sec, après soustraction de 30% du poids, qui correspond au contenu des intestins (Satchell, 1967a) vaut 14,8 grammes net de matière sèche par mètre carré. La valeur calorifique d'un gramme de tissu de vers de

terre étant de 4,42 kcal (French, Liscinsky, Miller, 1957; Satchell, 1967a), les lombricides contiennent, en moyenne, 65,4 kcal d'énergie par mètre carré dans le biotope étudié. Une comparaison avec les données de la littérature (tableau 4) montre que la forêt de Bab est relativement riche en lombricides.

L'abondance de la biomasse culmine au printemps (219,2 individus au mètre carré et 249 grammes de poids vif).

Le nombre d'individus jeunes de tout genre, est le plus élevé au printemps et diminue jusqu'en hiver. En mesurant la longueur du corps d'individus jeunes, on a observé, chez le genre *Lumbricus*, que le groupe le plus représenté avait une longueur de 41-60 mm au printemps et en été; dans les groupes plus courts, la fréquence augmente en automne et en hiver.

Chez le genre *Octolasion*, la classe la plus petite n'apparaît qu'au printemps et en été. La même tendance s'observe chez le genre *Allolobophora*.

Du point de vue méthodologique la structure des synusies (tableau 5) a été étudiée en tenant compte du nombre d'individus (n), de leur dominance en % (D), de leur fréquence (dans 10 échantillons de sol de 50 x 50 cm), de leur abondance au mètre carré (A/m²), du pourcentage d'individus adultes (Ad%) et juvéniles (J%).

Bibliography/Bibliographie

- BALTZER, R. 1956. Die Regenwürmer Westfallens. *Zool. Jahrb. Syst.*, vol. 84, p. 355-414.
- BALUJEV, V. K. 1950. Dozdevye cervi osnovnykh pocvenykh raznostej Ivanovskoj oblasti [Earthworms of original types of soils in Ivanovo region]. *Pocvovedenie*, no. 4, p. 219-27. (In Russian.)
- BORNEBUSCH, C. 1930. The fauna of the forest soil. *Forstl. Forsaksv., Danm.*, 158 p.
- BRESTOVSKY, J. 1969. Príspevok k poznaniu Apterygota dubovohraboveho lesa v Babe pri Seredi [Contribution to the knowledge of Apterygota living in the oak-hornbeam forest in Báb near Sered]. Thesis, University of Bratislava, 87 p. (In Slovak.)
- BURGES, A.; RAW, F. 1967. *Soil biology*. London and New York, Academic Press. 532 p.
- DUNGER, W. 1958. Über die Zersetzung der Laubstreu durch die boden-Makrofauna im Auenwald. *Zool. Jhrb. Syst.*, vol. 86, p. 139-80.
- FRENCH, C. E.; LISCINSKY, S. A.; MILLER, D. R. 1957. Nutrient composition of earthworms. *J. Wildlife Mngmt.*, vol. 21, p. 348.
- GERARD, B. M. 1960. The biology of certain British earthworms in relation to environmental conditions. Ph.D. Thesis, University of London.
- GRAFF, O. 1964. Untersuchungen über die Bodenfauna im Ackerboden. *Habilitationsschrift*, Univ. Giessen, 107 p.
- MALEVIC, I. I. 1954. Nekatorye osobnosti rasprostraneniya dozdevykh cervej v rajonach polezasaitnovo lesorazvedeniya [Some particularities of the distribution of earthworms in the zone of protective wood belts cultivation] *Uchen. Zap. Mosk. gos. ped. inst. im. V.P. Potemkina*, no. 28, p. 5-32. (In Russian.)
- MICHALKO, J.; DZATKO, M. 1965. Fytcenologicka a ekologicka charakteristika rastlinnych spolocenstiev lesa Dubnik pri Seredi [Phytcenologic and ecological characteristics of botanical community in oak forests of Dubnyk near Sered]. *Biologické prace*, vol. 11, no. 5, p. 47-51.
- NEUHÄUSL, R.; NEUHÄUSLOVA, Z., 1964. Vegetationsverhältnisse an Südrand des Schemnitzer Gebirges. *Biologické prace*, vol. 10, no. 4, p. 1-80.
- PEREL, T. S. 1958. Zavisimost cislennosti i vidivovo sostava dozdevykh cervej ot porodnovo sostava lesonasazdenija [Dependence of the population density and specific composition of forest stands]. *Zool. zurnal*, vol. 37, p. 1307-15. (In Russian.)
- . 1964. Rasprostranenie dozdevykh cervej (*Lumbricidae*) v ravninnykh lesach evropejskoj casti SSSR [Distribution of earthworms (*Lumbricidae*) in the lowland woods of the European district of the U.S.S.R.]. *Pedobiologia*, vol. 4, p. 92-110. (In Russian.)
- . 1967. Dozdevye cervi reliktovykh lesov Zapadnovo Zakavkazja i Talysa. [Earthworms of the relict woods of western Zakavkazje and Talys]. *Pedobiologia*, vol. 7, p. 93-120. (In Russian.)
- RABELER, W. 1960. Die Artenbestände der Regenwürmer im Laubwald-Biozönosen (*Querceto-Fagetea*) des oberen und mittleren Wesergebietes. *Mitt. Flor.-soz. Arb. N.F.*, vol. 8, p. 333-9.
- RAW, F. 1960. Earthworm populations studies: a comparison of sampling methods. *Nature, Lond.*, vol. 187, p. 257.
- ŠÁLY, A. 1969. Nematodofauna of a mixed hornbeam-oak forest soil and of the neighbouring cultivated lands at Báb, near Nitra. *Biológia* (Bratislava), vol. 24, no. 2, p. 135-7.
- SATCHELL, J. E. 1967a. Lumbricidae. In: Burges A. and Raw E. (eds.), *Soil biology*, p. 259-322. London and New York, Academic Press.
- . 1967b. Measuring population and energy flow in earthworms. *Methods of study in soil ecology. Proceedings of the Paris Symposium*, p. 261-8. Paris, Unesco. (Ecology and conservation 2.)
- SVENDSEN, J. A. 1955. Earthworm population studies: a comparison of sampling methods. *Nature, Lond.*, vol. 175, p. 864.
- SYROVY, S., et al. 1958. *Atlas podnebi Československé republiky* [Atlas of the Czechoslovakian Republic]. Prague, Ústřední správa geodezie a kartografie. 7 p., 100 maps.
- VLACILIKOVA, A. 1968. Mikrobiologivka charakteristika pôdy dubohrabového porastu v Babe pri Seredi [Microbiological characterization of the soil in the oak-hornbeam growth in Bab near Sered]. University of Bratislava, 42 p. Thesis in microbiology. (In Slovak.)
- VOLZ, P. 1957. Über Bodentyp und Bodentierwelt in der südlichen Vorderpfalz. *Pfütz. Heimat.* vol. 8, no. 4, p. 130-5.
- WILCKE, D. E. 1955. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Analyse des Regenwurmbesatzes bei zoologischen Bodenuntersuchungen. *Pfl. Ernähr. Düng.*, vol. 68, p. 44-9.
- ZRAZEVSKI, A. I. 1957. Dozdevye cervi kak faktor plodorodija lesnykh pocv [Earthworms as a factor of fertility of woodlands]. Kiev, Academy of Sciences of the U.S.S.R., 271 p.

La distribution quantitative des lombrics (*Lumbricidae oligochaeta*) dans les grands types mondiaux d'écosystèmes forestiers

I. Zajonc

Katedra Zoologie, Vysoka skola poľnohospodarska, Nitra (Tchécoslovaquie)

SOMMAIRE

Les forêts boréales du type taïga
Les forêts d'épicéas et de sapins de montagne
Les forêts de pins de plaine et de montagne
Les forêts mixtes de montagne
Les forêts mixtes de plaine
Les forêts de hêtres
Les forêts de chênes
Les forêts de la zone des forêts-steppes
Les forêts caducifoliées oroméditerranéennes
ou subméditerranéennes
Les forêts xérophylls méditerranéennes
Les forêts de caractère subtropical
Les forêts de la zone tropicale
Résumé et synthèse
Summary
Bibliographie / Bibliography

Dans les biomasses forestières, les lombrics (famille des lombricides) sont des représentants importants de l'éédaphon. Dans beaucoup de cas, leur biomasse dépasse celle des autres animaux du sol. D'après Volz (1957), les lombricides constituent de 50 à 90% de la biomasse totale du zooédaphon dans les forêts feuillues de la région de Pflaz, en Allemagne; dans les forêts de conifères, ils n'en représentent plus que 20%. Des résultats semblables sont donnés par d'autres auteurs: Dunger (1958) donne une valeur de 50%, Bornebusch (1930) donne de 7 à 75%, Ovegaard-Nielsen (1949) donne 19% et van der Drift (1950) 27,2%.

Beaucoup de travaux fournissent des données quantitatives sur les lombricides des forêts, mais les informations sont insuffisantes parce qu'elles ne couvrent pas toute l'aire de distribution de cette famille; les données sont particulièrement insuffisantes pour l'Amérique du Sud et du Nord, pour l'Afrique et, dans une certaine mesure, pour l'Asie. L'Australie ne paraît pas appartenir à l'aire d'origine des lombricides.

Les données bibliographiques présentent aussi le désavantage d'être très hétérogènes. Peu d'auteurs donnent une description suffisante des biotopes. Les données de biomasse sont souvent défectueuses; il est quelquefois impossible de savoir si le matériel a été pesé vif ou fixé. Nous avons utilisé toutes les références qui indiquent au moins la représentation des espèces et toutes les données quantitatives nécessaires. Quand l'auteur n'a pas étudié la biomasse, nous l'avons calculée à partir de la représentation quantitative des espèces et de leur poids moyen donné par la littérature. Au cas où les poids moyens ne sont pas connus (espèces moins communes) nous avons utilisé le poids moyen d'une espèce semblable par la forme et la longueur. Les données sur la biomasse se rapportent aux individus vivants. Pour calculer le poids sec du matériel, il faut d'abord soustraire 30% du poids global, qui représentent le contenu des intestins; 80% du poids résiduel, repré-

sentent le contenu en eau et 20% la masse propre du corps (Satchell, 1967). La valeur calorifique de 1 gramme de poids sec équivaut à 4,42 kcal (C. E. French, S. A. Liscinsky, D. R. Miller, 1956; J. E. Satchell, 1967).

A partir des données bibliographiques dont nous disposons, nous avons déterminé l'abondance des lombrics et leur biomasse dans les types forestiers suivants:

Les forêts boréales du type taïga (tableau 1). Dans les forêts de la taïga les lombrics sont peu abondants et leur biomasse est faible. On trouve dans ces forêts une espèce courte de lombrics: *Dendrobaena octaedra*, qui vit dans les horizons supérieurs des litières végétales, surtout lors de la chute des feuilles. Elle existe presque partout et par endroits représente la partie la plus dense de la population, mais la biomasse reste toutefois peu élevée, environ 0,15 gramme. Cette espèce est adaptée à un milieu fortement acide. Les autres espèces récoltées dans les échantillons de cette région présentent les mêmes caractères. Citons: *Dendrobaena rubida*, *Lumbri-*

cus rubellus, *Eiseniella tetraedra*. Toutes ces espèces demandent un milieu extrêmement humide. La composition de la faune n'indique pas de différences notables entre la taïga sibérienne et l'Europe du Nord, sauf pour l'espèce *Eisenia nordenskioldi*, qui est spécifique de la Sibérie, des bords de l'océan Glacial jusqu'à l'Altaï (Perel, 1964).

Les forêts d'épicéas et de sapins de montagne (tableau 2). Les données dont nous disposons proviennent de la région des Carpates orientales (Sergienko, 1969). Les espèces dominantes: *Dendrobaena octaedra* et *Eisenia lucens* (= *submontana*) sont adaptées à un milieu acide de résidus végétaux. Elles sont accompagnées par une espèce typique des Carpates orientales, *Allolobophora carpathica*. La biomasse des lombrics y reste relativement peu élevée.

Les forêts de pins de plaine et de montagne (tableau 3). Parmi les forêts de conifères, les forêts de pins représen-

TABLEAU 1. Les forêts boréales du type taïga.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
<i>Taïga de l'Europe du Nord</i>				
<i>Picea sp., Lichenes</i>	Finlande centrale	0,8	0,15	Siivonen, 1941
<i>Piceetum vacciniosum</i>	»	2,0	0,32	»
»	Westerbotten (Suède)	24,0	—	Forsslund, 1946
<i>Picea sp., Dryopteris linnaeana</i>	»	43,0	—	»
<i>Taïga sibérienne</i>				
<i>Piceetum hyrttilosum</i>	Rayon d'Archangelsk (URSS)	5,5	0,9	Perel, 1964
<i>Piceetum herbosum</i>	»	8,0	3,4	»
<i>Piceetum compositum avec Tilia sp.</i>	Rayon de Vologda (URSS)	110,5	44,5	»
<i>Piceetum sphagnosum</i>	Rayon d'Archangelsk (URSS)	Plus de 1,0	Plus de 0,16	»
<i>Piceetum polytrichosum</i>	Rayon de Vologda (URSS)	8,0	1,7	»
<i>Piceetum vacciniosum</i>	Rayon de Jaroslav (URSS)	16,0	2,5	»
<i>Piceetum uliginoso-herbosum</i>	»	10,0	5,4	»

TABLEAU 2. Les forêts d'épicéas et de sapins de montagne.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
<i>Piceetum oxalidosum</i>	Carpates orientales (URSS), Chernogora	28,0	16,5	Sergienko, 1969
<i>Piceetum vacciniosum</i>	»	5,0	6,4	»
<i>Pinus mugo</i>	»	4,0	2,2	»

TABLEAU 3. Les forêts de pins de plaine et de montagne.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
<i>Pinus sp.</i>	Iéna (Rép. dém. allemande)	12,0	6,4	Füller, 1953
<i>Pinetum montanae cladoniosum</i> , <i>P. montanae pleurosiosum</i>	Faux Kursiu-Nerios (RSS de Lituanie)	1,7	0,2	Atlavinite, 1966
<i>Pinetum silvestris pleurosiosum</i> , <i>P. silvestris vaccinio pleurosiosum</i>	»	7,2	1,2	»
<i>Pinetum myrtillosum</i>	»	10,6	5,4	»
<i>Pinetum oxalidoso-myrtillosum</i>	»	16,8	8,6	»

tent le type le moins peuplé par les lombricides. Dans les forêts de pins sur fond sableux, les lombrics sont complètement absents (Füller, 1953; Atlavinite, 1966). Sur les sols podzoliques prédominent les espèces vivant dans la couche supérieure de résidus végétaux. Dans d'autres types de sols apparaissent aussi d'autres espèces: *Allolobophora rosea*, *Octolasion lacteum* (Füller, 1953).

Les forêts mixtes de montagne (tableau 4). Les données du tableau 4 indiquent une représentation plus importante des lombrics que dans les tableaux précédents. Le nombre d'espèces augmente, ainsi que leur taille et, par conséquent, leur poids. Aussi, la biomasse y est substantiellement plus élevée.

Les données de Ronde (1953a, 1953b) pour les Préalpes montrent une représentation remarquablement plus élevée des vers dans les forêts de feuillus, éventuellement dans les forêts mixtes, comparés aux monocultures d'épicéas, voire aux taillis à dominance d'épicéas.

Solokov (1956) ne mentionne pas les types forestiers examinés par lui dans l'Altaï, mais ses valeurs se rapprochent de celles trouvées dans les Préalpes. Dans la région de l'Altaï les grandes espèces les plus importantes sont *Allolobophora magnifica* et *Eisenia nordenskioldi*, à côté d'espèces plus petites, communes.

En Europe, dans ce type de forêt, figurent pratiquement toutes les formes pégrines.

Les forêts mixtes de plaine (tableau 5). Dans ces formations, la représentation des lombricides est maximale pour l'Europe (Perel, 1964). Dans ces régions prévalent les espèces moyennes et grandes (*Allolobophora caliginosa*, *A. rosea*, *Octolasion lacteum*, *Lumbricus terrestris*), qui peuplent les horizons plus profonds du sol, tandis que les espèces de surface (*Dendrobaena octaedra*, *D. rubida*), plus abondantes, participent peu à la biomasse.

Les forêts de hêtres (tableau 6). La région des forêts de hêtres n'appartient pas aux formations riches en lombricides. Les valeurs les plus élevées ont été obtenues

TABLEAU 4. Les forêts mixtes de montagne.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
<i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. insana</i> , <i>Fraxinus excelsior</i>	Oberbayern, Waldburg (Rép. féd. d'Allemagne)	4,0-72,0	1,0-48,6	Ronde, 1953a
<i>Abies sp.</i> , <i>Fagus silvatica</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i>	»	1,0-103,0	0,08-257,0	»
<i>Fagus silvatica</i> , <i>Abies sp.</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i>	»	1,0-103,0	0,08-257,0	»
<i>Fagus silvatica</i> , <i>Abies sp.</i> , <i>Picea sp.</i>	»	1,0-103,0	0,08-257,0	»
<i>Fagus silvatica</i> , <i>Abies sp.</i> , <i>Picea sp.</i>	»	1,0-48,0	0,08-77,9	»
<i>Fagus silvatica</i> , <i>Quercus sp.</i> , <i>Abies sp.</i>	»	1,0-48,0	0,08-77,9	»
<i>Picea sp.</i> , <i>Abies sp.</i> , <i>Fagus silvatica</i>	»	1,0-72,0	0,08-48,6	»
<i>Picea sp.</i>	»	1,0-51,0	0,08-76,7	»
?	Altaï du Nord-Est (URSS)	250	300	Sokolov, 1956
?	»	150	200	»
<i>Picea sp.</i> , <i>Abies sp.</i>	Trautenstein (Rép. féd. d'Allemagne)	1,0-51,0	0,08-76,7	Ronde, 1953b

TABLEAU 5. Les forêts mixtes de plaine.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
<i>Piceetum myrtilloso-oxalidosum</i>	Rayon de Volokolamsk (URSS)	245,0	115,6	Perel, 1964
<i>Piceetum hylocomiosum</i>	Rayon de Narofominsk	80,0	21,4	»
<i>Querceto-Piceetum coryloso-oxalidosum</i>	alentours de Moscou (Poduschkino)	279,0	113,1	»
<i>Querceto-Piceetum mercurialoso-aegopodiosum</i>	alentours de Moscou (Krasnaja Pachra)	84,0	35,5	»
<i>Tilieto-Piceetum aegopodiosopilosae caricosum</i>	alentours de Moscou (Losinyj Ostrov)	17,0	5,1	»
<i>Quercetum galeobdolosum</i>	Rayon de Volokolamsk	329,0	221,2	»
<i>Quercetum pilosae-caricosum</i>	alentours de Moscou (Poduschkino)	439,0	215,8	»
<i>Tilieto-Pinetum corylosum</i>	alentours de Moscou (Serebrjanyj Bor)	96,0	51,9	»
<i>Pinetum coryloso-sorbosum</i>	»	67,0	28,3	»
<i>Pinetum querceto-corylosum</i>	»	82,0	45,2	»
<i>Alnetum dryopteridosum</i>	Faux Kursiu Narios (RSS de Lituanie)	33,0	31,0	Atlavinite, 1966
<i>Betuletum herbosum</i>	»	5,4	0,85	»
<i>Betuleto-Pinetum hylocomiosum</i>	»	11,3	3,2	»

TABLEAU 6. Les forêts de hêtres.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
<i>Quercus sp.</i> , <i>Fagus silvatica</i>	Westfallen (Rép. féd. d'Allemagne)	0-93	0-40,6	Baltzer, 1956
<i>Alnus sp.</i> , <i>Populus sp.</i> , <i>Coryllus avellana</i>	»	68-356	19,5-141,5	»
<i>Fagus silvatica</i>	»	4-78	4,3-30,7	»
<i>Fagus silvatica</i> , <i>Quercus sp.</i>	»	34-51	9,2-14,7	»
<i>Melico-Fagetum</i>	Région de Weser (Rép. féd. d'Allemagne)	12	7,2	Rabeler, 1960
<i>Fagus silvatica</i> , <i>Quercus sp.</i>	Iéna (Rép. dém. allemande)	36	16,0	Füller, 1953
<i>Fagus sp.</i>	Caucase du Nord-Ouest, rivière de Balaja (URSS)	38,6	50,4	Perel, 1966
<i>Fagus sp.</i> , <i>Abies sp.</i>	»	27,0	71,8	»
<i>Fagus orientalis</i>	Rayon de Novorosijsk (URSS)	100,0	40,7	»
<i>Fagus silvatica</i> , <i>Quercus sp.</i>	Carpathes orientales, Chernogora (URSS)	8,0	6,1	Sergienko, 1969
<i>Fagus silvatica</i> , <i>Quercus sp.</i>	Jedlové Kostolany, (Tchécoslovaquie)	18,5	12,0	Zajonc, 1967
<i>Fagus crenata</i> , <i>Quercus crispula</i>	Honsu (Japon)	68,0	17,4	Kitazawa, 1969

dans la région nord-ouest du Caucase (Perel, 1966), où se trouvent les espèces caractéristiques *Dendrobaena schmidti* v. *surbrensis*, *D. schmidti* f. *typica*, *D. mariupoliensis*. Dans les Carpates apparaissent les importantes espèces *Dendrobaena platyura*, *Lumbricus polythemus* et

Octolasion transpadanum. Les espèces courantes pérégrines y sont communes (*A. rosea*, *O. lacteum*, *D. octaedra*, *L. rubellus*).

Dans la hêtraie méditerranéenne (Banyuls), la représentation des lombricides est particulièrement faible.

Les forêts de chênes (tableau 7). L'abondance et la biomasse des lombrics dans ces forêts sont relativement élevées. Biomasse très élevée par exemple dans les régions d'Ukraine et de Moravie (URSS). L'espèce pérégrine *A. rosea* prédomine, *Octolasion complanatum* est régulièrement présent; ce dernier appartient à la famille des grands lombricides. *Eisenia sturanyi*, *Allolobophora antipai* v. *tuberculata* et *A. leoni* sont moins courants. Les formes endémiques *Dendrobaena schmidti* v. *surbiensis*, *D. schmidti* f. *typica* et *D. mariupolensis* et *Allolobophora jassyensis* prévalent dans les forêts de chênes du Caucase; l'espèce pérégrine *A. rosea* y est aussi présente. Dans ce type de forêts de l'Europe centrale, *Lumbricus terrestris* forme la composante essentielle de la biomasse et est important, car il est capable de consommer les feuilles tombées à terre.

Les chênaies acides (*Querceto-Betuletum*) sont beaucoup moins riches.

Les forêts de la zone des forêts-steppes (tableau 8). Les données concernant les lombricides des bois de chênes et d'autres types de cette région proviennent de Malević et Perel (1958) et Perel (1966). L'abondance des lombrics y est peu élevée en moyenne, sauf aux alentours de la mer d'Azov (Malević, 1954). *Eisenia uralensis* et *Eisenia nordenskioldi* se rangent parmi les espèces importantes. On y trouve aussi les espèces pérégrines *A. rosea*, *D. rubida*, *O. lacteum*, *Eiseniella tetraedra*. Les forêts de la région de Novosibirsk (Perel, 1966) présentent une influence visible de la faune caucasienne.

Les forêts oroméditerranéennes ou subméditerranéennes caducifoliées d'Europe centrale et de France méditerranéenne

TABLEAU 7. Les forêts de chênes.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
<i>Les forêts de chênes de l'Europe occidentale</i>				
<i>Querceto-carpinetum-calcicolum</i>	Haute Belgique	87-135	127-115	Duvigneaud et al., 1970
<i>Chênaie-sessiliflore</i> <i>Chênaie-frénaie</i>	Campine (Belgique) Meatopwood (Gr.-Bretagne)	20-117 —	— 60	Galoux, 1953 Satchell, 1970
<i>Querceto-betuletum</i>	Westfallen (Rép. féd. d'Allemagne)	0-60	0-22,6	Baltzer, 1956
<i>Les forêts de chênes de l'Europe centrale</i>				
<i>Querceto carpinetum</i>	Région du Weser (Rép. féd. d'Allemagne)	76	50,8	Rabeler, 1960
»	Bab pri Nitre (Tchécoslovaquie)	105,7	119,6	Zajonc
<i>Les forêts de chênes de l'Europe orientale</i>				
<i>Fagus sp.</i>	Alentours de Kiev, Golosevo (URSS)	192	61,4	Malević, 1954
<i>Alnus sp.</i>	»	156	152,8	»
<i>Carpinus sp.</i> , <i>Tilia sp.</i> <i>Fraxinus sp.</i> , <i>Acer sp.</i>	Monts Moldavo-Codriens (URSS)	60	24,6	Perel, 1962
<i>Fagus sp.</i> , <i>Carpinus sp.</i>	»	32	15,6	»
<i>Carpinus sp.</i> , <i>Tilia sp.</i>	»	37	22,3	»
<i>Quercus sp.</i> , <i>Tilia sp.</i>	»	81	77,0	»
<i>Quercus sp.</i> , <i>Carpinus sp.</i>	»	45	30,1	»
<i>Quercus pubescens</i>	»	190	64,0	»
<i>Quercus robur</i>	»	69	36,5	»
<i>Les forêts de chênes caucasiennes</i>				
<i>Quercus robur</i>	Caucase du Nord-Ouest, Pschaf (URSS)	129	45,0	Perel, 1966
<i>Quercus robur</i> , <i>Q. petraea</i>	Kotch (URSS)	148	92,5	»
<i>Quercus petraea</i> , <i>Carpinus orientalis</i> , <i>Cornus mas.</i>	Rayon de Novorosijsk (URSS)	109	74,8	»

néenne (tableau 9). A caractère nettement plus xérophytique, ces forêts contiennent peu de lombricides.

Les forêts xérophylles méditerranéennes (tableau 10). Les lombricides y paraissent presque inexistantes: 4,4 grammes par mètre carré dans une forêt de *Quercus ilex* près de Banyuls (France), 1 gramme par mètre carré dans une forêt de *Quercus suber* de la même région.

Les forêts de caractère subtropical (tableau 11). Pour ces types de forêts nous disposons seulement de données isolées, qui nous permettent de juger la représentation

variée de la faune des lombrics. Mais cette représentation, surtout en biomasse, paraît faible (forêts à *Castanopsis* du Japon et de la Thaïlande).

Kobachidze (1950) mentionne une représentation relativement faible des lombrics dans la région colchidienne.

Les forêts de la zone tropicale (tableau 12). Jusqu'à présent nous ne disposons que de peu de données concernant cette région. Les investigations de Kitazawa (1969) nous ont servi de point de départ. Nous avons employé les données de Block et de Banage (1968). Le premier ne

TABLEAU 8. Les forêts de la zone des forêts-steppes.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
<i>Quercus sp.</i>	Rayon de Borisoglebsk et de Novochopersk (URSS)	36	17,5	Malevič, Perel, 1958
<i>Quercus sp.</i> , <i>Ulmus effusa</i> , <i>Ulmus campestris</i>	»	18,3	9,5	»
<i>Quercus sp.</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Alnus glutinosa</i>	»	25,5	10,4	»
<i>Juniperus excelsa</i> , <i>J. foetidissima</i> , <i>Q. pubescens</i> , <i>Carpinus orientalis</i>	Rayon de Novorosijsk (URSS)	3,0	0,6	Perel, 1966
<i>Pinus pithyusa</i> , <i>Quercus pubescens</i>	»	67,5	30,0	»
<i>Quercus sp.</i> , <i>Acer sp.</i>	Rayon de Stalino (URSS)	184	112,2	Malevič, 1954

TABLEAU 9. Les forêts caducifoliées oroméditerranéennes ou subméditerranéennes.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
<i>Quercus sessiliflora</i> , <i>Acer monspessulanum</i>	Banyuls-sur-Mer (France)	—	4,4	Volz, 1962
<i>Querceto-lithospermetum</i>	Région du Weser (Rép. féd. d'Allemagne)	4	1,6	Rabeler, 1960
<i>Carici fagetum</i>	»	8	1,2	»
<i>Quercus pubescens</i> , <i>Carpinus orientalis</i> , <i>Paliurus spinachristi</i> , <i>Juniperus rufescens</i>	Région de Novorosijsk (URSS)	37	15,0	Perel, 1966
<i>Fagus sylvatica</i>	Banyuls-sur-Mer (France)	—	3,0	Volz, 1962

TABLEAU 10. Les forêts xérophylles méditerranéennes.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
<i>Quercion ilicis</i>	Banyuls-sur-Mer (France)	—	1,5	Volz, 1962
<i>Quercus suber</i>	»	—	1,0	Volz, 1962

TABLEAU 11. Les forêts de caractère subtropical.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
<i>Les forêts de feuillus colchidiqes</i>				
<i>Alnus sp.</i>	Colchide (plaine centrale de l'URSS)	172	60,3	Kobachidze, 1950
<i>Les forêts subtropicales de pluie</i>				
<i>Castanopsis sieboldi</i> , <i>Quercus stenophylla</i> , <i>Dystilium racemosum</i> , <i>Camelia japonica</i>	Honsu et Kyushu (Japon)	52,9	6,8	Kitazawa, 1969

TABLEAU 12. Les forêts de la zone tropicale.

Type forestier (espèces dominantes)	Données géographiques	Quantité par m ²		Auteur
		Nombre	Biomasse (g)	
Forêt tropicale de montagne (<i>Castanopsis accumatissima</i> , <i>Lithocarpus auriculatus</i> , <i>Helicia spp.</i>)	Doi Pui (Thaïlande du Nord)	0	0	Kitazawa, 1969
Forêt tropicale de montagne	Alentours de Kampala (Ouganda)	0	0,3	Block, Banage, 1968
Forêt tropicale de pluie (<i>Dipterocarpus spp.</i> , <i>Koompassia excelsa</i>)	Sepiok, parc naturel (Bornéo)	2,8	2,5	Kitazawa, 1969
Forêt équatoriale de montagne (<i>Ocotea usambarensis</i>)	Mont Kenya (Kenya)	39,2	17,3	»
Forêt équatoriale sèche de montagne (<i>Podocarpus sp.</i> , <i>Juniperus sp.</i> , <i>Olea sp.</i>)	Silimon track, mont Kenya (Kenya)	16	2,0	»
Forêt tropicale caducifoliée.	Chienmai (Thaïlande)	19,2	0,2	»

cite aucune donnée précise concernant la composition de la faune examinée. Block et Banage ont trouvé, dans les localités examinées de l'Ouganda, des représentants des familles *Acanthodrilidae* et *Eudrilidae*.

Ces diverses données sont synthétisées au tableau 13; on peut en inférer que l'abondance des lombrics est la plus élevée dans les régions de forêts caducifoliées et de forêts mixtes de plaines, spécialement dans les forêts riches en chênes à feuilles caduques. Les lombrics sont le moins représentés dans les bois de pins, dans la taïga, dans les forêts de chênes xérophylles, les forêts caducifoliées de l'Europe méditerranéenne. Leur représentation est aussi mauvaise dans les forêts tropicales. La biomasse la plus élevée s'observe dans les forêts de chênes et les forêts mixtes de montagne et

ensuite dans les forêts caducifoliées de plaine et dans les forêts colchidiqes.

Les valeurs de biomasse apparaissent les moins élevées dans les bois de pins de plaine et de montagne, dans la taïga d'Europe du Nord et dans les forêts tropicales; il apparaît que la biomasse est particulièrement faible dans les bois de conifères, spécialement de pins. Les forêts de feuillus, éventuellement les forêts mixtes, contiennent au contraire une faune de lombricides bien développée. Quoique les causes de ce phénomène soient sûrement complexes, les relations de nourriture entre les lombrics et la nature du feuillage tombé des types de forêts respectifs y jouent un rôle important. Les aiguilles de conifères appartiennent aux matériaux que les lombrics n'utilisent pour leur nourriture que dans des cas exceptionnels, c'est-à-dire en l'absence d'un matériel végétal plus riche en azote.

TABLEAU 13. Abondance et biomasse moyenne des représentants de la famille *Lumbricidae* dans les divers types de forêts (y inclus les autres familles d'*Oligochaeta*).

Type forestier	Quantité par m ²		Nombre de localités
	Nombre	Biomasse (g)	
Les forêts de la taïga			
(a) La taïga de l'Europe du Nord	17,4	(2,8)	4
(b) La taïga sibérienne	23,0	8,4	7
Les forêts d'épicéas et de sapins de montagne	11,0	5,3	4
Les forêts de pins de plaine et de montagne	48,2	73,8	11
Les forêts mixtes de plaine	135,9	68,3	13
Les forêts de hêtres	88,5	30,3	12
Les forêts de chênes			
(a) De l'Europe occidentale	—	64,1	3
(b) De l'Europe centrale	90,8	85,2	2
(c) De l'Europe orientale	90,7	50,4	9
(d) Caucasiennes	129,0	70,8	3
Les forêts-steppes	55,2	30,0	6
Les forêts caducifoliées oroméditerranéennes ou subméditerranéennes	—	5,0	5
Les forêts xérophylls méditerranéennes	—	1,2	2
Les forêts de caractère subtropical			
(a) Les forêts de feuillus colchidiqes	172,0	60,3	1
(b) Les forêts subtropicales de pluie	52,0	6,8	1
Les forêts tropicales	15,4	3,7	6

Summary

Quantitative distribution of earthworms (Lumbricidae oligochaeta) in the major world types of forest (I. Zajonc)

This paper follows one of the main lines of research of the IBP: the zone-by-zone study of biological productivity and factors influencing it in the biosphere from the Arctic tundras to the equatorial forests.

Since the time of Darwin, the importance of earthworms in the functioning of many ecosystems has been recognized. This importance is further emphasized in various articles in the present publication (Reichle, Zajonc, Ghilarov).

It has been possible, thanks to an ample bibliography, to give an initial and very incomplete picture of the distribution and biomass of *Lumbricidae* in the following forest zones:

1. Northern forests of the taiga type (Finland, Sweden, U.S.S.R.): few *Lumbricidae* (Table 1).
2. Mountain forests of resinous species in the semi-temperate regions (Carpathians): the biomass of *Lumbricidae* is still low (Table 2).
3. Pine forests of the temperate plains (Baltic plain): this is the region where the population of *Lumbricidae* is lowest and where they may be totally absent from sandy soils (Table 3).
4. Mixed mountain forest (mainly mixture of fir (*Abies*) and beech (*Fagus*) in the Bavarian and

the Altai); *Lumbricidae* appear in greater numbers and variety than in the previous regions (Table 4).

5. Mixed forests of the plain, in the temperate continental climate of Europe (U.S.S.R.), *maximum representation* of *Lumbricidae*: up to 439 individuals per square metre and 221 g/m² (fresh weight) (Table 5).
6. Deciduous forests of the temperate regions (Europe). Here it is necessary to distinguish the dominant species:
 - (a) Forests of beech (*Fagus*) (Germany, France, Czechoslovakia, Carpathians, Japan) are not particularly rich in *Lumbricidae*; numbers are however higher in certain Carpathian mountain beech forests (Table 6);
 - (b) Forests of oak (*Quercus*) (Central Europe, mountains of the U.S.S.R.): relative abundant biomass of *Lumbricidae*, running at around 100 individuals per square metre, with a biomass 50 to 100 g/m². From the great number of observations which have been made it can be seen that these regions need to be subdivided according to the types of oak forest (Table 7).
7. Steppe forests of the U.S.S.R.: relatively few *Lumbricidae* (Table 8).
8. Deciduous Mediterranean forests or sub-Mediterranean

- ranean forests (Central Europe, Mediterranean France), of a distinctly more xerophytic character, contain few *Lumbricidae* (Table 9).
9. Sclerophyllous Mediterranean forests. *Lumbricidae* seem to be almost non-existent: 4.4 g/m² in a forest of holm oak (*Quercus ilex*) near Banyuls (France), 1 g/m² in a forest of cork oak (*Quercus suber*) in the same region (Table 10).
 10. Sub-tropical evergreen rain forests (*Laurisilvae* type) (Japan, Colchis) (Table 11).
 11. Tropical and equatorial forests (Thailand, Uganda, Kenya). Data are inadequate, but it seems that, generally speaking, very few *Lumbricidae* are found; they occur in somewhat larger numbers in mountain regions (Table 12).
- All these data are brought together in Table 13.
- There is a clear relationship between the number of *Lumbricidae* present and the type of ground litter: they seem to use the needles of conifers only when broad-leaf material, richer in nitrogen is lacking.

Bibliographie / Bibliography

- ATLAVINITE, O. P. 1966. Pochvennye bespozvonochnye kosy Kurshju-Njarija [Soil invertebrates near Cape Kurshju-Njarija]. *Trudy Acad. Nauk. Lit. SSR*, serie B, vol. 2, n° 40, p. 177-187.
- BALTZER, R. 1956. Die Regenwürmer Westfalens. *Zool. Jb. (Syst.)*, vol. 84, n° 4/5, p. 355-414.
- BLOCK, W.; BANAGE, W. B. 1968. Population density and biomass of earthworms in some Uganda soils. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, vol. 5, n° 3, p. 515-521.
- BORNEBUSCH, C. 1930. The fauna of the forest soil. *Forstl. Forsøksv. Danm.*, 158 p.
- DRIFT, J. van der. 1951. Analysis of the animal community in a beachforest floor. *Tijdschr. Ent.*, n° 94, p. 1-118.
- DUNGER, W. 1958. Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald. *Zool. Jb. (Syst.)*, n° 86, p. 139-180.
- DUVIGNEAUD, P., et al. 1970. Biomasse, productivité et cycle des polyéléments biogènes dans un écosystème "chênaie mélangée" (*Querceto-carpinetum calcicolum*). Recherches sur l'écosystème forêt. Série B: La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Contribution n° 36. *Mém. Inst. Sci. nat. Belg.*
- FORSBLUND, K. H. 1946. Studien über die Tierwelt des nord-schwedischen Waldbodens. *Medd. Skogsförsökst. Stockh.*, n° 34, N1, p. 1-265.
- FÜLLER, H. 1953. Tiergeographisch-ökologische Untersuchung über die Lumbriziden des mittleren Saalatales. *Wiss. Z.*, 1952-1953, p. 51-60. Jena, Schiller-Univ.
- GALOUX, A. 1953. *La chênaie sessiliflore de haute Campine. Essai de biosociologie*. 235 p. (Station de recherches de Groenendael, Belgique, Ministère de l'agriculture, série A, n° 8.)
- KITAZAWA, Y. 1972. Biological regionality of soil fauna and its function in forest ecosystem types. *Production des écosystèmes forestiers. Actes du colloque de Bruxelles organisé par l'Unesco et le Programme biologique international (27-31 octobre 1969)*. Paris, Unesco.
- KOBACHIDZE, D. N. 1950. Raspredelenie vidov ljumbricid v pochvach centralnoj chasti Kolchidskoj nizmennosti [Spreading of species of worms (*Lumbricidae*) in soils of the central part of the Kolchidskoj depression]. *Soobshch. Acad. Nauk. Gruzinskij SSR*, vol. 11, n° 10, p. 657-662.
- MALEVIĆ, I. I. 1954. Stravnitelnyj analiz fauny i raspredelenie dozhdevykh chervej v Golosejevskom i Veliko-anadolskom lesnichestvach Ukrajinj [Comparative analysis of fauna and spreading of earthworms in Golosejevskom and Veliko-anadolskom forests of Ukrainj]. *Uchen. Zap. Mosk. gor. ped. inst. im. V.P. Potemkina*, n° 28, p. 41-54.
- ; PEREL, T. S. 1958. Dozhdevye chervi Tellermanovskovo lesnichestva i ich raspredelenie v nagornoj dubrave i lesach pojmy [Earthworms of Tellermanovskovo forests and their spreading in upland of oak forests and in the water-meadow forests]. *Uchen. Zap. Mosk. gor. ped. inst. im. V.P. Potemkina*, n° 84, p. 257-268.
- OVERGAARD-NIELSEN, C. 1949. Studies on the soil-microfauna II. *Fauna Julandica*, n° 2, p. 1-131.
- PEREL, T. S. 1964. Raspredelenie dozhdevykh chervei v ravninnykh lesakh evropejskoj chasti SSSR [The spreading of worms (*Lumbricidae*) in the forests of the plains of the european part of the USSR]. *Pedobiologia*, n° 4, p. 92-110.
- 1966. *Dozhdevye chervi v pochvach lesov Severo-Zapadno Kavkaza. Vlijanie zhivotnykh na produktivnosth lesnykh biocenozov* [Earthworms in the Severo-Zapadno forests of the North-West Caucasus. Influence of animals on the productivity of biocenosis forests], p. 146-165. Moscow, Nauka.
- RABELER, W. 1960. Die Artenbestände der Regenwürmer in Laubwald-Biozönosen (*Querce-Fageta*) des oberen und mittleren Wesergebietes. *Mit. florist. soz. Arbeitsgem.*, N.F., n° 8, p. 333-337.
- RONDE, G. 1953a. Vorkommen, Häufigkeit und Arten von Regenwürmern in verschiedenen Waldböden und unter verschiedenen Bestockungen. 2. Untersuchungen in einem Forstbetrieb des Württ. Alpenvorlandes. *Forstwiss. Zbl.*, vol. 72, n° 1/2, p. 37-56.
- 1953b. Vorkommen, Häufigkeit und Arten von Regenwürmern in verschiedenen Waldböden und unter verschiedenen Bestockungen. 3. Untersuchungen in der Inn- Chiemsee-Morenenlandschaft. *Forstwiss. Zbl.*, vol. 72, n° 9/10, p. 286-301.
- SATCHELL, J. E. 1967. Measuring population and energy flow in earth-worms. Dans: J. PHILLIPSON (ed.). *Methods of study in soil ecology. Proceedings of the Paris Symposium*, p. 261-265. Paris, Unesco.
- 1972. Feasibility study of an energy budget for Meatop wood. *Productivité des écosystèmes forestiers. Actes du colloque de Bruxelles organisé par l'Unesco et le Programme biologique international (27-31 octobre 1969)*. Paris, Unesco.

- SERGIENKO, M. I. 1969. Raspredelenie dozhdevykh chervej v biocenozech Chernogory po ekologicheskomu profilju Borochta-Goverla [Spreading of earthworms in biocenosis of Tchernogoria along ecological profile of Borochta-Goverla]. *Pedobiologia*, n° 9, p. 112 et 113.
- SIVONEN, L. 1941. Mitteilungen über die Lumbriziden Finnlands. *Ann. soc. zool. bot. fenn. "Vanamo"*, Helsinki, n° 8, p. 1-15.
- SOKOLOV, A. A. 1956. *Znachenie dozhdevykh chervej v pochvoobrazovanii* [Role of earthworms in the soil formation]. Alma-Ata Academy of Sciences of the Kazakk SSR, 265 p.
- VOLZ, P. 1957. Über Bodentyp und Bodentierwelt in der südlichen Vorderpfalz. *Pfälz. Heimatk.*, vol. 8, n° 4, p. 130-135.
- —. 1962. Pedozoologische Untersuchungen in der Umgebung von Banyuls-sur-Mer. *Vie et milieu*, vol. 13, n° 3, p. 543-563.
- ZAJONC, I. 1967. Über die Saisondynamik der Humusbildung durch Regenwürmer in einem Buchenwald der Karpathen. Dans: O. GRAFF; J. E. SATCHELL (ed.). *Progress in soil biology*, p. 397-408. Amsterdam, North Holland; Braunschweig, Vieweg.

3 Speed of litter decomposition 3 Vitesse de décomposition
de la litière

Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates

D. E. Reichle
Ecological Sciences Division,
Oak Ridge National Laboratory,
Oak Ridge, Tennessee (United States)

CONTENTS

Introduction
Ecological attributes
Trophic structure
Energy dynamics
Energy equivalents
Nutrient relationships
Ecological efficiencies
Postscript
Acknowledgements
Résumé
Bibliography / Bibliographie

INTRODUCTION

Forest invertebrate populations consist of a complex assemblage of species whose numbers, diversity, and ecology hinder attempts to develop generalizations of their role in ecosystems. The objectives of the International Biological Programme necessitate *synthesis* and *interpretation* of data with the goal of developing predictable relationships describing the contribution of invertebrates to decomposition processes. Three basic questions must be answered: (a) What is the species composition of decomposer populations? (b) What are the functional activities of the various species components? (c) What does the fauna contribute toward the over-all integrity of the ecosystem?

The first question is one for which it is impracticable to generalize beyond broad geographic trends. Subtle differences in topography, edaphic characteristics, and biotic associations may cause major compositional changes in the structure of the decomposer fauna. Unrelated species may occupy the same niche in different forest ecosystems, and the presence or absence of species may affect population interactions. Therefore, the total population structure must be known in addition to any particular species component. This problem appears to be one which can be resolved only for each particular ecosystem under investigation.

Continued synthesis of physiological and ecological data indicates that many specific relationships can be established concerning the energy and nutrient metabolism of populations and trophic levels. Metabolic rates and energy utilization, and nutrient element economies, are parameters which transcend taxonomic categories and influence the rates of food consumption (and, consequently, the rates of litter decomposition). Trophic position of organisms in the food web is often a dominant factor influencing these parameters. Trophic level efficiencies, i.e., intake, assimilation, respiration,

growth and production, have been shown to be consistent for many different species and ecosystems. These results are encouraging and suggest common ecological denominators governing the trophic processes.

The ecological consequences of the activities of decomposer invertebrates on the over-all ecosystem is the ultimate question—and one which has yet to be resolved. Solution to this question may be accomplished in several ways. One approach involves the experimental manipulation of natural populations *in situ* to judge the effects of the presence or absence of various species combinations on ecosystem components and processes. A complementary approach is the development of “systems” models to permit testing of hypotheses through mathematical manipulations.

ECOLOGICAL ATTRIBUTES

TROPHIC STRUCTURE

The major biotic pathways for the movement of energy and nutrients (and consequently chemical pollutants) in terrestrial ecosystems are food chains—the means for transport and exchange of materials among com-

ponents of the system. The chemical energy of food sustains the biological components; and organisms and ecosystems have evolved the ability to transform energy, exploit and contribute to the increasing entropy of the system. Therefore, analyses of ecosystems generally utilize a bioenergetic basis for evaluating system processes.

The general pathways of energy flux in a typical ecosystem involve the fixation of radiant energy by plants, with transfers through and losses from successive trophic levels. Trophic levels constitute the conceptual basis for interpretation of the myriad of food chains present in the ecosystem. The diversity of food habits in the decomposer community is exceedingly complex, with a variety of potential food bases all originally derived from the input of detritus (Fig. 1). The activities of soil organisms enhance soil turnover and aeration, and through litter fragmentation contribute to microbial decomposition of detritus and the eventual release and recycling of nutrients in the ecosystem (Edwards, Reichle and Crossley 1970).

A major difficulty in the study of invertebrates in the decomposition processes is the assignment of species to appropriate trophic levels. General groupings of forest litter and soil invertebrates with their associated food habits are shown in Table 1. Sources of data used

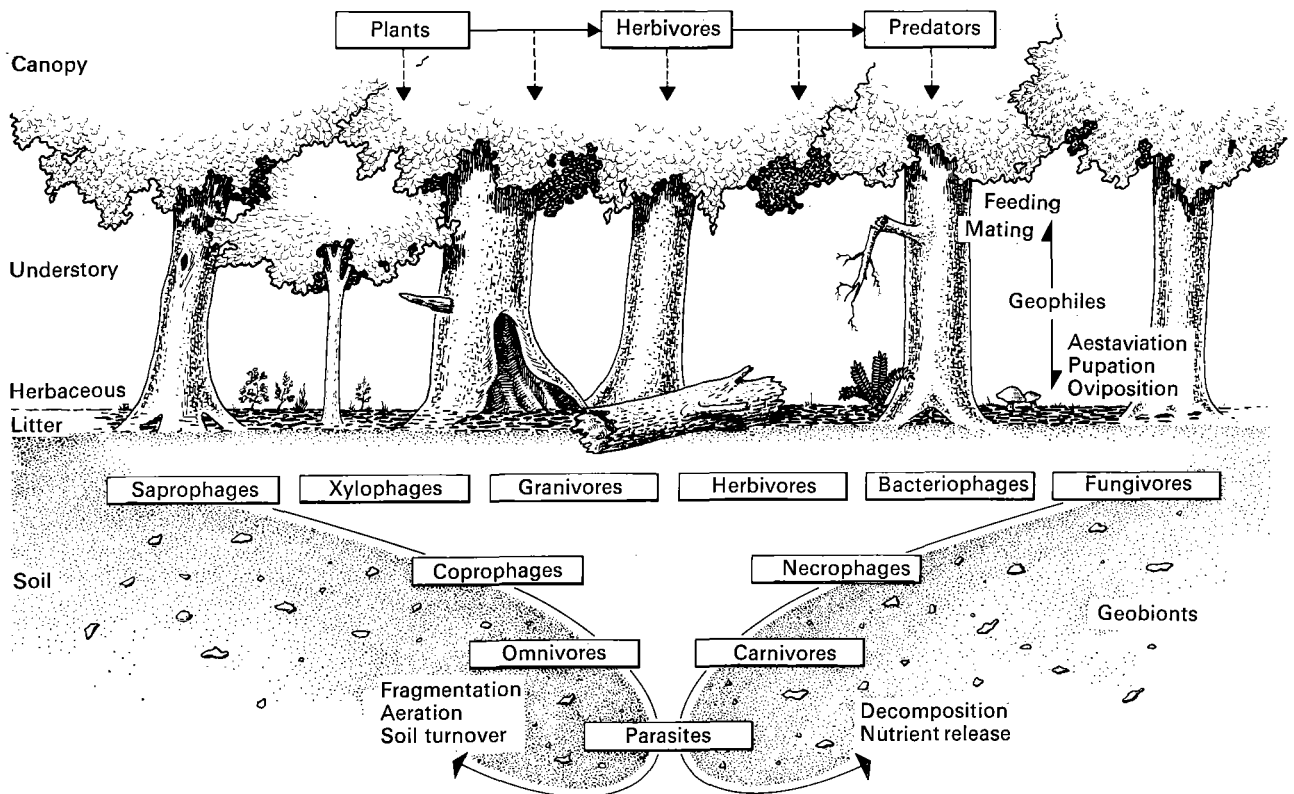


FIG. 1. A schematic diagram of the many trophic aspects of forest litter and soil food chains.

TABLE 1. General groupings of forest litter and soil invertebrates with their food habits. Sources of data after Burges and Raw (1967), Eason (1964), Borror and DeLong (1964), Cloudsley-Thompson (1958), Maynard(1951), Metcalf and Flint (1939), Paris and Sikora (1965), Reichle and Crossley (1965), Wheeler (1910)

Phylum	Taxon	Predaceous	Necro- phagous	Copro- phagous	Xylo- phagous	Fungi- vorous	Sapro- phagous	Phyto- phagous
Annelida	Lumbricidae						x	
	Enchytraeidae					x	x	
Mollusca	Pulmonata						x	x
Aschelminthes	Nematoda	x	x		x			x
Arthropoda	Diplopoda						x	x
	Chilopoda	x						
	Geophilidae							x
	Cryptopidae	x						
	Lithobiidae	x						
	Crustacea							
	Isopoda		x	x		x	x	x
	Arachnida							
	Acarina	x						
	Prostigmata	x				x	x	
	Mesostigmata	x						
	Cryptostigmata			x	x	x	x	x
	Araeida							
	Agelenidae	x						
	Lycosidae	x						
Phalangida	x	x	x	x		x	x	
Collembola			x			x	x	x
Orthoptera								
Gryllacrididae			x			x	x	x
Blattidae			x			x	x	x
Isoptera								
Rhinotermitidae					x	x	x	
Hemiptera		x						x
Lygaeidae								x
Homoptera								
Cicadellidae								x
Coleoptera								
Carabidae	x							
Staphylinidae	x							
Nitidulidae	x		x			x	x	
Geotrupidae				x				
Scarabaeidae			x	x			x	x
Elateridae ¹	x				x		x	
Lampyridae ¹								
Diptera								
Tipulidae ¹							x	x
Dolichopodidae	x							
Phoridae	x ¹		x ¹				x	
Muscidae ¹	x			x				x
Hymenoptera		x						
Ichneumonidae	x ¹							
Formicidae	x	x	x			x		x

1. Denotes larva.

in developing this summary were Burges and Raw (1967), Eason (1964), Borror and DeLong (1964), Cloudsley-Thompson (1958), Maynard (1951), Metcalf and Flint (1939), Paris and Sikora (1965), Reichle and Crossley (1965) and Wheeler (1910). Little conformity can be demonstrated within groups even at the family level of resolution, and additional research will be required to specify the food preferences of many species (agreeing with the mutually exclusive categories illustrated in Fig. 1).

Recently, radioisotope tracer methodology has demonstrated problem-solving capabilities for this dilemma. The food base of animals may be delineated from the time-dependent behaviour of their uptake of radioisotopes. In the example presented in Fig. 2, natural litter on the surface of 5 cm diameter, 15 cm deep soil cores was experimentally tagged with cesium-137 and incubated at 15°C (McBrayer, Reichle and Auerbach 1970). Non-linear regression analysis was used to fit curves to the uptake data following the function:

$$Q_t = Q_e (1 - e^{-\lambda t}),$$

where Q_t is the concentration of radioactivity (dpm mg^{-1}) in the animal at time t , Q_e is the equilibrium concentration of radioactivity, e is the base of the natural logarithm, and λ is the uptake rate coefficient.

Both the variables Q_e ($\Delta Q_t = 0$) and λ have ecological significance (Crossley and Reichle 1969). Generally, Q_e decreases through higher trophic levels; in Fig. 2 the respective values were: saprovores 1.1×10^4 , fungivores 1.2×10^3 , and predator 7.4×10^2 . Also, the further removed from the initial tagged food source the animal is in the food chain the slower will be its uptake rate, λ . From appropriate values of food and consumer, it is possible to predict "trophic lag times" or t_{max} (intervals between successive peaks of trophic level curves) for

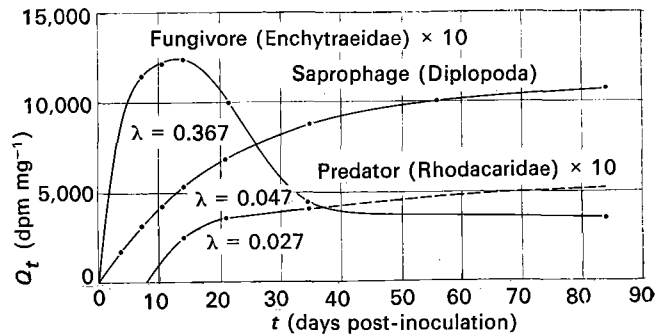


FIG. 2. The food base of animals may be delineated from the time-dependent behaviour of their uptake of radionuclides (after: McBrayer, Reichle and Auerbach, 1970).

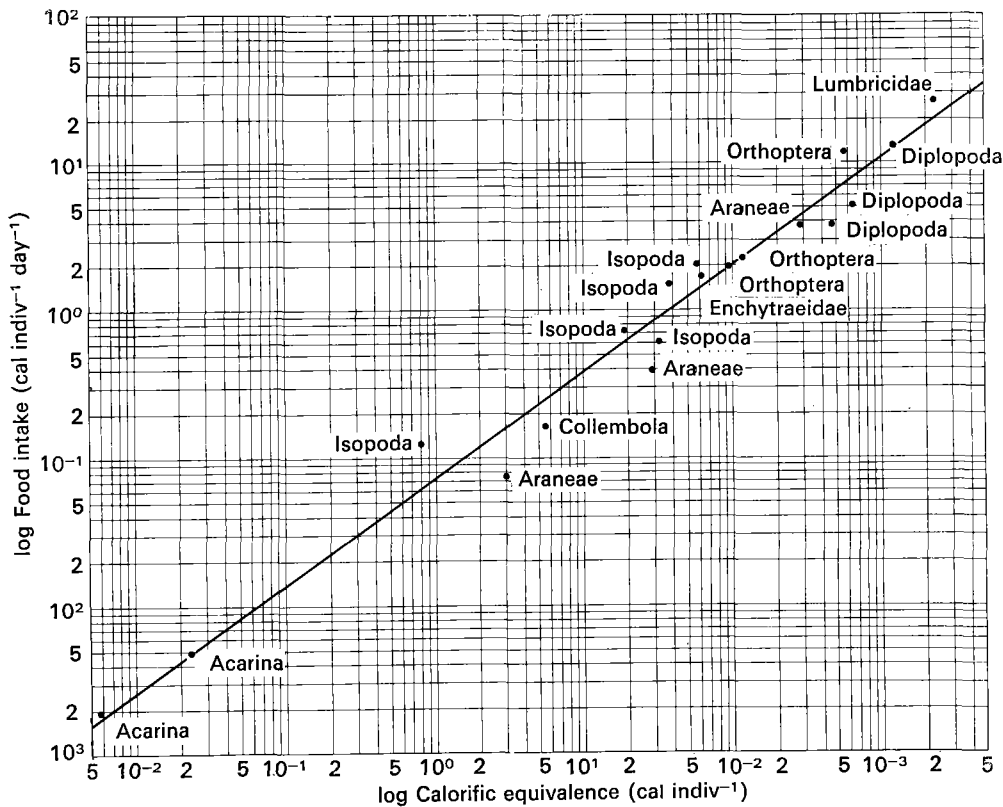


FIG. 3. The energy balance of detritus-feeding invertebrates and their predators is expressed as a logarithmic function of food energy ingested necessary to maintain the organism's energy pool. Sources of data after: Acarina, Engelmann 1961, Kowal 1969; Isopoda, Philipson 1967, Reichle 1967, Araneae, Moulder, Reichle and Auerbach 1969; Collembola, Jensen and Reichle, unpublished data; Enchytraeidae, O'Connor 1967; Lumbricidae, Satchell 1967; Orthoptera, Reichle 1968; and Diplopoda, Reichle 1968. Calorific contents of food and animals, unless given in the preceding papers, were taken from Tables 4 and 5.

energy and or other food constituents. These estimates are obtained from the equation:

$$t_{\max} = \frac{1}{\lambda_c - \lambda_f} \ln \frac{\lambda_c}{\lambda_f}$$

where λ_c and λ_f are the rate coefficients for consumer and food, respectively. From estimates of turnover coefficients, λ , it is also possible to proceed to sophisticated estimates of food consumption rates and assimilation efficiencies of food constituents (e.g., Crossley, 1966; Reichle, 1967; Reichle, 1969). These techniques are sufficiently well developed in the existing literature.

ENERGY DYNAMICS

In the trophic schema of the forest decomposer community (Fig. 1), three major "energy states" are apparent: (a) the temporary storage of chemical energy in the biomass of producer and consumer organisms, (b) energy losses from each trophic level due to respiratory heat exchange, and (c) energy transferred between trophic levels in the feeding process. It is obvious that food chain relationships in natural forested ecosystems can be exceedingly complex. As a matter of practical necessity we need to adopt the hypothesis that *fundamental mechanisms underlie and govern system performance*. Ecologists must, therefore, strive to emphasize the general rule and eliminate the shroud of unique samples.

Let us examine our predictive capability for estimating food energy intake for the entire range of decomposer animals occurring in forest litter and soil (Fig. 3). The energy balance of invertebrates is expressed here as a logarithmic function of food energy ingested to maintain this energy pool. The basic tenet of this model is that a given energy intake is required to maintain the integrity of a certain amount of potential energy in biomass. Calories consumed per individual per day are significantly correlated ($P < 0.001$) across this broad range of organisms representing several trophic levels and including Acarina, Annelida, Araneae, Collembola, Diplopoda, Isopoda and Orthoptera. A least squares linear regression equation of the form

$$Y = aX^b \text{ or } (\log Y = \log a + b \log X),$$

where $Y = \text{cal day}^{-1}$ and $X = \text{cal individual}^{-1}$, yields the following values: $a = 0.071$ and $b = 0.725$. Thus energy intake closely follows the body surface/volume relationship for food intake ($b = 0.67$) first postulated by Van der Drift (1950). Deviations from the regression model may be attributed to differences in the efficiency of energy assimilation. As more data become available for species differences in digestive assimilation of different types of food, even more precise relationships probably can be developed.

A second energy attribute which is exceedingly important in the energy balance of the ecosystem, and which also is laborious to measure for every species component, is the respiratory heat loss. Respiration

rates are commonly measured as units of oxygen utilized, directly convertible to calories using the caloric equivalents of 0.0049 to 0.005 cal/ $\mu\text{l O}_2$. It has long been recognized that a general relationship exists between body size and metabolic rate for specific groups or organisms, but seldom has this relation been applied to decomposer invertebrates (Reichle 1968). In Table 3 are summarized the data obtained in a recent literature review, limited by the constraint that each group required sufficient data points for regression analysis. A power function equation of the form $Y = aX^b$ was fitted to the data by the method of least squares; the b values (slope) for the various groups showed reasonably good agreement, with a range from 0.53 to 0.92. These results are suggestive of a rather uniform efficiency governing the metabolism of different-sized species.

The correlation between maintenance metabolism ($\mu\text{l O}_2 \text{ hr}^{-1}$) and body size for decomposer invertebrates from all trophic levels is shown in Fig. 4. In addition

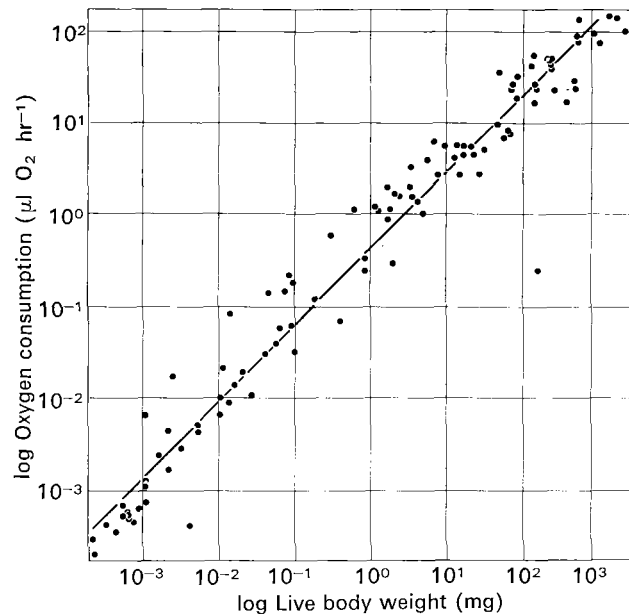


FIG. 4. The correlation between maintenance metabolism ($\mu\text{l O}_2 \text{ hr}^{-1}$) of decomposer invertebrates from all trophic levels and body size. Sources of data after: Nematoda, Nielsen 1949; Pulmonata, Edwards, Reichle and Crossley 1970; Enchytraeidae, Nielsen 1961; Lumbricidae, Satchell 1967; Isopoda, Reichle 1967, Phillipson and Watson 1965, Saito 1965; Diplopoda, Reichle 1968; Chilopoda, O'Neill 1970; Scorpionida, Desco-Derout 1964, Phalangida, Phillipson 1962; Araneae, Moulder, Reichle and Auerbach 1969, Bornebusch 1930; Acarina, Engelmann 1961, Berthet 1963, 1967; Collembola, Bornebusch 1930, Healey 1967a, 1967b, Jensen and Reichle, unpublished data; Orthoptera, Reichle 1968, Van Hook 1970; Isoptera, Reichle 1968; Coleoptera, Bornebusch 1930, Engelmann 1961, Reichle 1968; Diptera, Bornebusch 1930; Formicidae, Engelmann 1961. All measurements either made at 15°C or adjusted to that temperature using a Q_{10} of 2.

to the data from Table 2, single point measures for a great variety of different invertebrate groups were included (107 values from four phyla: Nematoda, Mollusca, Annelida and Arthropoda) with each value representing a distinct taxonomic subgrouping. A least squares linear regression ($P < 0.0001$) of the form $Y = aX^b$, where $Y = \mu\text{l O}_2 \text{ hr}^{-1}$ and $X = \text{mg live body weight}$, yields the following values: $a = 0.339$ and $b = 0.808$. Respiration clearly follows a function approximating the surface/volume relationship—long recognized for vertebrates but only recently applied to invertebrates. Although minor deviations from the model may occur due to the influence on respiration of age, sex, season and diurnal periodism, the predictive capability for average metabolic rates over a great range of size classes and food habits is excellent. Certain extrinsic variables such as periodism may be minimized in ecosystem operations (e.g., the number of days and nights in a given season are equal); the influence of other modifying factors such as temperature (Table 3) will need to be described. In the case of temperature, often the dominant abiotic variable, a Q_{10} of ~ 2 predominates for respiration rates over a broad range of environmental temperature régimes (Table 3). Such functional relationships can be used to estimate energetic parameters under varying environmental conditions.

ENERGY EQUIVALENTS

To complete the energy budget of a population, and to translate estimates of food energy intake to impact upon the preceding trophic level, it is necessary to know the calorific equivalence of the materials involved. Although infrequent attempts have been made to summarize the existing data on energy contents of decomposer invertebrates and their living and dead food bases, data have not been sufficient to permit synthesis and coherent generalization. In recent years, a broadly representative set of calorific values for invertebrates (Table 5) and litter and soil organic matter (Table 4) has become available. Attention now needs to be directed towards interpreting these data so that they might be accurately extrapolated to other ecosystem studies where biomass data exist but calorific values are unobtainable.

Virtually no information has been tabulated for the energy content of detritus in its various stages of decomposition (Table 4). The various litter horizons on the forest floor (representing several successive years' leaf fall) show consistent energy contents when the values are corrected for discrepancies in ash content due to mixing with mineral soil. When expressed as cal g^{-1} ash-free dry weight, surface leaf litter (including associate microbial populations) averages $4,870 \pm 45$

TABLE 2. Respiration rate power function regression equations for various groups of soil and litter invertebrates. Equations are of the form $Y = aX^b$ ($\log Y = \log a + b \log X$), where Y is oxygen consumption in $\mu\text{l O}_2 \text{ hr}^{-1}$ and X is the appropriate unit of weight. Values for taxa marked with an asterisk were calculated from the author's data

Group	Temperature -C	Weight units	a	b	Authority
* Nematoda	16	μg	219.5	0.82	Nielsen 1949
* Lumbricidae	15	mg	0.63	0.67	Satchell 1967
* Isopoda	16	mg	1.08	0.54	Phillipson and Watson 1965, Reichle 1968, Saito 1965
				0.63-0.82	Will 1952
* Phalangida	16	mg	1.26	0.87	Phillipson 1962
Acarina	15	μg	14.13	0.70	Berthet 1967
	25	μg	2.75	0.85	Engelmann 1961
Araneae	15	mg	0.20	0.92	Moulder, Reichle and Auerbach 1969
* Collembola	13-15	mg	0.49	0.89	Healey 1967, Bornebusch 1930, Jensen and Reichle unpublished data
* Diplopoda	15	mg	0.74	0.53	Reichle 1968
* Coleoptera	13-15	mg	0.85	0.60	Engelmann 1961, Reichle 1968, Bornebusch 1930
* Diptera	13	mg	0.49	0.81	Bornebusch 1930

Note: Calculated regressions were based upon values measured at or near 15°C; otherwise, data usually were adjusted to 15°C using a Q_{10} of 2 before regression analysis.

TABLE 3. The temperature relation for respiration is generally expressed as a Q_{10} (i.e., the factor by which the rate increases or decreases for each 10°C change in temperature). This relation is necessary for relating laboratory-determined respiration rates to changing temperature régimes of animals in their natural habitats. Listed below are the Q_{10} values reported for the major groups of soil and litter invertebrates. Values followed by an asterisk were calculated from the author's data

Group	Temperature range ($^{\circ}\text{C}$)	Q_{10}	Authority
Pulmonata	15–30	1.4 *	Mishima and Odum 1963
Enchytraeidae	5–25	1.7 *	O'Connor 1967
Isopoda	8–20	2.1–2.6	Wieser 1965
	15–25	~ 2	Saito 1965
	15–30	1.78–2.0 ¹	Reichle 1967
Diplopoda	10–25	2 ¹	Reichle and Crossley 1965
Scorpionida	10–40	1.96–2.24	Hadley and Hill 1969
Acarina	0–15	2.57–4.84	Berthet 1963
Collembola	8–18	1.9–2.7	Zinkler 1966
Orthoptera	10–25	2.39 ¹	Van Hook 1970

1. Values not statistically different ($P < 0.01$) from 2.

TABLE 4. Calorific contents of potential food sources for decomposer invertebrates of forest litter and soil horizons. All values, except those for woody materials, are from a mesic woodland dominated by *Liriodendron* and with a mull soil. October sampling

Type of organic material	cal g^{-1} ash-free dry wt.	Authority
Litter (leaves and small twigs)		
L horizon	4 865	Reichle, unpublished data
F ₁ horizon	4 853	Reichle, unpublished data
F ₂ horizon	4 773	Reichle, unpublished data
H horizon	4 989	Reichle, unpublished data
Particulate soil organic matter		
0–10 cm depth	3 318	Malone and Swartout 1969
10–20 cm depth	2 704	Malone and Swartout 1969
20–30 cm depth	2 251	Malone and Swartout 1969
Woody materials		
large roots	4 880	Gorham and Sanger 1967
small roots	5 290	Gorham and Sanger 1967
bark	5 210	Gorham and Sanger 1967
Fungus Mycelia	4 808	Jensen and Reichle, unpublished data

cal g^{-1} . Woody materials, including both surface litter and roots, averages $5,127 \pm 125$ cal g^{-1} ash-free dry weight. During humification and incorporation of these organic materials within the mineral soil, there is a decrease in their chemical energy content. Particulate soil organic matter averages $2,758 \pm 309$ cal g^{-1} ash-free dry weight, with a progressive reduction in calorific value with greater depth in the soil horizon.

Edwards, Reichle and Crossley (1970) summarized the calorific data for arthropods, predominantly soil and litter-inhabiting species, and found the average for 14 different species to be $5,788$ cal g^{-1} ash-free dry weight. Previously, calorific data customarily had been expressed on a dry-weight basis, but these authors have shown for both energy and mineral content that much variability is introduced into these summaries due to innate species difference in ash content, i.e., related to the varying degrees of exoskeleton development. If variation in ash content is eliminated, reasonably consistent calorific values are obtained for decomposer invertebrates. The average of 15 species in Table 5 is $5,777$ cal g^{-1} ash-free dry weight with a standard error of the mean of only ± 66 cal g^{-1} . Clearly, this error is well within the range of sampling and weighing error associated with most biomass determinations. The mean value of $5,777$ cal g^{-1} appears as a reasonable approximation of the energy content of invertebrates for use in ecosystem summarizations, although individual species energy budgets may still be subject to errors due to age, season and sex variations in calorific equivalents.

NUTRIENT RELATIONSHIPS

Energy is seldom a limiting factor in the food chain dynamics of terrestrial ecosystems. Although energy is the driving force for the systems, the availability of nutrient elements often affects the rates at which system processes occur. Within the limits of ecosystem stability, it is not economical for animals to compensate for dietary deficiencies by consuming excessive quantities of food, and organisms have adapted to their environment by developing food preferences and/or physiological mechanisms to conserve vital elements and specific chemical constituents. This phenomenon is evident in the rates of biological decomposition of different leaf species, e.g., Fig. 5 where the dominant variable is the nitrogen content (expressed as C/N ratio) of freshly fallen litter. Not only does there appear to be a predilection by decomposers for leaves with higher nitrogen contents, but the annual rate of leaf breakdown also can be approximated from chemical composition (provided other extrinsic variables such as site exposure and climate are comparable between species). The linear regression equation describing these data is

$$Y = 113.2 - 1.75X,$$

TABLE 5. Whole-body calorific contents of common groups of soil and litter invertebrates. When calorific values are expressed on a unit ash-free dry weight basis, discrepancies due to variable ash contents disappear and quite similar values are obtained for many diverse groups. Ash weights are after Reichle, Shanks and Crossley, 1969

Group	cal g ⁻¹ ash-free dry wt.	Ash percentage	Authority
Annelida			
Lumbricidae	5 745	23.0 ¹	French, Liscinsky and Miller 1957
Mollusca			
Pulmonata	5 970	22.8	O'Neill 1969
Arthropoda			
Isopoda	6 123	45.2	Reichle 1967
Diplopoda	5 453	54.9	Edwards, Reichle and Crossley 1970
Chilopoda	5 344	7.2	O'Neill 1970
Phalangida	5 732	6.9	Edwards, Reichle and Crossley 1970
Acarina	5 808	—	Slobodkin and Richman, 1961
Araneae	5 794	3.8	Moulder, Reichle and Auerbach 1969
Collembola	6 063	8.7	Moulder <i>et al.</i> 1969
	5 624	—	Jensen and Reichle, unpublished data
Orthoptera	5 722	4.0	Moulder <i>et al.</i> 1969
	5 896	5.7	Moulder <i>et al.</i> 1969
Coleoptera	5 672	3.2	Edwards, Reichle and Auerbach 1970
Diptera (larvae)	5 464	—	Slobodkin 1962
Hymenoptera	6 247	2.8	Edwards, Reichle and Crossley 1970

1. Ash percentage includes gut contents.

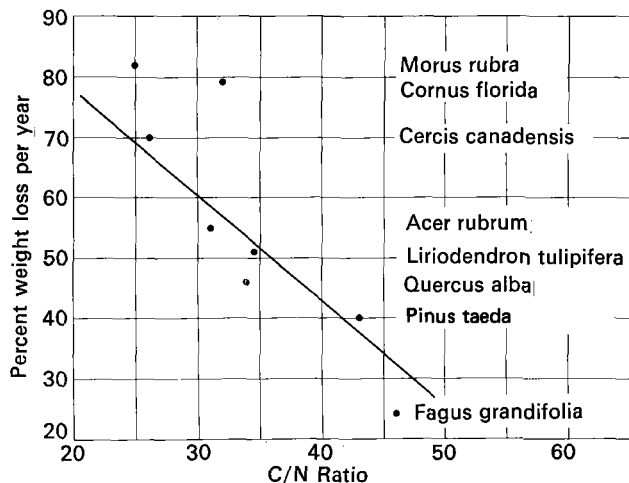


FIG. 5. The relationship between the rate of litter decomposition and its chemical composition is shown for the leaves of eight tree species on comparable mull soils in east Tennessee (United States). Percentage annual weight loss is linearly correlated ($P < 0.05$) with the carbon/nitrogen ratio of freshly fallen litter. Leaves with lower C/N ratios (greater nitrogen content) decompose most rapidly. Sources of data after: Auerbach *et al.* 1969, Witkamp 1966, Thomas 1969, Shanks and Olson 1961, Voigt 1965, and Lutz and Chandler 1966. Unless reported, C/N ratios were calculated from N values of leaves and C content approximated by the conventional "van Bemmelens factor".

where Y = percentage weight loss per year and X = the C/N ratio. The regression is significant ($P < 0.05$) with 50 per cent of the variability in Y (weight loss) accounted for by X (C/N ratio) alone. Much data of this kind in the literature cannot at present be utilized; research needs to concentrate on developing comparable sets of data for many different species with many different variables and parameters measured. Then, multiple correlation techniques can be employed to identify the important variables of the relationship.

The forest floor arthropod population is a complex assemblage of species supported primarily by detritus derived from the natural turnover of organic materials in the ecosystem. As decomposers, these saprophagous organisms play an important role in the breakdown of organic substances and the subsequent release and recycling of nutrients. Trophic activities of detritus-feeding arthropods and their predators are intimately involved in the distribution and transfer of nutrients during the decomposition process. Information on the chemical composition of species is required to identify and describe the trophic level distribution and movement of elements in food chains.

Reichle, Shanks and Crossley (1969) reported the mineral composition (Ca, Na, and K) of 37 invertebrates from a *Liriodendron* forest ecosystem. These data are summarized in Table 6. Comparisons among taxa of whole-body elemental concentrations based on either

TABLE 6. Whole-body chemical composition of calcium, potassium and sodium in forest floor invertebrates. Comparisons among groups based dry or ash weights are difficult to interpret because of variations in ash content. Therefore, results are expressed as milligrams of element per gramme ash-free dry weight. To convert values from mg/g (ppt) to percentage multiply by 10^{-1} . Ash weights based upon 16 hr at 450°C. Data after Reichle, Shanks and Crossley, 1969

Group	Element (mg)/g ash-free dry weight		
	Calcium (Ca)	Potassium (K)	Sodium (Na)
Pulmonata (flesh)	16.7	4.2	2.2
Arthropoda			
Isopoda	109	9.4	5.1
Diplopoda	103-546	3.2-14.8	1.4-6.0
Chilopoda	0.6	7.1	9.2
Scorpionida	2.3	0.2	7.0
Phalangida	7.2	7.6	5.7
Araneae	2.1	7.2	7.3
Thysanura	4.6	—	4.3
Orthoptera	2.1-4.3	2.4-4.6	5.7-7.1
Hemiptera	0.7-1.8	4.7	1.9-2.3
Coleoptera	0.3-2.5	0.9-6.5	2.7-5.9
Lepidoptera (larva)	4.7	50.0	9.2
Diptera	2.0	1.2	5.4
Hymenoptera	0.7-2.4	1.8-9.4	2.8-3.6

dry or ash weights are difficult to interpret, because of variations in ash content. Therefore, the results are expressed as mg element per g ash-free dry weight. Diplopoda average 327 mg Ca/g ash-free wt; all other arthropods average 1.89 (median = 1.6). Mean sodium concentration is 4.6 mg/g ash-free wt, with a symmetrical distribution of individual species values (median = 4.3). Distribution concentrations gives a mean value of 6.2 and a median of 4.2 mg K/g ash-free dry wt. The potassium frequency curve was positively skewed because of a few relatively high values for several diplopod species. Little attention has been given to the trophic dynamic aspects of nutrients in food chains and their contribution to nutrient cycling in the ecosystem. Additional information will be required on variables affecting elemental concentration and turnover, e.g., species, physiology and season (Vannier, personal communication), before detailed interpretation at the ecosystem level of complexity is possible.

The food chain kinetics and distribution of elements in trophic levels are dependent on a number of environmental and biological factors, e.g., geochemical characteristics of the ecosystem, dietary levels of nutrients in food bases, and the physiological requirements of consumer organisms. Data are limited on the changes in concentration of elements through invertebrate food chains (Table 7), because comparable data

for the same ecosystems are necessary to construct such interdependent relationships. The data in Table 7 are presented as concentration factors (ratio of element level in consumer to element level in food-chain base) for each trophic level, with base values normalized to 1.0. Calcium and cobalt exhibit the greatest reduction in whole-body concentration—a factor of 0.1 to 0.5 for second-order consumers and predators, although these data do not include invertebrates with calcified exoskeletons, i.e., millipedes. Once potassium enters the food chain, it also tends to decrease in whole-body concentration through successive trophic exchanges, although it never falls below levels in the original plant food base. Sodium, phosphorus and nitrogen show a marked concentration in the food chain by factors ranging 10 to 27-fold. Absolute values of elemental concentration factors are relative to attributes of the ecosystem in question, and are dependent upon both the physiological requirements of the organisms involved and the “availability” of nutrients in the ecosystem. Therefore, concentration factors may (in some instances) illustrate those elements which must be accumulated to meet biological demands and, thusly, those elements which may be limiting for that particular system.

ECOLOGICAL EFFICIENCIES

While it is one considerable task to develop predictive functions for energy inputs and losses for distinct species populations, as has been illustrated in the preceding sections, it is even a more challenging accomplishment to synthesize functional relationships for entire trophic levels. This end must be our goal. The ability to characterize the response of one trophic level based upon preceding or succeeding trophic levels, enables the ecologist to acquire predictive capability in evaluating ecosystem performance. Table 8 summarizes the ecological efficiencies for energy flow through both species populations and trophic levels of the invertebrate communities, and illustrates those areas where future research efforts need to be concentrated.

TABLE 7. Concentration factors of several important nutrient elements from plant leaves through three invertebrate trophic levels. Concentration factors were derived from element contents (mg element per g dry wt) by setting plant values at unity. Data after Reichle, Shanks and Crossley 1969, and Reichle, Dunaway and Nelson 1969; nitrogen value estimated from Satchell 1967

Trophic level	Ca	K	Na	Co	P	N
Plant leaves	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Saprovore	0.1	3.5	17	—	11	10
Herbivore	0.1	3.0	21	0.4	17	—
Predator	0.1	2.0	27	0.5	18	—

TABLE 8. Common ecological efficiency quotients (after Kozlovsky 1968) used to describe various parameters for energy flow through species-populations and between trophic levels. All ratios are based upon calories. Sources of data after: Williams and Reichle (1968), Odum and Smalley (1959), Hubbell, Sikora and Paris (1965), Reichle (1967), Bocoek (1963), Phillipson (1960, 1967), Moulder, Reichle and Auerbach (1969), Wiegert (1964, 1965), Gere (1956), Smalley (1960), Saito (1965), Engelmann (1961, 1966) Nielsen (1961), Teal (1962), McNab (1963), Kitazawa (1967)

	Assimilation efficiency $\frac{\text{assimilation at } n}{\text{ingestion at } n}$	Ecological growth efficiency $\frac{\text{net production at } n}{\text{ingestion at } n}$	Tissue growth efficiency $\frac{\text{net production at } n}{\text{assimilation at } n}$	Respiratory coefficient $\frac{\text{respiration at } n}{\text{net production at } n}$
	A_n/I_n	NP_n/I_n	NP_n/A_n	R_n/NP_n
Saprovore	0.10–0.20	0.05–0.08	0.17–0.18	3.7–4.6
Herbivore	0.36–0.78	0.08–0.27	0.25–0.37	2.16–3.06
Predator	0.47–0.92	0.34	0.37	1.70–4.18

	Ecological efficiency $\frac{\text{ingestion at } n}{\text{ingestion at } n-1}$	Trophic level assimilation efficiency $\frac{\text{assimilation at } n}{\text{assimilation at } n-1}$	Trophic level production efficiency $\frac{\text{assimilation at } n}{\text{net production at } n-1}$
	I_n/I_{n-1}	A_n/A_{n-1}	A_n/NP_{n-1}
Saprovore			0.11–0.17
Herbivore			0.02–0.07
Predator	~ 0.07		0.02

Efficiency ratios are presented for saprovores, herbivores and predators. The first four columns describe energy flow through species populations; n in the ratio denotes that the values in the numerator and the denominator are for the same trophic level. The *assimilation ratio* indicates how effectively the organisms extract food energy in the digestive process—a progressive increase in efficiency with higher trophic position is evident. Herbivores are able to remove relatively more food energy from living vegetation than saprovores can from detritus; predators find an even more digestible energy source in prey organisms. Similarly, the next two ratios which relate the net production of biomass to ingestion and assimilation, respectively, illustrate consistent trends. *Ecological growth efficiency* increases with higher trophic position because of greater assimilation efficiency. The *tissue growth efficiency*, which is independent of ingestion, is quite constant between saprovore, herbivore and predator. This indicates that a fundamental mechanism may govern what proportion of energy intake is available for tissue production regardless of what trophic position the organism occupies. The *respiratory coefficient* shows no definable trends between trophic levels, except that predators may tend to have lower average values — perhaps indicating that predators may expend a greater proportion of their total energy budget in locating and capturing prey.

All these data indicate that pattern is beginning to

unfold from energy balance models, and that reasonably consistent relationships can be constructed to describe input and output parameters for *populations*. However, none of these first four ratios relate what occurs at one trophic level to any other trophic levels, e.g., the *trophic level production efficiency* where $n-1$ in the ratio denotes the previous trophic level. The efficiency of production between trophic levels ranges between 2 and 17 per cent, with the reduction at progressively higher trophic levels reflecting the Eltonian Pyramid. Such a ratio enables prediction of the secondary production of consumers in an ecosystem (under normal population limits), if energy fixation at the previous trophic level (green plants) is known. Virtually no data are available for the *ecological efficiency* and the *trophic level assimilation efficiency*. This void reflects two problems: (a) the physical limitations on procuring environmental data for entire trophic levels, and (b) the computational problems encountered in attempts to process these large quantities of data. Future study groups of the International Biological Programme will need to examine the most expedient means of acquiring these most important sets of ecosystem data.

POSTSCRIPT

One of the ultimate objectives of the International Biological Programme is the understanding of the

processes and components of ecosystems—i.e., analysis of function and structure. Analysis of forested ecosystems, or any other ecosystem type, will require a *holistic attitude* on the part of disciplinary-oriented researchers. Not only do we need greater knowledge of the detailed components of ecosystems, but we also need to know how these components contribute toward the integrity of the ecosystem. Only with this scientific base can man wisely and efficiently utilize the productivity of the natural landscape.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am indebted to my colleagues in the Ecological Sciences Division for provocative discussions on ecosystem analysis—particularly those members of our IBP research teams and my associates in the Entomology Group who have contributed to some of these examples. I thank Mary P. Hoglund for her diligence in assembling the literature cited. Financial assistance from the Belgian Government and the International Biological Programme (PT Section) made possible the presentation of this paper.

Résumé

Énergie et métabolisme des éléments biogènes des invertébrés du sol et de la litière (D.E. Reichle)

La littérature sur les populations de décomposeurs des sols forestiers est prolifique, mais on note très peu de tentatives de construire un système de relations interspécifiques en ce qui concerne l'énergie et le métabolisme des éléments biogènes, système qui comporterait les données suivantes:

1. Intervalles de temps dans le transport des matériaux par une chaîne trophique;
2. Ingestion calorifique en fonction du contenu calorifique du consommateur;
3. Vitesse de respiration en fonction des dimensions du corps;
4. Valeurs calorifiques et concentration des éléments nutritifs dans les consommateurs et leur nourriture;
5. Efficacité des niveaux trophiques.

Cependant, ces relations fonctionnelles peuvent être traduites, pour un certain degré d'interprétation, à partir d'informations beaucoup plus nombreuses qu'on possède sur la structure des populations.

Les niveaux trophiques ne sont pas faciles à fixer tant sont nombreuses les façons de s'alimenter dans la population des décomposeurs; un aperçu en est donné à la figure 1, et le tableau 1 rassemble ce qu'on connaît de l'appartenance de tel ou tel groupe systématique à tel ou tel niveau. Une méthode où la litière est marquée au césium 137 a été mise au point à Oak Ridge pour déterminer les préférences alimentaires de divers groupes et la chaîne trophique qu'ils forment (fig. 2).

L'énergie calorifique ingérée doit permettre la maintenance d'un certain potentiel énergétique de la biomasse de l'individu; une bonne corrélation entre la nourriture ingérée et la biomasse des individus, exprimée en calories, existe en effet (fig. 3).

La vitesse respiratoire (en unités de O_2 utilisées), en fonction du poids de l'animal, donne lieu à une équation de régression du type $Y = Ax^b$, dont les cons-

tantes sont données au tableau 2 pour les divers groupes d'invertébrés; l'action de la température représentée par son Q_{10} commence à être connue et est donnée au tableau 3 pour divers groupes.

La corrélation entre le métabolisme respiratoire de maintenance et les dimensions du corps de décomposeurs invertébrés appartenant à tous les niveaux trophiques est bonne et représentée à la figure 4.

D'un autre côté, il est nécessaire de connaître l'équivalence calorifique des matériaux en jeu; on possède aujourd'hui un grand nombre de données qui sont rassemblées au tableau 4 en ce qui concerne la litière, et au tableau 5 en ce qui concerne les invertébrés du sol.

Bien que force motrice, l'énergie est rarement un facteur limitant dans la dynamique des chaînes trophiques des écosystèmes terrestres. La disponibilité de bioéléments affecte par contre souvent la vitesse à laquelle les processus se développent dans l'écosystème. Les organismes ont développé des préférences alimentaires, qui se marquent dans les différences de vitesse de décomposition des diverses espèces de feuilles constituant la litière, dont la variable dominante est le rapport C/N.

Le transfert des éléments biogènes de la litière aux consommateurs peut être déduit de la composition minérale de ces derniers. Le tableau 6 donne cette composition pour 37 invertébrés d'une forêt de *Liriodendron* près d'Oak Ridge; on voit, par exemple, que les isopodes et les diplopodes sont des accumulateurs de calcium. Les changements de concentration (facteurs de concentration, le long de la chaîne trophique, feuilles → saprovores ou herbivores → prédateurs, sont donnés tableau 7. On voit que Na, P et N peuvent se concentrer au long de la chaîne selon des facteurs allant de 10 à 27.

Les divers types d'efficacité écologique entre niveaux trophiques différents (selon Kozlovsky) formant un flux d'énergie ont été calculés et sont représentés

tableau 8, qui illustre un domaine où les efforts futurs des chercheurs devront se concentrer.

L'auteur insiste sur l'attitude *holistique* qui doit caractériser ceux qui étudient l'écosystème; le sacrifice de certains détails (comme l'inventaire de populations

jusqu'à l'espèce) doit être compensé par la capacité de prédiction (*predictive capability*), concept bien connu dans les autres disciplines scientifiques, mais généralement peu familier aux écologistes.

Bibliography / Bibliographie

- AUERBACH, S. I. *et al.* 1969. Progress in terrestrial and freshwater ecology. *Health Physics Division Annual Progress Report*, oak Ridge, Tenn., Oak Ridge National Laboratory (ORNL-4446).
- BERTHET, P. 1963. Mesure de la consommation d'oxygène des Oribatides (Acarions) de la litière des forêts. In: J. Doeksen, and J. Van der Drift (eds.), *Soil organisms*, p. 18, 31. Amsterdam, North-Holland.
- . 1967. The metabolic activity of Oribatid mites (Acarina) in different forest floors, p. 709-25. In: K. Petruszewicz (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Warsaw, Panstowe Wydawnictwo Nauk.
- BOCOCK, K. L. 1963. The digestion and assimilation of food by Glomeris. In: J. Doeksen, and J. Van der Drift (eds.), *Soil organisms*, p. 85-91. Amsterdam, North-Holland.
- BORNEBUSCH, C. H. 1930. The fauna of forest soil. *Forstl. Forsøksv. Danm.*, vol. II, p. 1-224.
- BORROR, D. J.; DELONG, D. M. 1964. *An introduction to the study of insects*. Revised edition. New York, Holt, Rinehart & Winston.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. 1958. *Spiders, scorpions, centipedes and mites*. London, Pergamon Press.
- CROSSLEY, D. A., Jr. 1966. Radioisotope measurement of food consumption by a leaf beetle species, *Chrysomela knabi* Brown. *Ecology*, vol. 47, no. 1, p. 1-8.
- ; REICHLÉ, D. E. 1969. Analysis of transient behavior of radioisotopes in insect food chains. *Bioscience*, vol. 19, no. 4, p. 341-3.
- DRESCO-DEROUET, P. L. 1961. Le métabolisme respiratoire des scorpions. I. Existence d'un rythme nyctéméral de la consommation d'oxygène. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris*, vol. 32, p. 553-7.
- DRIFT, J. Van der. 1950. Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Ent.*, vol. 94, p. 1-168.
- EASON, E. H. 1964. *Centipedes of the British Isles*. London, Frederick Warne.
- EDWARDS, C. A.; REICHLÉ, D. E.; CROSSLEY, D. A., Jr. 1970. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In: D. E. Reichle, (ed.), *Analysis of an ecosystem. The temperate deciduous forest*. Berlin, Heidelberg, New York, Springer.
- ENGELMANN, M. D. 1961. The role of soil arthropods in the energetics of an old field community. *Ecol. Monogr.*, vol. 31, no. 3, p. 221-38.
- . 1966. Energetics, terrestrial field studies and animal productivity. In: J. B. Cragg, (ed.), *Adv. ecol. Res.* p. 73-115, New York, Academic Press.
- FRENCH, C. E.; LISCINSKY, S. A.; MILLER, D. R. 1957. Nutrient composition of earthworms. *J. Wildlife Mgmt.*, vol. 21, p. 348.
- GERE, G. 1956. The examination of the feeding biology and humificative function of Diplopoda and Isopoda. *Acta Biol. Acad. Sci., Hungaria*, vol. 6, p. 257-71.
- GORHAM, E.; SANGER, J. 1967. Caloric values of organic matter in woodland, swamp, and lake soils. *Ecology*, vol. 48, no. 3, p. 492-4.
- HADLEY, N. F.; HILL, R. D. 1969. Oxygen consumption of the scorpion *centruroides sculpturatus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, vol. 29, p. 217-26. London, Pergamon Press.
- HEALEY, I. N. 1967a. The population metabolism of *Onychiurus procampatus* gisin (Collembola). In: O. Graff, and J. W. Satchell (eds.), *Progress in soil biology*, p. 127-37. Braunschweig, Vieweg; Amsterdam, North-Holland.
- . 1967b. The energy flow through a population of soil Collembola. In: K. Petruszewicz (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, p. 695-708. Warsaw, Panstowe Wydawnictwo Nauk.
- HUBBELL, S. P.; SIKORA, A.; PARIS, O. H. 1965. Radiotracer, gravimetric and colorimetric studies of ingestion and assimilation rates of an isopod. *Health physics*, vol. 11, p. 1485-501.
- JENSEN, P.; REICHLÉ, D. E. Unpublished data.
- KITAZAWA, Y. 1967. Community metabolism of soil invertebrates in forest ecosystems in Japan. In: K. Petruszewicz (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, p. 649-61. Warsaw, Panstowe Wydawnictwo Nauk.
- KOWAL, N. E. 1969. Ingestion rate of a Pine-Mor Oribatid Mite. *Amer. Midl. Nat.*, vol. 81, no. 2 p. 595-8.
- KOZLOVSKY, D. G. 1968. A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological efficiencies. *Ecology*, vol. 49, no. 1, p. 48-60.
- LUTZ, H. J.; CHANDLER, R. F., Jr. 1966. *Forest soils*. New York, Wiley.
- MALONE, C. R.; SWARTOUT, M. B. 1969. Size, mass, and caloric content of particulate organic matter in old field and forest soils. *Ecology*, vol. 50, no. 3, p. 395-9.
- MAYNARD, E. A. 1951. *The Collembola of New York State*. Ithaca, New York, Comstock.
- MCBRAYER, J. F.; REICHLÉ, D. E.; AUERBACH, S. I. 1970. *Trophic level delineation of forest soil microinvertebrates*. Oak Ridge, Tenn., Oak Ridge National Laboratory. (ORNL-TM-2847.)
- MENAB, B. K. 1963. A model of the energy budget of a wild mouse. *Ecology*, vol. 44, p. 521-32.
- METCALF, C. L.; FLINT, W. P. 1939. *Destructive and useful insects*. New York, McGraw-Hill.
- MISHIMA, J.; ODUM, E. P. 1963. Excretion rate of Zn-65 by *Littorina irrorata* in relation to temperature and body size. *Limnol. Oceanogr.*, no. 8, p. 39-44.
- MOULDER, B. C.; REICHLÉ, D. E.; AUERBACH, S. I. 1969. *Significance of spider predation in the energy dynamics of forest floor Arthropod communities*. Oak Ridge, Tenn., Oak Ridge National Laboratory. (ORNL-4452.)

- NIELSEN, C. O. 1949. Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting Nematodes. *Nat. Juland.*, 131 p.
- . 1961. Respiratory metabolism of some populations of enchytraeid worms and freeliving Nematods. *Oikos*, vol. 12, no. 1, p. 17-35.
- O'CONNOR, F. B. 1967. The Enchytraeidae. In: A. Burges and F. Raw (eds.), *Soil biology*, p. 213-56. New York, Academic Press.
- ODUM, E. P.; SMALLEY, E. A. 1959. Comparison of population energy flow of herbivorous and a deposit-feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. *Proc. nat. Acad. Sci.*, Wash., vol. 45, p. 617-22.
- O'NEILL, R. V. Unpublished data.
- O'NEILL, R. V.; WIMAN, R. H.; DODSON, G. J. 1969. Energy dynamics of a terrestrial snail, *Mesodon thyroideus* Say. p. 110. In: S. I. Auerbach *et al.* (eds.), *Progress in terrestrial and freshwater ecology*. Health Physics Division Annual Progress Report. Oak Ridge, Tenn., Oak Ridge National Laboratory. (ORNL-4446.)
- . 1970. A stochastic model of energy flow in predator compartments of an ecosystem. In: G. P. Patil (ed.), *Proc. Int. Symp. Statis. Ecol.* University of Pennsylvania. (In press.)
- PARIS, O. H. 1965. Vagility of P-32 labeled isopods in grassland. *Ecology*, vol. 46, no. 5, p. 635-48.
- ; SKORA, A. 1965. Radiotracer demonstration of isopod herbivory. *Ecology*, vol. 46, no. 5, p. 729-34.
- PHILLIPSON, J. 1960. The food consumption of different instars of *Mitopus morio* (F.) (Phalangida) under natural conditions. *J. Anim. Ecol.*, vol. 29, p. 299-307.
- . 1962. Respirometry and the study of energy turnover in natural systems with particular reference to harvestspiders (Phalangida). *Oikos*, vol. 13, no. 2, p. 311-22.
- . 1967. Studies on the bioenergetics of woodland Diplopoda. In: K. Petruszewicz (ed.) *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, p. 679-85. Warsaw, Panstowe Wydawnictwo Nauk.
- ; WATSON, J. 1965. Respiratory metabolism of the terrestrial isopod *Oniscus asellus* L. *Oikos*, vol. 16, p. 78-87.
- REICHLER, D. E. 1967. Radioisotope turnover and energy flow in terrestrial Isopod populations. *Ecology*, vol. 48, no. 3, p. 351-66.
- . 1968. Relation of body size to food intake, oxygen consumption, and trace element metabolism in forest floor arthropods. *Ecology*, vol. 49, no. 3, p. 538-42.
- . 1969. Measurement of elemental assimilation by animals from radioisotope retention patterns. *Ecology*, vol. 50, no. 6, p. 1102-4.
- . Unpublished data.
- ; CROSSLEY, D. A., Jr. 1965. Radiocesium dispersion in a Cryptozoan food web. *Health Physics*, vol. 11, p. 1375-84. Oxford, Pergamon Press.
- ; DUNAWAY, P. B.; NELSON, D. J. 1969. Turnover and concentration of radionuclides in food chains. *Nuclear safety*, vol. 11, no. 1, p. 43-55.
- ; SHANKS, M. H.; CROSSLEY, D. A., Jr. 1969. Calcium, potassium, and sodium content of forest floor arthropods. *Ann. ent. Soc. Amer.*, vol. 62, no. 1, p. 57-62.
- SAITO, S. 1965. Structure and energetics of the population of *Ligidium japonicum* (Isopoda) in a warm temperate forest ecosystem. *Jap. J. Ecol.*, vol. 15, no. 2, p. 47-55.
- SATCHELL, J. E. 1967. Lumbricidae. In: A. Burges and F. Raw (eds.), *Soil biology*. New York, Academic Press.
- SHANKS, R. E.; OLSON, J. S. 1961. First-year breakdown of leaf litter in southern Appalachian forests. *Science*, vol. 134, no. 3473, p. 194-5.
- SLOBODKIN, L. B. 1962. Energy in animal ecology. *Adv. ecol. Res.*, vol. 1, p. 69-101. New York, Academic Press.
- SLOBODKIN, L. B.; RICHMAN, S. 1961. Calories/gm in species of animals. *Nature, Lond.*, vol. 191, p. 299.
- SMALLEY, A. E. 1960. Energy flow of a salt marsh grasshopper population. *Ecology*, vol. 41, p. 772-7.
- TEAL, J. M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology*, vol. 43, p. 614-24.
- THOMAS, W. A.; AUERBACH, S. I.; OLSON, J. S. 1969. *Accumulation and cycling of calcium by flowering dogwood trees*. Oak Ridge, Tenn. Oak Ridge National laboratory. (ORNL-TM-1910.)
- VAN HOOK, R. I., Jr.; REICHLER, D. E.; AUERBACH, S. I. 1970. *Energy and nutrient dynamics of predator and prey arthropod populations in a grassland ecosystem*. Oak Ridge, Tenn. Oak Ridge National Laboratory. (ORNL-4509.)
- VOICHT, G. K. 1965. Nitrogen recovery from decomposing tree leaf tissue and forest humus. *Soil sci.*, vol. 29, no. 6, p. 756-9.
- WHEELER, W. M. 1910. Ants, their structure, development and behavior. *Columbia Univ. Biol. Ser.* no. 9.
- WIEGERT, R. G. 1964. Population energetics of Meadow Spittlebugs (*Philaenus spumarius* L.) as affected by migration and habitat. *Ecol. Monogr.*, no. 34, p. 217-41.
- . 1965. Energy dynamics of the grasshopper populations in old field and alfalfa field ecosystems. *Oikos*, no. 16, p. 161-67.
- WIESER, W. Von. 1965. Untersuchungen über die Ernährung und den Gesamtstoffwechsel von *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda). *Pedobiologia*, no. 5, p. 304-31.
- WILL, A. 1952. Körpergrösse und O-2 Konsum bei Schaben und Asseln (Isopoden). *Z. vergl. Physiol.*, vol. 34, p. 20-5.
- WILLIAMS, E. C.; REICHLER, D. E. 1968. Radioactive tracers in the study of energy turnover by a grazing insect (*Chrysochus auratus* Fab.) *Oikos*, vol. 19, p. 10-18.
- WITKAMP, M. 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora, and microbial respiration. *Ecology*, vol. 47, no. 2, p. 194-201.
- ZINKLER, D. 1966. Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen und anderen Bodenkleinarthropoden. *Z. vergl. Physiol.*, vol. 52, p. 99-144.

Une nouvelle méthode pour l'estimation du bilan annuel de consommation d'oxygène des communautés édaphiques

P. Berthet
Laboratoire d'écologie animale,
Université catholique de Louvain (Belgique)

Bien souvent, la productivité secondaire des communautés édaphiques est estimée essentiellement sur la base de la mesure du bilan annuel de leur consommation d'oxygène.

La détermination de ce bilan nécessite la connaissance, par des mesures en laboratoire, des variations de l'activité respiratoire des animaux en fonction de différents facteurs (température, humidité, poids de l'animal, conditions physiologiques). Elle exige aussi la connaissance de la composition de la communauté aux différentes périodes de l'année.

Nous nous proposons d'envisager ici une nouvelle méthode, qui n'implique plus une analyse détaillée de la composition spécifique de la communauté et qui permette néanmoins d'estimer le bilan métabolique sur la base des variations dans le temps de la biomasse globale.

Au cours d'un travail antérieur (Berthet, 1963, 1964), nous avons mesuré, par microrespirométrie, la consommation en oxygène d'acariens oribates. Des mesures individuelles ont été faites à différentes températures sur de nombreux oribates adultes appartenant à seize espèces édaphiques. La relation générale établie au terme de cette étude permet de prédire de manière satisfaisante la consommation d'oxygène d'un individu en fonction de son poids et de la température à laquelle il est soumis.

Cette relation est:

$$Y = 18,059239 - 4872,59/T + 0,700 W \quad [1]$$

où $Y = \log_{10}$ de l' O_2 consommé en 10^{-3} μ l/jour,

$T =$ température absolue,

$W = \log_{10}$ du poids en μ g.

Sous une autre forme, cette relation peut s'écrire:

$$O_2 = 10^{18,059239 - 4872,59/T} P^{0,7} \quad [2]$$

où O_2 est la quantité d'oxygène (en 10^{-3} μ l) consommée par jour par un individu de poids P (en μ g). Pour un

individu donné, il apparaît donc que l'activité métabolique est une fonction de la température, du type

$$O_2 = P^{0.7} \Phi(T).$$

Pour une communauté examinée à un moment donné et composée de S espèces d'oribates adultes, la consommation journalière d'oxygène sera

$$O_2^* = \Phi(T) \sum_{i=1}^S n_i P_i^{0.7} \quad [3]$$

où n_i est le nombre d'individus de la i -ème espèce,

P_i est le poids d'un individu de la i -ème espèce.

Or, par définition, la biomasse de cette communauté à cet instant est

$$B = \sum n_i P_i.$$

Ainsi, dans l'expression [3], le terme $\sum n_i P_i^{0.7}$ peut être appelé biomasse pondérée (BP). Nous rejoignons ici une suggestion faite, il y a de nombreuses années déjà, par Van der Drift (1950), qui proposait de quantifier l'activité d'une population non par sa biomasse brute, mais par une biomasse calculée sur la base de la racine cubique du carré du poids des individus qui la compose.

Si, pour une communauté dans un site donné, on peut considérer que le rapport $R = \frac{BP}{B} = \frac{\sum n_i P_i^{0.7}}{\sum n_i P_i}$

est constant aux différentes saisons de l'année, la consommation journalière d'oxygène pourra être déterminée sur les seules bases de la température et de la biomasse puisque l'expression précédente devient

$$O_2^* = \Phi(T) R \sum n_i P_i. \quad [4]$$

Afin de vérifier l'hypothèse de la constance du rapport R , nous avons repris des observations et des résultats publiés par ailleurs (Berthet, 1963, 1964). Ils portent sur un recensement mensuel des oribates adultes effectué durant un an par Lebrun (1965) dans la couche de litière (couche de feuilles: L) et dans la couche d'humus (couche de fermentation: F + H) d'une chênaie. Connaissant la température qui a régné dans ce milieu aux différentes périodes de l'année, par application de l'expression [1] à chaque individu recensé, nous avons pu calculer la quantité d'oxygène consommée par la communauté aux différentes périodes de l'année et établir un bilan annuel de la consommation d'oxygène dans chacune des deux couches holorganiques de surface. Ces observations sont reprises aux tableaux 1 et 2. D'autre part, pour chaque relevé mensuel, nous avons calculé la biomasse et la biomasse pondérée de la communauté ainsi que le rapport BP/B . Il apparaît que ce rapport est remarquablement constant dans le temps. Pour la litière, la valeur moyenne \bar{R} de ce rapport est 0,242. Cette valeur peut être utilisée dans l'expres-

TABLEAU 1. Observations et calculs effectués sur une communauté d'oribates adultes de la litière d'une chênaie.

(1)	(2) J_t	(3) N_t	(4) t °C	(5) $\Phi(T_t)$	(6) $\sum n_i P_i$ $\times 10^3 \mu g$	(7) $\sum n_i P_i^{0.7}$ $\times 10^3$	(8) Rapport	(9) O_2 ml	(10) O_2 ml
F	27	1 714	3,63	2,87	80,2	18,6	0,232	1,45	1,50
M	34	2 100	6,96	4,65	75,1	19,0	0,253	3,01	2,87
A	34	3 361	11,38	8,65	153,7	38,8	0,252	11,44	10,94
M	32	4 648	11,27	8,52	276,2	65,6	0,238	17,96	18,22
J	27	3 353	15,45	15,09	173,4	43,4	0,250	17,89	17,09
J	31	3 593	15,54	15,27	194,2	47,1	0,242	22,44	22,42
A	31	3 331	16,30	16,91	161,7	38,9	0,241	20,49	20,51
S	30	2 742	15,40	14,99	124,3	32,6	0,262	14,70	13,52
O	32	3 075	10,44	7,59	170,5	40,6	0,283	9,91	10,02
N	26	1 151	4,61	3,31	76,0	17,1	0,225	1,91	1,58
D	32	342	2,61	2,47	16,5	4,2	0,254	0,33	0,32
J	29	952	3,88	2,98	70,6	15,3	0,216	1,32	1,48
		30 362					$\bar{R} = 0,242$	122,63	120,30

Col. 1: Mois de l'année où les observations ont été effectuées.

Col. 2: Durée en jours de chacune des périodes considérées.

Col. 3: Nombre total d'individus recensés dans l'ensemble des 25 unités d'échantillonnage de 40 cm².

Col. 4: Température écologique moyenne (Berthet, 1960) de chacune des périodes considérées.

Col. 5: Valeur correspondante de la fonction $\Phi(T_t) = 10^{18,059239 - 4872,59/T_t}$ où T_t est la température absolue ayant régné durant la période t .

Col. 6: Biomasse de la communauté à la période considérée.

Col. 7: Biomasse pondérée de la communauté à la période considérée.

Col. 8: Rapport BP/B .

Col. 9: Consommation d'oxygène estimée à partir de l'expression [1].

Col. 10: Consommation d'oxygène estimée à partir de l'expression [5].

Si l'on avait pris $R = 0,262$

O_2 prédit = 130,34 ml par an

$R = 0,216$

O_2 prédit = 107,51 ml par an

TABLEAU 2. Observations et calculs effectués sur une communauté d'oribates adultes de la couche d'humus d'une chênaie.

(1)	(2) J_i	(3) N_i	(4) t °C	(5) $\Phi(T_i)$	(6) $\sum n_i P_i$ $\times 10^3 \mu\text{g}$	(7) $\sum n_i P_i^{0,7}$ $\times 10^3$	(8) Rapport	(9) O_2 constaté (ml)	(10) O_2 prédit (ml)
F	27	4 451	3,63	2,87	144,2	35,9	0,249	2,80	2,88
M	34	5 035	6,96	4,65	143,6	37,9	0,264	6,00	5,83
A	34	3 905	11,38	8,65	87,7	24,2	0,276	7,14	6,63
M	32	3 681	11,27	8,52	80,6	22,4	0,278	6,12	5,65
J	27	4 299	15,45	15,09	129,5	33,6	0,259	13,72	13,57
J	31	2 282	15,54	15,27	63,3	17,9	0,283	8,49	7,70
A	31	2 872	16,30	16,91	107,5	26,3	0,245	13,88	14,49
S	30	4 603	15,40	14,99	165,1	41,7	0,253	18,80	19,08
O	32	5 829	10,44	7,59	209,6	52,6	0,251	12,82	13,09
N	26	4 109	4,61	3,31	198,9	47,3	0,238	5,31	4,40
D	32	3 193	2,61	2,47	128,7	32,6	0,253	2,45	2,62
J	29	4 985	3,88	2,98	206,4	49,0	0,237	4,26	4,58
		49 844					$\bar{R} = 0,257$	101,88	100,52

(Voir légende du tableau 1.)

Si l'on avait pris $R = 0,237$
 $R = 0,283$

O_2 prédit = 92,79 ml par an
 O_2 prédit = 110,48 ml par an

[4] pour estimer la consommation journalière de la communauté. La prédiction du bilan annuel se fera par

$$\text{O}_2 \text{ annuel prédit} = \bar{R} \sum_{t=1}^{12} \Phi(T_t) J_t B_t \quad [5]$$

où T_t est la température moyenne absolue qui a régné durant les J_t jours du $t^{\text{ième}}$ mois et B_t est la biomasse de la communauté au mois considéré. Si l'on pose que, pour la litière, \bar{R} est égal à 0,242, la consommation annuelle d'oxygène estimée par la relation [5] est de 120,30 ml, alors que l'emploi de l'expression [1] appliquée à chaque individu de chaque espèce à chaque temps nous avait fourni la valeur de 122,63 ml d' O_2 par an.

Si l'on avait utilisé comme valeur générale de R la valeur la plus élevée qu'on ait observée, soit $R = 0,262$, la consommation annuelle prédite eût été de 130,34 ml. Inversement, sur la base de la valeur de R la plus faible, la prédiction de la consommation annuelle eût été de 107,51 ml.

Les mêmes calculs ont été menés sur les données de recensement des oribates de la couche d'humus de la chênaie et sont repris au tableau 2.

Afin de vérifier la constance du rapport $R = BP/B$ dans d'autres circonstances, nous avons repris des recensements d'oribates adultes effectués tous les deux mois dans la couche holorganique de surface d'une pessière (Berthet, 1967). Il apparaît qu'ici encore le rapport BP/B reste fort constant dans le temps.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Si, pour un site donné, la constance dans le temps du rapport de la biomasse pondérée à la biomasse brute

devait se vérifier, la détermination d'un bilan annuel de consommation d'oxygène d'une communauté d'oribates s'en trouverait considérablement simplifiée. Il suffirait en effet, dans cette hypothèse, d'effectuer à un moment donné un recensement soigneux de la communauté et de déterminer les valeurs de biomasse brute, de biomasse pondérée et de leur rapport. Par la suite, connaissant le cycle annuel de température dans le site considéré et l'action des variations de la température sur l'activité métabolique, l'écologiste pourrait limiter ses efforts à la détermination (par pesées) de la biomasse brute de la communauté; il ne devrait plus tenir compte de la composition spécifique ou de la répartition par classes de poids et sa tâche se trouverait ainsi considérablement allégée.

TABLEAU 3. Oribates d'une plantation d'épicéas.

Mois	N_t	$\sum n_i P_i$ $\times 10^3 \mu\text{g}$	$\sum n_i P_i^{0,7}$ $\times 10^3$	Rapport
Nov.	4 004	60,3	21,7	0,360
Janv.	2 096	26,4	10,1	0,382
Mars	5 541	88,1	32,1	0,364
Mai	2 269	30,7	11,8	0,384
Juill.	4 316	50,1	20,7	0,414
Sept.	5 172	69,9	27,1	0,388
	23 398			$\bar{R} = 0,382$

N_t = nombre total d'individus collectés à la période t dans 15 unités d'échantillonnage de 40 cm³.

n_i = nombre d'individus collectés appartenant à la $i^{\text{ème}}$ espèce.

P_i = poids moyen d'un individu adulte de la $i^{\text{ème}}$ espèce.

D'autre part, la constance dans un site donné du rapport BP/B semblerait indiquer que, malgré des variations considérables de densité et donc de biomasse, la structure pondérale de la communauté (c'est-à-dire la répartition des individus dans les différentes classes de poids) reste remarquablement constante dans le temps et qu'elle soit caractéristique d'un site donné.

Dans la chênaie étudiée, la communauté est composée de plus d'une quarantaine d'espèces; le rapport BP/B de 0,25 indiquerait que 25% de la biomasse est métaboliquement active. Dans la plantation d'épicéas (tabl. 3), la richesse spécifique est tout aussi élevée, mais les oribates y sont représentés principalement par des individus appartenant à des espèces de très petite

taille. Dans ces conditions, la biomasse active représenterait près de 40% de la biomasse brute.

Avant de généraliser ces conclusions, il y aurait lieu, cependant, de vérifier à quel point elles se confirment lors d'études menées dans d'autres sites ou sur des communautés d'autres arthropodes édaphiques.

REMERCIEMENTS

Par leurs discussions et commentaires, le Dr G. Gérard et le Dr Ph. Lebrun, du Laboratoire d'écologie animale de l'Université de Louvain, ont beaucoup contribué à l'élaboration et à la présentation de ce travail. Qu'ils trouvent ici l'expression de mes remerciements.

Summary

A new method of estimating the annual oxygen consumption balance of edaphic communities (P. Berthet)

If it could be ascertained that on a given site the relationship between the weighted biomass and the gross biomass remained constant, it would be much simpler to determine the annual balance of oxygen consumption of a community of *Oribatei* (beetle-mites). It would then suffice to take a careful census of the community at a particular time and determine the values for gross biomass, weighted biomass and their relationship. Subsequently, the ecologist, knowing the annual temperature cycle on the site concerned and the action of the temperature variations on metabolic activity, could confine himself to determining (by weighing) the gross biomass of the community. He would no longer need to take into account the composition by species or distribution by weight class and his work would be considerably simplified.

Furthermore, a constant BP/B (weighted biomass/gross biomass) relationship on a given site would seem to indicate that, despite considerable variations in density and hence biomass, the weight structure of the community (that is, the distribution of individuals in the various weight classes) remains remarkably constant and is a characteristic of the site.

In the oak-wood studied the community was made up of some forty species. The BP/B relationship of 0.25 would indicate that 25 per cent of the biomass was metabolically active. In the spruce stand the wealth of species was just as great but the *Oribatei* were represented mainly by individuals belonging to species very small in size. Under these conditions the active biomass would represent almost 40 per cent of the gross biomass.

Before making any generalizations, however, it would be well to check to what extent these findings are confirmed by studies made on other sites or communities of other edaphic *Arthropoda*.

Bibliographie/Bibliography

- BERTHET, P. 1960. Mesure écologique de la température par détermination de la vitesse d'inversion du saccharose. *Vegetatio*, n° 9, p. 197-207.
- 1963. Mesure de la consommation d'oxygène des oribatides de la litière des forêts. Dans: van der DRIFT, J.; DOEKSEN, J. (ed.). *Soil organisms*, p. 19-31. Amsterdam, North Holland.
- 1964. L'activité des oribatides d'une chênaie. *Mém. Inst. Sci. nat. Belg.*, n° 152. 152 p.
- 1967. The metabolic activity of oribatid mites (*Acarina*) in different forest floors. In: K. Petruszewicz (ed.) *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, vol. II, p. 709-727. Varsovie, Panstwowe Wydawnictwo Naukowe.
- DRIFT, J. van der. 1950. Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Ent.*, n° 94. 168 p.; *Meded. Inst. Toegep. biol. Onderz. Nat.*, n° 8. p. 1-168.
- LEBRUN, Ph. 1965. Contribution à l'étude écologique des oribates de la litière dans une forêt de moyenne Belgique. *Mém. Inst. Sci. nat. Belg.*, n° 153. 96 p.

4 **Biological regionality of the soil fauna**

4 **Régionalité biologique de la faune du sol**

Biological regionality of the soil fauna and its function in forest ecosystem types

Y. Kitazawa

Biology Department, Tokyo Metropolitan University,
Fukasawa Setagaya, Tokyo (Japan)

CONTENTS

Introduction	
Methodology	
Classification and naming of forest ecosystem types	
Classification of the soil fauna	
Sampling method of the soil fauna	
Calculation of community respiration	
Items representing the function of the soil fauna	
Results and discussion	
Biological regionality in terms of species composition, life forms, number and biomass	
Biological regionality in terms of community respiration of the soil fauna	
Turnover rate and efficiencies	
Conclusion and summary	
Résumé	
Bibliography/Bibliographie	

INTRODUCTION

There are two lines of approach to the production study of an invertebrate community: one is intensive and the other is extensive, as assessed by Macfadyen (1963*a*, 1963*b*, 1967). The present paper deals with biological regionality in terms of biomass and community activity of soil fauna in relation to climate, net plant production, supply and decomposition of forest litter, turnover rate and some ratios associated with them, taking nine kinds of major forest ecosystems into consideration. We have not yet accumulated the plentiful data required to accomplish this comprehensive and synthesizing work in detail. But I ventured to carry out this extensive study so as to obtain a methodological bird's-eye-view which may throw light upon the methods for the more intensive studies needed to construct the synthesizing study of biological regionality in terms of productivity, which is one of the main purposes of the PT section of the IBP.

METHODOLOGY

CLASSIFICATION AND NAMING OF FOREST ECOSYSTEM TYPES CONCERNED

In the land areas of Japan and south-east Asia with a high rainfall the following sequence of forest ecosystem types can be traced along the temperature gradient from low to high: the alpine coniferous shrub, subalpine coniferous forest, temperate deciduous forest, subtropical rain forest and the tropical rain forest. One marked characteristic of the first four types is in that they have a cold winter season.

The massif of Mt. Kenya (5,200 m) in eastern Africa is situated on the equator. The basal lowlands around this mountain are arid savannah, and dense forest

develops in the highlands where the rainfall is high. On the western slope, an evergreen forest dominated by *Hagenia abyssinica* and *Hypericum keniense* is seen immediately below the forest limit, and in the rather dry region of middle altitude a forest of *Podocarpus*, *Juniperus* and *Olea* occurs. On the southern slope the rainfall is higher and typical equatorial highland rain forest develops. The irangi forest studied in this paper is a representative one. A marked characteristic of these equatorial forests is that no remarkable change in temperature occurs during the year. The three forest types selected here are situated along altitudinal, thermal and moisture gradients.

In the tropical region, an important sequence of forest types—savannah forest, tropical deciduous forest, and tropical rain forest—is seen along the moisture gradient. In this study the respiratory metabolism of the soil fauna of the first two types was not calculated and only number and biomass were partly taken into account. The position of the selected study sites in the temperature-rainfall relation is shown in Figure 1.

The evergreen broad-leaf forest of south-western Japan has been named the “warm-temperate” forest (Schimper and Faber 1935; Kira and Shidei 1967, *et al.*), while in some recently published vegetation maps it is named the “subtropical” rain forest, as formerly

adopted by Köppen (1884) in his classification of the climatic region. I am of the opinion that “subtropical” is the better term and that to divide the temperate region into the cool-temperate and warm-temperate regions is not proper, in so far as they correspond to the deciduous and evergreen broad-leaf forest regions, because there is no sharp discontinuity between the physiognomy or function of the subtropical and the “warm-temperate” evergreen broad-leaf forest, while between those of the “warm-temperate” evergreen forest and the “cool-temperate” deciduous forest there are very sharp discontinuities either in physiognomy, structure or function. Although the more exact classification of ecosystem types must await a more exact analytic and synthetic study of ecosystems—and this is expected to be one of the final outcomes of the IBP—I think the attempt to determine a world-wide common classification and nomenclature of major forest ecosystem types must be made immediately, at least as a working hypothesis. The nature of the forest ecosystem types concerned in this study is shown in Table 1.

CLASSIFICATION OF THE SOIL FAUNA

The most intensive production study of soil fauna would necessitate works on the dynamics of each species popu-

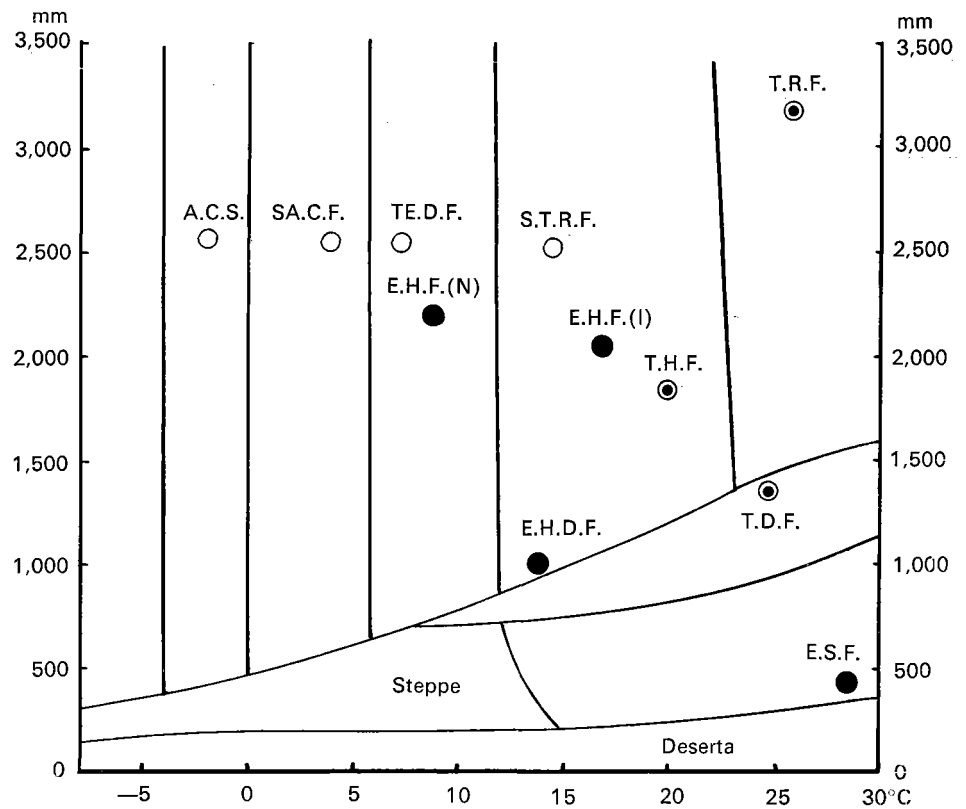


FIG. 1. The position of the selected study sites in the temperature-rainfall relation. Abscissa: annual mean temperature; ordinate: annual rainfall.

TABLE 1. Nature of the forest ecosystem types concerned in this study

	Forest ecosystem types	Place	Altitude (m)	Annual mean temp. (°C)	Annual rainfall (mm)	Growing period (months)	Soil types	Representative tree species
A.C.S.	Alpine coniferous shrub	Central Honshu, Japan	2 300–2 800 2 300–	–1.2	2 500	4		<i>Pinus pumila</i>
S.A.C.F.	Subalpine coniferous forest	Central Honshu, Japan	1 700–2 400	4	2 000	5	Podsol and Brown forest soil	<i>Abies veitchii</i> <i>Picea hondoensis</i> <i>Tsuga diversifolia</i> <i>Betula ermani</i>
T.E.D.F.	Temperate deciduous forest	North-east Honshu, Japan	1 000–1 500	7	2 000	7	Brown forest soil	<i>Fagus crenata</i> <i>Quercus crispula</i>
S.T.R.F.	Subtropical rain forest	Honshu and Kyushu, Japan	30–600	15	2 000	12	Yellowish brown forest soil	<i>Castanopsis sieboldi</i> <i>Quercus stenophylla</i> <i>Dystilium racemosum</i> <i>Camelia japonica</i>
T.H.F.	Tropical highland forest	Doi Pui North Thailand	1 300	20	1 718	12	Lateritic soil	<i>Castanopsis accumatissima</i> <i>Lithocarpus auriculatus</i> <i>Helicia</i> spp.
T.R.F.	Tropical rain forest	Sepilok forest reserve North Borneo	10	26	3 206	12	Tropical yellow loams weathered	<i>Dipterocarpus</i> spp. <i>Koompassia excelsa</i>
E.H.F.(N)	Equatorial highland forest (Naro-Moru t.)	Naro-Moru track, Mt. Kenya	3 100	9	2 000	12		<i>Hagenia abyssinica</i> <i>Hypericum keniense</i>
E.H.F.(I)	Equatorial highland forest (Irangi f.)	Irangi forest, Mt. Kenya	1 936	17	2 031	12	Lateritic soil	<i>Ocotea usambarensis</i>
E.H.D.F.	Equatorial highland dry forest	Silimon track, Mt. Kenya	2 600	14	ca. 1 000	12	Lateritic soil	<i>Podocarpus</i> <i>Juniperus</i> , <i>Olea</i>
T.D.F.	Tropical deciduous forest	Chiengmai, North Thailand	400	25	ca. 1 450		Lateritic soil	<i>Dipterocarpus obtusifolius</i> <i>Shorea obtusa</i> <i>Pentacme siamensis</i>

lation. But in a more extensive study, species populations are inevitably classified into some larger life-form groups. In this study the soil fauna is classified according to size and life form as shown in Tables 3, 4, 5.

In the total macrofauna, besides macrodecomposers and macropredators, Formicidae and other Hymenoptera, Coleoptera imago, Hemiptera, Diptera imago, some kinds of eggs and pupae are involved. They cannot be identified with the two life-form groups mentioned and were omitted in the respiration study. Nematoda and Acari were not subdivided according to their food habit, and they were included in one size group, the mesofauna. Animals extracted by the Baermann funnel in small amounts, such as Copepoda, Tardigrada, Rotifera, or by the Tullgren funnel, such

as Symphyla, Pseudoscorpionida, Diplura and small Coleoptera, were omitted.

SAMPLING METHOD OF THE SOIL FAUNA

The numbers and biomass of soil "fauna change according to differences in nature of the habitat even at one place in one ecosystem type. This is particularly true of mountainous regions where the topography is diverse. In this work, I endeavoured to select good sampling sites, and as many as possible, so as to obtain a mean biomass value in each ecosystem type. For instance, the sampling sites for macrofauna of the alpine coniferous shrub were selected at four places, namely Mt. Yatsugatake, Mt. Senjo, Mt. Shibutsu and Mt.

TABLE 2. The time of sampling, sample size, core volume and number and biomass of mesofauna in ten ecosystem types

Time of sampling	A.C.S. ¹	SA.C.F.	TE.D.F.	ST.R.F.	T.H.F.	T.R.F.	E.H.F.(N)	E.H.F.(I)	E.H.D.F.	T.D.F.		
	July 1952- Aug. 1956	June 1950- Nov. 1964	May 1950- Nov. 1968	Jan. 1958- Dec. 1966	April 1968	May-June 1968	August 1965	September 1965	September 1965	April 1968		
Number of sample site	4	5	5	7	1	1	1	1	1	1		
Sample size for Baermann funnel	4	12 × 4	25	20	25	48	7	11	2	8	4	4
Soil core volume (cm ³)	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	
Sample size for O. Nielsen funnel	4	10 × 4	12	20	4 × 12	20	—	—	2	6	4	—
Soil core volume (cm ³)	200	200	200	200	—	—	200	200	200	200	—	
Sample size for Tullgren funnel	4	12 × 4	12	20	25	48	6	9	2	6	4	4
Soil core volume (cm ³)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
Nematoda	N × 10 ⁵ /m ²	2.38	2.13	4.13	2.28	0.59	0.41	0.44	0.48	0.30	0.38	
	g.w.w./m ²	0.24	0.21	0.41	0.23	0.06	0.04	0.04	0.05	0.03	0.04	
Enchytraeidae	N × 10 ⁴ /m ²	1.05	1.03	2.22	1.01	0.32	0.10	0.03	0.23	0.10	0.00	
	g.w.w./m ²	1.16	1.13	2.45	1.11	0.35	0.11	0.04	0.25	0.11	0.00	
Acari	N × 10 ⁵ /m ²	0.97	0.53	0.16	0.85	0.13	0.07	0.20	0.15	0.18	0.03	
	g.w.w./m ²	0.97	0.53	0.16	0.85	0.13	0.07	0.20	0.15	0.18	0.03	
Collembola	N × 10 ⁵ /m ²	1.00	0.76	0.29	0.64	0.12	0.06	0.48	0.41	0.51	0.06	
	g.w.w./m ²	10.00	7.60	2.87	6.44	1.19	0.57	4.80	4.08	5.10	0.60	
Diptera larva	N × 10 ³ /m ²	7.50	1.18	2.27	0.81	2.80	0.80	2.70	0.85	1.25	0.48	
	g.w.w./m ²	7.50	1.18	2.27	0.81	2.80	0.80	2.70	0.85	1.25	0.48	

¹ See Table 1.

Tateyama? Also, I tried to extend the samplings over many years and seasons. The number of sites in each forest ecosystem type is shown in Table 2. However, the trials have not been sufficiently extensive. The sampling of the mesofauna in the alpine coniferous shrub ecosystem was made only at one place in Mt. Tateyama where the habitat condition is good, and it is probable that the numbers and biomass obtained there exceed the expected mean value of those of that ecosystem in Japan. A similar problem is involved in the samplings in eastern Africa and south-eastern Asia, made at one time and one place.

The macrofauna were collected by hand sorting from three soil layers, A₀, —5 cm and —30 cm. For the mesofauna, the Baermann funnel, the O. Nielsen apparatus and the Tullgren funnel already described (Kitazawa 1967) were used. In the case of the survey in Kenya they were handed to the biological laboratory of the University College of Nairobi, for that in south-east Asia to the Forestry Experimental Station of Kasetsart University situated at Doi Pui, west of Chiangmai, Thailand, and to the Forest Department of Sabah in Sandakan, East Malaysia. In these cases not many sample cores could be taken because of the limited

number of funnels. Cores for the mesofauna were usually taken from four soil layers. In the fourth layer, 12-20 cm deep, the numbers of animals were very small at almost all places. The time of sampling, sample size, core volume and quadrat size are shown in Table 2.

In this study no correction has been made for the extraction efficiency of the Baermann, O. Nielsen and Tullgren apparatus used. There is, therefore, a considerable underestimation in the calculated amounts of mesofauna, which thus have only a relative value. To obtain absolute values, exact correction factors for extraction must be determined. However, the relative values are useful to show the order of magnitude of the subjects concerned in the present study. The precision of the sampling usually improves if the coefficient of variation diminishes. One of the advantages of grouping the soil fauna according to life form is that the coefficient of variation is thereby reduced. Thus the coefficient of variation of the macrodecomposers or macropredators becomes smaller than that of the respective taxonomic groups, as seen in Tables 3 and 4, in which the mean number and biomass, the standard error and the coefficient of variation of the macrofauna are shown.

CALCULATION OF COMMUNITY RESPIRATION

Community respiration, by which the pent-up energy in organic matter is released, is the over-all measure of community activity. In this comparative study I have used respiration values as the measure of the magnitude of the activity of the soil fauna of various forest ecosystems. The main items constituting the biological economy of the animal community, other than respiration, are the amounts of food consumption, egesta, assimilation, urine, net production, exuviae,

predatory and non-predatory mortality, reproduction and growth. Some quite definite figures of efficiency between respiration and net production, assimilation or growth in some life-form groups have been presented (Lindeman 1942; Teal 1957; Macfadyen 1967; Saito 1969), and it is possible to estimate to some extent the magnitude of other items from respiration value, although this was not done in the present study. Respiration rates for each of the life-form groups were determined by the data given by the following authors, considering the mean body weight of the animals:

TABLE 3. Mean number \bar{X} , standard error SE , and coefficient of variation CV , of the macrofauna of nine forest ecosystem types

Ecosystem types		A.C.S. ¹	S.A.C.F.	T.E.D.F.	ST.R.F.	T.H.F.	T.R.F.	E.H.F.(L)	E.H.D.F.	T.D.F.
Quadrat size in m ²		1/4	1/4	1/4	1/4	1/16	1/4	1/6	1/4	1/16
Sample size		8	24	11	17	5	6	36	4	5
Oligochaeta	$\bar{X} \pm SE$	6.8 ± 2.5	18 ± 2.5	17 ± 1.4	13.2 ± 3.5		0.7 ± 0.5	9.8 ± 0.9	4.0 ± 1.8	1.2 ± 0.4
	CV	1.01	0.68	0.27	1.08		1.57	0.56	0.90	0.69
Gastropoda	$\bar{X} \pm SE$	0.1	0.08	1.3 ± 0.6	1.0 ± 0.3			0.1 ± 0.06	0.25	0.2
	CV			1.46	1.18			2.43		
Crustacea	$\bar{X} \pm SE$	0.4	0.54 ± 0.3	3.9 ± 1.2	21 ± 5.9	0.8 ± 0.6	3.2 ± 1.9	0.8 ± 0.3	1.0	
	CV		2.74	0.89	1.14	1.63	1.47	2.07		
Diplopoda	$\bar{X} \pm SE$	0.8 ± 0.3	5.1 ± 1.0	3.7 ± 1.1	4.8 ± 1.9	3.0 ± 2.1	2.3 ± 0.8	3.7 ± 1.0	1.3 ± 1.0	
	CV	1.13	1.00	1.00	1.58	1.53	0.79	1.54	1.46	
Coleoptera larva	$\bar{X} \pm SE$	1.6 ± 0.8	7.5 ± 1.5	8.5 ± 2.4	1.5 ± 0.5	1.0 ± 0.6	0.7 ± 0.3	1.0 ± 0.2	0.5	0.8 ± 0.5
	CV	1.31	1.00	0.93	1.40	1.40	1.21	0.94		1.38
Diptera larva	$\bar{X} \pm SE$	4.5 ± 3.1	5.9 ± 1.1		1.7 ± 0.6	0.8	0.2	0.6 ± 0.1	1.8 ± 0.9	0.2
	CV	1.96	0.88		1.49			1.40	0.97	
Orthoptera	$\bar{X} \pm SE$		0.5 ± 0.2		1.4 ± 0.6	1.6 ± 0.7	3.8 ± 0.9	1.0 ± 0.2	0.3	1.4 ± 1.0
	CV		1.60		1.70	0.94	0.61	1.34		1.57
Apterygota	$\bar{X} \pm SE$	4.1 ± 1.4	11.6 ± 0.9	9.1 ± 2.0	16 ± 2.7	2.4 ± 1.0	1.3 ± 0.3	6.7 ± 1.2	11.0 ± 5.0	0.8 ± 0.4
	CV	0.98	0.78	0.73	0.69	0.72	0.61	1.06	0.90	1.00
Macro-decomposers	$\bar{X} \pm SE$	18 ± 5	49 ± 3.7	45 ± 4.2	61 ± 9.3	9.2 ± 4.1	12.2 ± 2.1	24 ± 1.7	20.0 ± 2.9	4.6 ± 0.8
	CV	0.78	0.37	0.31	0.62	0.87	0.43	0.43	0.29	0.39
Chilopoda	$\bar{X} \pm SE$	2.4 ± 0.9	5.2 ± 0.7	24 ± 7	8.6 ± 2.3	1.2 ± 0.6	1.0 ± 0.5	1.8 ± 0.2	9.8 ± 8	0.4 ± 0.3
	CV	1.04	0.62	0.96	1.10	1.08	1.10	0.78	1.63	1.36
Arachnoidea	$\bar{X} \pm SE$	3.3 ± 1.1	7.2 ± 0.9	16.6 ± 3.5	11 ± 1.7	4.0 ± 0.5	6.7 ± 1.9	2.1 ± 0.3	5.8 ± 1.3	1.0 ± 0.3
	CV	0.97	0.63	0.69	0.64	0.31	0.66	0.90	0.43	0.71
Predatory Coleoptera	$\bar{X} \pm SE$	0.8 ± 0.3	3.3 ± 0.7	4.0 ± 0.8	2.5 ± 0.8	0.4 ± 0.25	25 ± 0.9	1.0 ± 0.2	2.0 ± 1.1	
	CV	1.13	1.00	0.65	1.32	1.38	0.92	1.20	1.10	
Hirudinea	$\bar{X} \pm SE$	1.0	0.4 ± 0.1							
	CV		1.69							
Macropredators	$\bar{X} \pm SE$	7.5 ± 2.2	16 ± 1.4	46 ± 9.4	23 ± 4.1	7.2 ± 1.2	10.7 ± 1.1	4.9 ± 0.8	18 ± 7.5	1.6 ± 0.6
	CV	0.83	0.44	0.67	0.73	0.36	0.25	0.94	0.83	0.84
Total macrofauna	$\bar{X} \pm SE$	36 ± 6.8	73 ± 4.5	108 ± 11	160 ± 32	29.6 ± 7.9	46.8 ± 3.8	30 ± 2.2	38 ± 5.8	11 ± 1.9
	CV	0.53	0.30	0.30	0.82	0.60	0.20	0.43	0.30	0.40

¹ See Table 1.

TABLE 4. Mean biomass in mg \bar{x} , standard error *SE*, and coefficient of variation *CV*, of the macrofauna of nine ecosystem types

Ecosystem types Quadrat size in m ² Sample size	A.C.S. ¹		S.A.C.F.		T.E.D.F.		S.T.R.F.	
	$\bar{x} \pm SE$	<i>CV</i>	$\bar{x} \pm SE$	<i>CV</i>	$\bar{x} \pm SE$	<i>CV</i>	$\bar{x} \pm SE$	<i>CV</i>
Oligochaeta	61 ± 32	1.48	540 ± 164	1.40	4 440 ± 1 000	0.75	1 708 ± 455	1.09
Gastropoda	74 ±		7 ±				208 ± 69	1.37
Crustacea	0.1 ±		1.9 ± 1.0	2.58	23 ± 5.5	0.78	96 ± 36	1.14
Diplopoda	22 ± 15	1.95	16 ± 3.9	1.19	125 ± 55	1.45	169 ± 82	2.00
Coleoptera larva	40 ± 28	1.98	366 ± 110	1.47	209 ± 63	1.05	51 ± 18	1.45
Diptera larvae	112 ± 79	2.70	65 ± 16	1.18			27 ± 10	1.56
Orthoptera			17 ± 6.1	1.76			26 ± 7	1.04
Apterygota	6.1 ± 2.5	1.13	108 ± 1.9	0.86	5.4 ± 1.8	1.07	13 ± 2	0.66
<i>Macrodecomposers</i>	299 ± 134	1.25	1 022 ± 198	0.95	4 800 ± 1 000	0.71	2 298 ± 637	1.03
Chilopoda	105 ± 4.4	1.18	32 ± 5.7	0.84	289 ± 71	0.81	89 ± 26	1.19
Arachnoidea	19 ± 10	1.47	36 ± 6.1	0.83	102 ± 18	0.60	101 ± 38	1.55
Predatory Coleoptera	8 ± 5	1.75	87 ± 29	1.64	104 ± 42	1.33	21 ± 7.1	1.38
Hirudinea	23		40 ± 16	1.90				
<i>Macropredators</i>	60 ± 24	1.13	195 ± 34	0.85	752 ± 197	0.87	214 ± 6	1.17
Total macrofauna	592 ± 171	0.81	1 416 ± 235	0.81	5 800 ± 1 000	0.57	2 900 ± 640	0.91

TABLE 4. (continued)

Ecosystem types Quadrat size in m ² Sample size	T.H.F.		T.R.F.		E.H.F.(t)		E.H.D.F.		T.D.F.	
	$\bar{x} \pm SE$	<i>CV</i>	$\bar{x} \pm SE$	<i>CV</i>	$\bar{x} \pm SE$	<i>CV</i>	$\bar{x} \pm SE$	<i>CV</i>	$\bar{x} \pm SE$	<i>CV</i>
Oligochaeta			644 ± 646	2.39	1 087 ± 117	0.65	505 ± 409	1.62	17 ± 5.9	0.79
Gastropoda					21 ± 19	0.53	13 ±		14 ±	
Crustacea	1.2 ± 0.8	1.50	14 ± 6.5	1.14	1.5 ± 0.5	1.93	23 ±			
Diplopoda	90 ± 40	0.96	15 ± 5.7	0.93	171 ± 62	2.16	3 ± 2.2	1.76		
Coleoptera larva	16 ± 14	2.00	81 ± 49	1.48	36 ± 12	2.06	10 ±		10 ± 8.3	1.87
Diptera larva	0.8 ±		0.3 ±		23 ± 7.5	1.96	45 ± 16	0.71	5.8 ±	
Orthoptera	77 ± 49	1.43	289 ± 193	1.65	42 ± 13	1.79	13 ±		25 ± 17	1.48
Apterygota	1.8 ± 0.6	0.72	3.7 ± 2.7	1.78	5 ± 0.9	1.04	4 ± 1.3	0.63	0.6 ± 0.3	
<i>Macrodecomposers</i>	186 ± 72	0.87	1 068 ± 703	1.62	1 387 ± 111	0.48	615 ± 391	1.27	72 ± 26	0.82
Chilopoda	4.6 ± 2.5	1.22	16 ± 9.3	1.44	15 ± 3	1.20	54 ± 46	1.69	4 ± 2.5	1.43
Arachnoidea	10.4 ± 3.4	0.73	239 ± 100	1.03	22 ± 4	1.18	22 ± 9.1	0.85	5.6 ± 4.3	1.73
Predatory coleoptera	20 ± 20	2.20	3.7 ± 1.3	0.86	29 ± 8	1.72	10 ± 5.8	1.16		
Hirudinea										
<i>Macropredators</i>	37 ± 19	1.14	260 ± 93	0.88	67 ± 10	0.90	86 ± 60	1.40	47 ± 38	1.81
Total macrofauna	470 ± 167	0.79	1 429 ± 656	1.13	1 490 ± 110	0.44	686 ± 454	1.32	233 ± 50	0.48

1. See Table 1.

Satchell (1967) and Byzova (1965) for Oligochaeta, Dunger (1968) for Gastropoda, Phillipson and Watson (1965) and Saito (1965, 1969) for Crustacea, Byzova (1967) for Diplopoda, Nakamura (1965) for Coleoptera Larva, Byzova and Prokopeva (1967) for Diptera larva, Nakamura (unpublished) for predatory Coleoptera and Chilopoda, Macfadyen (1963a) and Dunger (1968) for Chilopoda, Phillipson (1962), Ito (1964) for

Arachnoidea, Nielsen (1961) and Macfadyen (1963a) for Nematoda and Enchytraeidae, Engelman (1961) and Berthet (1963) for Acari, Macfadyen (1963a), Hale (1967), Healey (1967a, b) and Zinkler (1966) for Collembola. One set of respiration values of the soil fauna is given by Macfadyen (1963a), Zinkler (1966) and Dunger (1968). The correction according to temperature was made on the assumption that Q_{10} is 2. In Figure 2

TABLE 5. Respiration of the soil fauna in each forest ecosystem, in kcal/m²/year

	A.C.S. ¹	SA.C.F.	TE.D.F.	ST.R.F.	T.H.F.	T.R.F.	E.H.F.(N)	E.H.F.(I)	E.H.D.F.
Oligochaeta	0.13	1.56	9.91	18.85	0.00	14.34	45.86	50.08	4.36
Gastropoda	0.26	0.04	0.37	3.82	0.00	0.00	1.15	1.59	0.19
Crustacea	0.004	0.03	1.62	5.17	0.34	1.45	1.80	0.27	1.03
Diplopoda	0.08	0.08	0.61	3.29	9.35	0.56	0.32	14.08	0.05
Coleoptera larva	0.23	2.92	3.06	1.46	2.02	4.43	125.82	4.18	0.25
Diptera larva	0.97	0.78	2.45	1.22	0.19	0.02	4.97	4.26	1.87
Orthoptera		0.50	1.85	2.72	44.91	59.93	0.00	18.81	1.16
Apterygota	0.08	0.19	0.70	0.83	0.63	0.47	0.32	1.35	0.22
<i>Macrodecomposers</i>	1.75	6.09	20.57	37.35	57.44	81.20	180.24	95.34	9.10
Chilopoda	0.18	0.77	6.07	7.938	2.19	2.67	0.36	5.36	3.89
Arachnoidea	0.15	0.39	1.85	4.085	2.26	18.58	3.24	3.65	0.74
Predatory Coleoptera	0.09	1.39	1.94	1.183	6.31	0.42	3.96	6.96	0.49
Hirudinea	0.10	0.23	0.55	0.000	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Macropredators</i>	0.53	2.78	10.41	13.22	10.76	21.67	7.56	15.97	5.12
Nematoda	19.95	3.11	9.37	13.372	4.36	4.25	1.40	2.77	1.35
Enchytraeidae	8.60	11.52	39.32	42.024	17.68	7.63	0.79	9.72	3.45
Acari	6.49	3.88	1.85	23.155	4.74	3.84	153.79	4.21	4.08
Collembola	105.60	110.81	65.64	346.407	86.40	59.10	3.17	446.20	229.50
Diptera larva	28.13	6.16	18.46	15.563	72.58	28.80	31.10	16.83	20.25
<i>Mesofauna</i>	168.75	135.47	134.65	439.52	185.75	103.62	190.25	259.73	258.63
Total soil fauna	171.03	144.34	165.63	490.09	253.94	206.49	378.05	371.04	272.85

1. See Table 1.

the changes in respiration rates thus calculated of Oligochaeta, Diplopoda and Coleoptera larva, as representatives of the larger macrofauna, of Diptera and Crustacea for the smaller macrofauna, and of four kinds of the mesofauna, are shown with temperature. The positions of the study sites on the temperature scale (abscissa) indicate the respective annual mean temperatures.

There are many difficulties which are not yet overcome in the estimation of respiration under natural conditions. Respiration rate changes according to physical conditions like temperature, and to biotic conditions like resting and moving, starvation and full stomach, egg laying and to the diurnal rhythmic activity or crowding. In the tropical region the relation of respiration rate to moisture under high temperature must be studied. In this paper only the mean respiration rate corrected for temperature is used.

ITEMS REPRESENTING THE FUNCTION OF THE SOIL FAUNA

The main items which must be considered in the study of biological regionality in terms of structure and function of the soil fauna are as follows.

1. Species composition, life-form groups, number and biomass and the distribution of these in space and season.

In the present study, life-form groups and their mean numbers and biomass were considered and seasonal changes were neglected. A study of seasonal changes in number and biomass, as was carried out in the subalpine and the warm-temperate (subtropical) forest ecosystem of Japan (Kitazawa 1967), is desirable.

2. Decomposition rate of litter and soil particle formation due to food consumption and defecation by animal groups of different size.

These are related to soil formation and soil fertility. A direct study of these items was not made here, but some supposition is possible from the part of this study devoted to activity of macrodecomposers and mesofauna.

3. Respiratory metabolism as the measure of activity directly relating to energy flow in ecosystem.

This is the main subject of this paper.

4. Assimilation and net production ($A-R-U$) relating to the rate of matter circulation in the ecosystem, where A is assimilation, R respiration and U urine.

Though these can be estimated roughly from respiration values by using ever-present efficiencies such as R/A and $R/\text{net production}$ in some life-form groups, the data are still insufficient and they were not considered here.

5. Turnover rate: $A/\text{biomass}$, $\text{net production}/\text{biomass}$, and $R/\text{biomass}$.

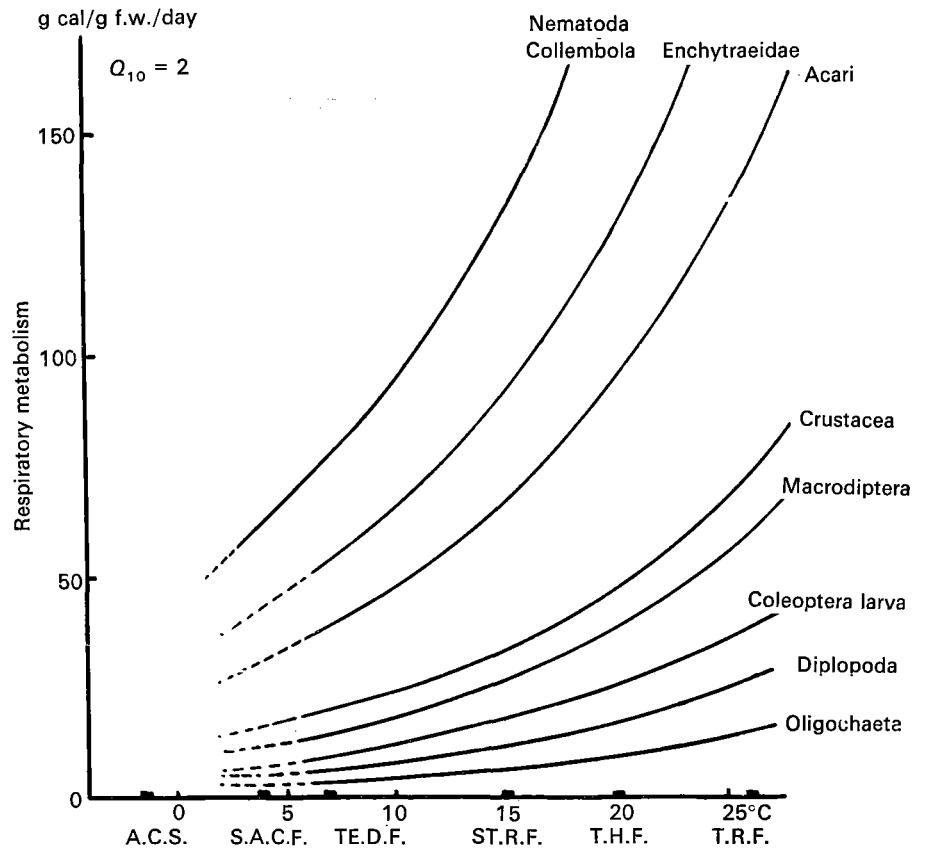


FIG. 2. Temperature-respiration curves of nine taxonomic groups of the soil fauna calculated on the assumption that $Q_{10} = 2$. The position of each study site when the temperature on the abscissa indicate the annual mean temperature is shown.

These are excellent indicators of biological regionality as they reflect the dynamics of function directly. Only the R /biomass rate was considered here.

- Relation of food consumption A , net production and respiration to net primary production and litter supply in terms of caloric value, carbon, nitrogen and phosphorus.

The data on net plant production and litter supply given in the papers of Aaltonen (1948) and Burges (1967) for the temperate deciduous forest, Kimura (1960, 1963) for the subtropical rain forest of south Kyushu and the subalpine coniferous forest, Kitazawa (1967) for the subtropical rain forest of Central Japan, and Kira and Shidei (1967) for several forest types of the Western Pacific including the tropical rain forest were used. The amounts of carbon, nitrogen and phosphorus, although very important, could not be considered here.

- Relation of activity of the soil fauna to the rate of decomposition of litter and humus and reduction of organic matter by soil microbes.

The quantitative relation of the action of soil fauna and soil microbes is little known, and only a general discussion is given here.

RESULTS AND DISCUSSION

BIOLOGICAL REGIONALITY IN TERMS OF SPECIES COMPOSITION, LIFE FORMS AND THEIR NUMBER AND BIOMASS

In Tables 2, 3 and 4, the numbers and biomass of every taxonomic and life form group of the ten forest ecosystems are shown. It is known that there is a conspicuous diversity of species in the tropical region, nevertheless the numbers of major taxonomic and life form groups are nearly the same in every type of forest ecosystem from alpine to equatorial.

The changes in biomass and respiratory metabolism of the soil fauna in the sequence of forest ecosystem types from alpine to tropical in Japan and south-east Asia are shown in Figures 3 and 4. Figure 3 shows that the total biomass is largest in the temperate and subtropical forest ecosystems and is least in the tropical lowland rain forest. It is probable that the small amount of biomass in the tropical rain forest is related to the fact that the A_0 and humus layers are very thin, and that the organic matter in the ecosystem accumulates more in the aerial part than in the subterranean part, as pointed out by Kira and Shidei (1967). On the other

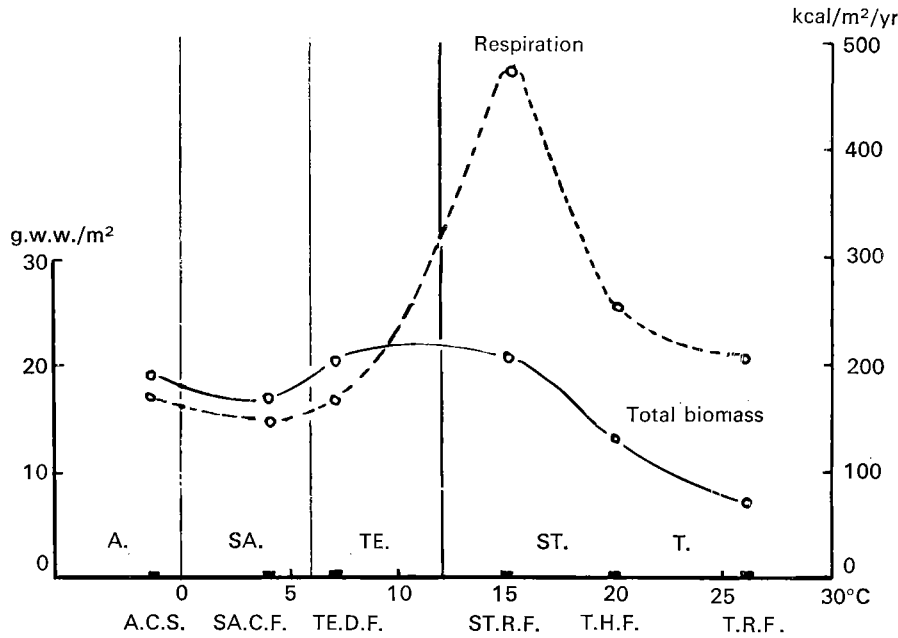


FIG. 3. The changes in the total biomass and the respiratory metabolism of the macrodecomposers and the mesofauna in the sequence of six ecosystem types from alpine to tropical in Japan and south-east Asia. Annual mean temperatures and the position of the sites are shown on the abscissa.

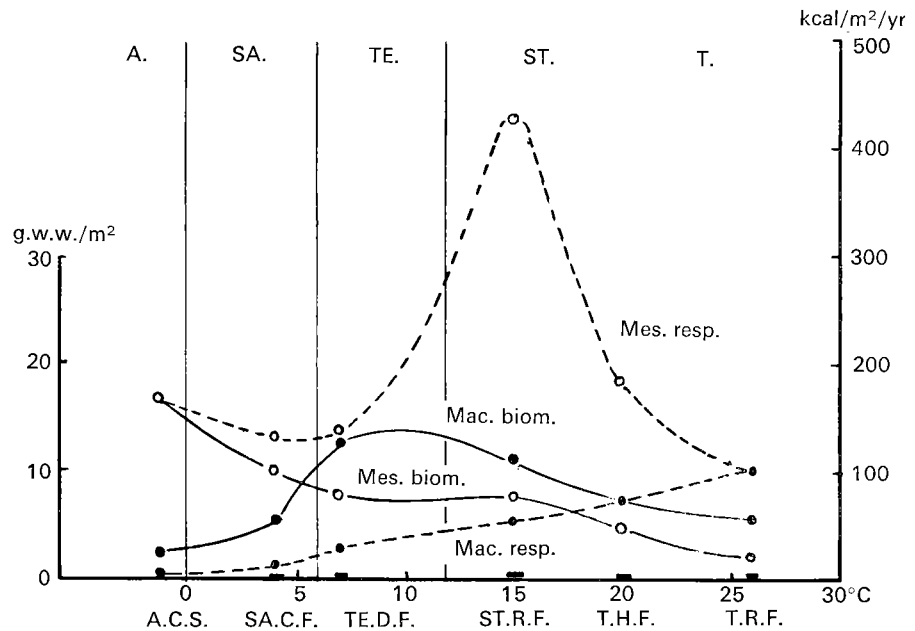


FIG. 4. The changes in the biomass of the total macrofauna and the total mesofauna, and the respiration of the macrodecomposers and the mesofauna in the sequence of the six ecosystem types from alpine to tropical in Japan and south-east Asia. Annual mean temperatures are shown on the abscissa.

hand, a considerable amount of the biomass of the soil fauna in the alpine and subalpine forest is related to some extent to the presence of the thick accumulated litter and humus layers, due to the slow decomposition rate.

Kurcheva (1964) and Ghilarov (1967) showed that the average biomass of the soil fauna of the broad-leaved deciduous forest (100 g/m^2) is larger than that of the coniferous forest (20 g/m^2) in U.S.S.R. This tendency is the same in Japan.

Figure 4 shows that the biomass of the total macrofauna is least in the alpine coniferous shrub. It increases with rise of temperature and reaches the maximum in the temperate and subtropical forest. It decreases in the tropical forests and reaches another minimum in the tropical lowland rain forest. The sampling of number and biomass of the soil macrofauna of the tropical lowland rain forest of Dipterocarpaceae at the Pasoh Forest Reserve, about 70 km south-east of Kuala Lumpur, West Malaysia was done in May 1948,

TABLE 6. Comparison of the number and biomass of the macrofauna of the litter layer of the two tropical lowland rain forests of Malaysia in May and June 1968

	Pasoh Forest Reserve of West Malaysia A.		Sepilok Forest Reserve of East Malaysia A.	
	Number	Biomass (mg w.w.)	Number	Biomass (mg w.w.)
Crustacea	8	8	8	16
Diplopoda	8	16	4	11
Diptera larva			1	1
Orthoptera	4	4	7	878
Apterygota			2	13
<i>Macrodecomposers</i>	20	28	22	920
Chilopoda			3	6
Arachnoidea	32	60	14	289
Predatory Coleoptera			1	3
<i>Macropredators</i>	32	60	18	298
<i>Other macrofauna</i>	48	44	86	163
Total macrofauna	104	132	126	1 381

though not thoroughly (only 4 quadrats of $\frac{1}{4}$ m² were taken). The results shown in Table 6 where they are compared with the data at the Sepilok Forest Reserve of North Borneo, indicate that both the number and biomass are very small.

The biomass of the mesofauna is large in the alpine and the subalpine regions. In the temperate and subtropical regions the biomass shows middling values. It decreases in the tropical region and reaches the minimum in the tropical lowland rain forest. Figure 4 shows that the ratio of biomass of the macrofauna to that of the mesofauna increases along the temperature gradient from low to high, and it seems to be a characteristic of the soil fauna of the alpine coniferous shrub and the subalpine forest ecosystems that the amount of mesofauna biomass far exceeds that of macrofauna biomass, whereas the reverse is true of the tropical lowland rain forest. (In this paper only the shrub of *Pinus pumila* is concerned in the alpine region. In the humid alpine meadow and in some peat lands the biomass of the macrofauna is often large and exceeds 20 g/m² owing to the abundance of earthworms.)

BIOLOGICAL REGIONALITY IN TERMS OF COMMUNITY RESPIRATION OF THE SOIL FAUNA

Respiration of the soil fauna in nine ecosystem types is shown in Table 5.

The changes in the amounts of respiration of the soil fauna of six forest ecosystem types in Asia are shown

in Figures 3 and 4. Figure 3 shows that, in the sequence of the thermal gradient, the rainfall being high, the amount of the total yearly community respiration of the soil fauna including macrodecomposers and the mesofauna is not large in the cold alpine, subalpine and the temperate regions notwithstanding the rather high amount of biomass. It increases with rise of temperature, and a peak is seen in the subtropical rain forest. It decreases in the tropical regions, but the amounts in these regions are probably larger than those in the alpine, subalpine and the temperate regions. Figure 4 shows that the respiration of the macrodecomposers is very small in the alpine coniferous shrub and in the subalpine coniferous forest ecosystem and it increases with rise of temperature and reaches the maximum in the tropical rain forest. It also shows that the ratio of respiration of the macrodecomposers to that of the mesofauna is very small in the alpine coniferous shrub and the subalpine coniferous forest, but it increases southwards and becomes about 1:1 in the tropical lowland rain forest ecosystem. The small amount of respiration in the alpine and the subalpine ecosystem where the biomass is not so small, is naturally due to low temperature and short growing period, as shown in Table 1, while the middling amount of respiration in the tropical lowland rain forest ecosystem where the biomass is least is due to high temperature lasting throughout the year. The temperature-respiration relation shown in Figure 2 is directly related to the above phenomena. The results obtained in and near Mt. Kenya (Fig. 5) show that the equatorial highland forest ecosystem maintains a large amount of biomass, especially of macrofauna, and that the yearly amount of respiration is also high owing to the constant temperature with plentiful rainfall. The abundance of the macrofauna and its high activity give rise to the well-developed particulate structure of the soil which is in sharp contrast to the concrete structure of savannah soil in the lowland of Kenya where no *Neooligochaeta* was found and the number and biomass of macrodecomposers are very small, being 18 and 0.63 g per square metre.

TURNOVER RATE AND EFFICIENCIES

A turnover rate (respiration/biomass) of the soil fauna, primary net production, amount of annual litter supply, the ratios of respiration of the soil fauna/primary net production, and of respiration of the soil fauna/litter supply, in the different forest ecosystem types were calculated as shown in Table 7. The turnover rate R/W increases with rise of temperature and is least in the alpine coniferous shrub ecosystem and largest in the tropical lowland rain forest ecosystem where the biomass of the soil fauna is the least of all the ecosystems concerned. The ratio of respiration of the soil fauna/net primary production, is large in temperate and subtropical ecosystems, middling in the alpine and sub-

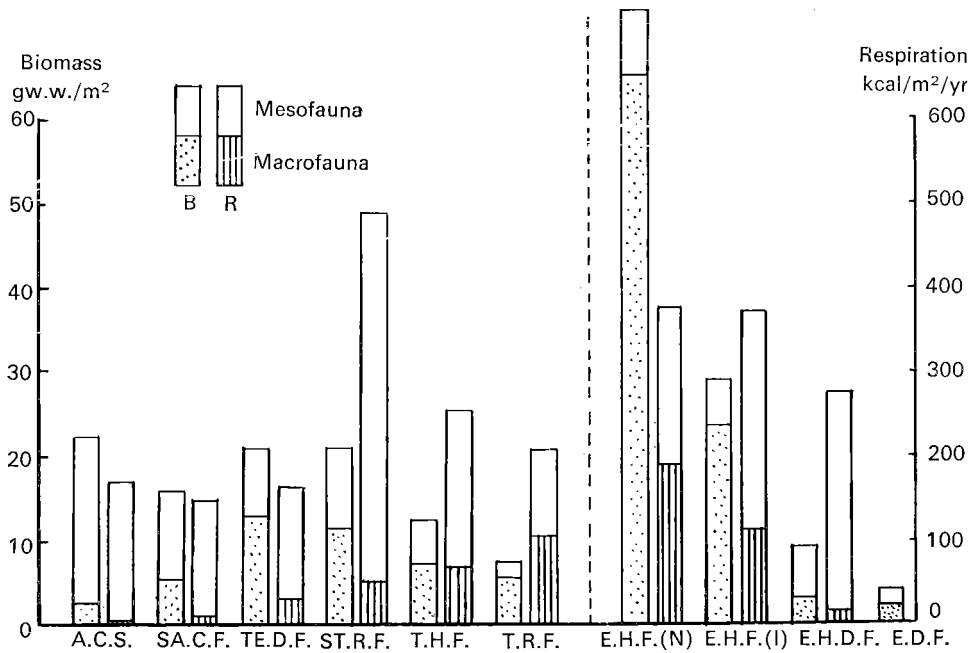


FIG. 5. The biomass of the total macrofauna (dotted) and the mesofauna (white, left), and the respiratory metabolism of the macrodecomposers (hatched) and the mesofauna (white, right) in the four ecosystem types of Kenya in east Africa in comparison with those in the six ecosystem types of Japan and south-east Asia.

alpine ecosystems and very small in the tropical lowland rain forest ecosystem. The same quantitative relation is seen in the ratio of respiration of the soil fauna/litter supply. These two ratios are proportional to the importance of the role played by the soil fauna in the decomposition of forest litter. It seems that this role of the soil fauna is relatively small in the tropical rain

forest and relatively large in the subtropical rain forest and also in the alpine coniferous shrub ecosystem where the activity of the soil microbe is relatively small. The study on the mechanism of the quick disappearance of litter in the tropical rain forest and the thick accumulation of organic matter and subsequent carbonification in colder ecosystems is now being made,

TABLE 7. Net primary production; litter supply; ratio of respiration of the soil fauna to net primary production, to litter supply, and to the total biomass of the macrodecomposers and mesofauna

	A.C.S. ¹	S.A.C.F.	T.E.D.F.	S.T.R.F.	T.H.F.	T.R.F.	E.H.F.(N)	E.H.F.(I)	E.H.D.F.	T.D.F.
Net primary production in kcal/m ² /yr	5 000-7 500	5 500	2 500-5 000	10 000		15 000				
Litter supply in kcal/m ² /yr		2 153	1 750	5 500		23 000				
Biomass of the total soil fauna in kcal/m ²	28	20	26	26	15	9	91	36	12	6
Resp. metabolism of the soil fauna in kcal/m ² /yr	171	144	166	490	254	207	378	371	273	
Resp./Net primary production	0.03-0.02	0.03	0.07-0.03	0.05		0.01				
Resp./Litter supply		0.07	0.09	0.09		0.009				
Respiration/Biomass	6.1	7.2	6.4	18.8	16.9	23.0	4.2	10.3	22.8	

1. See Table I.

and should be accelerated by collaboration of the plant, animal and microbial ecologists.

CONCLUSION AND SUMMARY

A trial was made of an extensive study on biological regionality in terms of biomass and respiratory metabolism of the soil fauna, taking nine kinds of forest ecosystem types into consideration.

It was found that the amount of community metabolism in a year is largest in the subtropical (warm temperate) rain forest ecosystem, owing to the large amount of biomass and the high temperature, and that in the tropical lowland rain forest ecosystem the biomass, the ratio of yearly respiration to net primary production and to the amount of litter supply are the least of all the ecosystem types considered. The turnover rate (respiration/biomass) of the soil fauna was largest in the tropical rain forest and least in the alpine coniferous

shrub ecosystem. Results concerning the relation of the macrofauna and the mesofauna are summarized in Figure 4.

The methodology for a study of this kind was examined, and the following technical problems were pointed out as critical at the present time.

The data on the metabolism of an individual animal, including food consumption of every life-form group must be completed.

To clarify the role of the soil fauna in an ecosystem it is necessary to carry out a study on one set of the soil fauna, including at least the macrofauna, Nematoda, Enchytraeidae and Meso-arthropoda. A study of only one part of these is of little value for ecosystem analysis.

A study covering one set of soil fauna in every major ecosystem in the world is required, hence it has become necessary to standardize the classification of major ecosystem types.

Data on net primary production and litter supply and microbial decomposition of litter are indispensable.

Résumé

Régionalité biologique de la faune du sol et son importance dans les écosystèmes forestiers (Y. Kitazawa)

La présente communication est un essai d'étude extensive de la régionalité biologique en termes de biomasse et de métabolisme respiratoire de la faune du sol, en relation avec le climat, la productivité primaire nette, la quantité de litière forestière, la vitesse de recyclage; pour ce faire, neuf types majeurs d'écosystèmes forestiers ont été pris en considération, dont la nomenclature et les principales caractéristiques sont rassemblées au tableau 1; ils vont des forêts alpines de conifères du Japon septentrional aux forêts tropicales caducifoliées de Thaïlande et aux forêts équatoriales d'altitude du Kenya.

Les endroits de récolte furent choisis de la meilleure qualité et en nombre aussi grand que possible pour obtenir une valeur moyenne de la biomasse de la communauté pédofaunique pour chaque type d'écosystème; pour rendre bien clair le rôle de la pédofaune dans l'écosystème, il est nécessaire d'en récolter, par des techniques diverses (triage à la main, entonnoirs de Baermann, Nielsen, Tullgren), les groupes constituants les plus importants classés selon leur taille et leur forme de vie; c'est la macrofaune (macrodécomposeurs et macropredateurs) et la mésofaune (nématodes, enchytraeides et mésoarthropodes): tableaux 2, 3, 4 et 5.

La respiration, mesure générale de l'activité communautaire, a été calculée à partir de données de la littérature exprimant pour chaque forme de vie sa vitesse respiratoire en fonction du poids moyen du corps.

Les résultats sont de trois ordres.

Régionalité biologique en termes de composition faunistique, formes de vie, nombres et biomasses respectives (tableaux 2, 3 et 4)

La figure 3 montre que la biomasse totale est la plus grande dans les forêts tempérées et subtropicales, et plus basse dans les forêts ombrophytes de plaine, où la couche de litière et d'humus est très mince; une biomasse totale relativement importante dans les forêts alpines et subalpines est liée à une accumulation épaisse de litière et d'humus.

Au Japon comme en URSS, la biomasse moyenne de la pédofaune est plus importante dans les forêts de feuillus caducifoliées (100 g/m²) que dans les forêts de conifères (20 g/m²).

La figure 4 montre que la biomasse de la macrofaune est la plus basse dans les alpages de conifères, augmente avec la température et atteint un maximum dans les forêts tempérées et subtropicales, décroît dans les forêts tropicales et atteint un autre minimum dans les forêts tropicales ombrophytes de basse altitude; par contre, la biomasse de la mésofaune est maximale dans les régions alpines et subalpines, elle présente des valeurs modérées dans les régions tempérées et subtropicales, et décroît dans la région tropicale pour atteindre un minimum dans la forêt de plaine.

Régionalité biologique en termes de respiration communautaire de la pédofaune (tableau 5)

La figure 3 montre que la respiration communautaire de la pédofaune est faible en région alpine, subalpine ou tempérée, nonobstant une biomasse assez élevée

(température basse et période de croissance courte); elle augmente avec la température et atteint son pic dans la forêt de pluie subtropicale, et décroît à nouveau dans les régions tropicales, où les valeurs sont cependant relativement importantes malgré une biomasse très faible, à cause d'une température élevée durant toute l'année.

La figure 4 donne les variations régionales pour les macrodécomposeurs de la mésofaune.

Les résultats obtenus dans la région du mont Kenya (fig. 5) dénotent l'existence d'une macrofaune importante de haute activité respiratoire, ce qui est dû à une température et une pluviosité constantes.

Vitesse de recyclage et efficacité

La vitesse de recyclage (respiration/biomasse) de la pédofaune, les rapports de la respiration du sol à la productivité primaire nette et à la quantité de litière, dans les divers types d'écosystèmes, sont calculés au tableau 7.

La vitesse de recyclage augmente assez régulièrement avec la température.

Le rapport respiration du sol / productivité primaire nette, de même que le rapport respiration du sol / litière, est élevé dans les écosystèmes tempérés et subtropicaux, moyen dans les écosystèmes alpins et subalpins, et extrêmement bas dans la forêt de pluie de basse altitude. Ces deux rapports sont inversement proportionnels à l'importance du rôle joué par la pédofaune dans la décomposition de la litière forestière.

Il ne faut pas perdre de vue que l'activité de la pédofaune a pour complément celle de la pédoflore, et que ces deux types de communautés collaborent à la disparition rapide de la litière en forêt tropicale humide comme à l'accumulation de matière organique dans les écosystèmes des régions froides. Toutes leurs activités dépendent de la litière, et, partant, de la productivité primaire nette.

Il en découle que la connaissance des mécanismes globaux du recyclage de la matière organique de l'écosystème se développera rapidement s'il s'instaure une collaboration entre phytoécologistes, zoocologistes et microbiocologistes.

Bibliography / Bibliographie

- AALTONEN, V. T. 1948. *Boden und Wald*. Berlin, Hamburg, Paul Parey.
- BERTHEZ, P. 1963. Mesure de la consommation d'oxygène des Oribatides (Acaréens) de la litière des forêts. In: J. Doeksen, and J. Van Der Drift (eds.), *Soil organisms*, p. 18-31. Amsterdam, North Holland.
- BURGES, A. 1957. The decomposition of organic matter in the soil. In: A. Burges and R. Raw (eds.) *Soil biology*, p. 479-92. London, New York, Academic Press.
- BYZOVA, J. B. 1965. Comparative rate of respiration in some earthworms (Lumbricidae oligochaeta). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, vol. 2, p. 207-16.
- . 1967. Respiratory metabolism in some millipedes (Diplopoda). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, vol. 4, p. 611-24.
- ; PROKOPEVA, M. G. 1967. Nekotorye dannye po gazoobmenu licinok *Bibio marci* L. (Bidionidae, Diptera). *Pedobiologia*, no. 7, p. 215-9.
- DUNGER, W. 1968. Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues. Ein Beitrag zur pedobiologischen Standortdiagnose. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, vol. 43, part. 2.
- ENGELMAN, M. D. 1961. The role of soil Arthropoda in the energetics of an old field community. *Ecol. Monogr.*, vol. 31, p. 221-38.
- GHILAROV, M. S. 1967. Abundance, biomass and vertical distribution of soil animals in different zones. In: K. Petrusiewicz, (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, p. 695-708. Warszawa and Krakow, Panstwowe Wydawnictwo Nauk.
- HALE, W. G. 1967. Collembola. In: A. Burges, and F. Raw, (eds.), *Soil Biology*, p. 397-411. London and New York, Academic Press.
- HEALEY, I. N. 1967a. The energy flow through a population of soil Collembola. In: K. Petrusiewicz, (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, p. 695-708. Warszawa and Krakow, Panstwowe Wydawnictwo Nauk.
- . 1967b. The population metabolism of *Onychiurus procampatus* Gisin (Collembola). In: O. Graff, and J. E. Satchel (eds.), *Progress in soil biology*, p. 127-37. Amsterdam North Holland; Braunschweig, Vieweg.
- ITO, Y. 1964. Preliminary studies in the respiratory energy loss of a spider, *Lycosa pseudoannulata*. *Res. Popul. Ecol.*, vol. 6, p. 13-21.
- KIMURA, M. 1960. Primary production of the warm-temperate laurel forest in the southern part of Kyushu, Japan. *Misc. Rep. Res. Inst. nat. resour.* Tokyo, vol. 52/53, p. 36-47.
- . 1963. Dynamics of vegetation in relation to soil development in northern Yatsugatake Mountains. *Jap. J. Bot.*, vol. 18, p. 255-87.
- KIRA, T.; SHIDEI, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, vol. 17, p. 70-87.
- KITAZAWA, Y. 1967. Community metabolism of soil invertebrates in forest ecosystems of Japan. In: K. Petrusiewicz (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, p. 649-61. Warszawa and Krakow, Panstwowe Wydawnictwo Nauk.
- ; KOBAYASHI, S. 1958. Animal ecology of Shimokita Peninsula with special reference to the soil Invertebrata. *Misc. Rep. Res. Inst. nat. resour. Tokyo*, vol. 46/47, p. 110-21. (In Japanese.)
- ; KURASAWA, H.; NAKAMURA, M. 1960. Ecology of soil animals of the southern part of Osumi Peninsula, Kyushu, Japan. *Misc. Rep. Res. Inst. nat. resour. Tokyo*, nos. 52/53, p. 57-67. (In Japanese.)
- ; ———; KONDO, M. 1961. Ecology of soil animals of

- the primeval forest of Mt. Takakuma and Mt. Kirishima. *Misc. Rep. Res. Inst. nat. resour. Tokyo*, nos. 54/55, p. 110-20. (In Japanese.)
- ; —; TAKADA, T. 1954. Animal ecology of Ozegahara Moor and adjacent districts. *Ozegahara. Tokyo*, p. 625-80. (In Japanese.)
- ; SAITO, S.; NAKAMURA, M. 1964. Animal communities of primeval ecosystems of Mt. Tanzawa. *Scientific Report of Mt. Tanzawa and Mt. Oyama*, p. 255-91. Government of Kanagawa Prefecture. (In Japanese.)
- KÖPPEN, W. 1930. *Grundriss der Klimakunde*. Berlin.
- KURCHEVA, G. F. 1964. Wirbellose Tiere als Faktor der Zersetzung von Waldstreu. *Pedobiologia*, no. 4, p. 7-30.
- LINDEMAN, R. L. 1942. Trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, vol. 23, p. 399-418.
- MACFADYEN, A. 1963a. *Animal ecology, aims and methods*. London, Pitman.
- . 1963b. The contribution of the microfauna to total soil metabolism. In: J. Doeksen and J. Van Der Drift (eds.) *Soil organisms*, p. 3-17. Amsterdam, North Holland.
- . 1967. Methods of investigation of productivity of invertebrates in terrestrial ecosystems. In: K. Petruszewicz (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, p. 383-412. Warszawa and Krakow, Panstwowe Wydawnictwo Nauk.
- NAKAMURA, M. 1965. Bio-economics of some larval populations of pleurostict Scarabaeidae in the flood plain of the River Tamagawa. *Jap. J. Ecol.*, vol. 15, p. 1-18.
- NIELSEN, C. O. 1961. Respiratory metabolism of some populations of enchytraeid worms and freelifving nematodes. *Oikos*, vol. 12, p. 17-35.
- O'CONNOR, F. B. 1967. The Enchytraeidae. In: A. Burges and F. Raw (eds.), *Soil biology*, p. 213-57. London and New York, Academic Press.
- PHILLIPSON, J. 1962. Respirometry and the study of energy turnover in natural systems with particular reference to harvestspiders (Phalangiida). *Oikos*, vol. 13, p. 311-22.
- . 1967. Studies on the bioenergetics of woodland Diplopoda. In: K. Petruszewicz (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, p. 679-85. Warszawa and Krakow, Panstwowe Wydawnictwo Nauk.
- ; WATSON, J. 1965. Respiratory metabolism of the terrestrial isopod *Oniscus asellus* L. *Oikos*, vol. 16, p. 78-87.
- SAITO, S. 1965. Structure and energetics of the population of *Ligidium Japonicum* (Isopoda) in a warm-temperate forest ecosystem. *Jap. J. Ecol.*, vol. 15, p. 47-55.
- . 1967. Productivity of high and low density populations of *Japonaria laminata armigera* (Diplopoda) in a warm-temperate forest ecosystem. *Res. Popul. Ecol.*, vol. 9, p. 153-66.
- . 1969. Energetics of isopod populations in a forest of central Japan. *Res. Popul. Ecol.*, vol. 11, p. 229-58.
- SATCHELL, J. E. 1967. Lumbricidae. In: A. Burges and F. Raw (eds.), *Soil biology*, p. 259-322. London, New York, Academic Press.
- SCHIMPER, A. F.; FABER, F. C. 1935. *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Jena, Fischer.
- TEAL, J. M. 1957. Community metabolism in a temperate cold spring. *Ecol. Monogr.*, vol. 27, p. 283-302.
- ZINKLER, D. 1966. Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Apterygota) und anderen Bodenkleinarthropoden. *Z. vergl. Physiol.*, vol. 52, p. 99-144.

VI Nutrients and
nitrogen cycling

VI Cycle des éléments
biogènes
et cycle de l'azote

Investigations on cycling of bioelements in forests of central Europe (preliminary results of the Solling project)

B. Ulrich

Institute of Soil Science and Forest Nutrition of Göttingen
University, Hann-Münden (Federal Republic of Germany)

CONTENTS

The spatial inhomogeneity of the site
Time functions
The concept of steady state
Calculation of bioelement uptake by a stand
Bioelement concentration in litter
Bioelement concentrations in canopy drip and stem flow
Bioelement fluxes in a spruce stand
Characterizing ecosystems by means of fluxes
Conclusions
Résumé
Bibliography/Bibliographie

In the Solling project the following steps in the nutrient cycle of a mature beech and spruce stand are investigated:

1. Biogen element cycling in combination with litter fall.
Method: Ash analysis of litter samples in connexion with determination of litter production.
2. Biogen element cycling in combination with canopy drip.
Method: Inorganic chemical analysis of canopy drip, stem flow and rain water outside the forest in connexion with determination of precipitation, interception and stem flow.
3. Displacement of biogen elements within the soil in combination with soil water movement.
Method: Inorganic chemical analysis of the saturation extract of monthly drawn soil samples and of the water drawn from tension lysimeters in various soil depths in connexion with determination of water flow rates in the soil.
4. Accumulation of biogen elements in various age classes of beech and spruce stands at the same site in order to calculate production spectra (according to Mar-Møller) for the various biogen elements.
Method: Ash analysis of various parts of trees in connexion with measurements of primary productivity.

As far as possible, the following elements are considered: H, Na, K, Ca, Mg, Al, Fe, Mn, Zn, N, P, SO_4 , Cl, Si. The investigations are combined with statistical investigations concerning the minimum requirements for experimentation. In all cases the first year of complete measurement will be 1969, so that at the time of writing preliminary results had been obtained. In the following, I will deal therefore mainly with some selected, theoretical aspects of the aim of the investigations rather than attempt to report statistically significant figures.

THE SPATIAL INHOMOGENEITY OF THE SITE

One problem connected with all ecological measurements is the question of site homogeneity. In spite of the fact that, in the case of the Solling project, the soil was mapped before selecting the experimental areas in order to minimize soil-borne inhomogeneities, the soil data show a great variance for mixed samples within one experimental area: for the data characterizing nutrient capacity and nutrient intensity in soil, the standard deviation between parallel samples differs between 2 per cent for pH-value and Schofield's potentials, 5 to 10 per cent for C/N-ratio and phosphate storage per ha, 15 to 20 per cent for C- and N-storages per ha, and up to 60 per cent for storages of exchangeable cations in the case of H and Na. The results agree in principle with the results of Ball and Williams (1968) which conclude the necessity to consider the importance of spatial variability in any ecological study.

A main transport medium within the cycle of bioelements is water. It is a well-known fact, again demonstrated in Figure 1, that rainfall distribution at the forest floor shows a considerable variation, being higher in mature stands than in younger ones and in beech stands than in spruce stands.

This spatial inhomogeneity of the site, as demonstrated here only for a few parameters, makes necessary the use of statistics for the comparison of different sites.

TIME FUNCTIONS

At the same time the spatial inhomogeneity limits the investigation of time functions at the site. One has to be extremely careful, and to include the use of statistics, if the time dependency of any variable like pH, capacity and intensity parameters in the soil or cycling rates of bioelements are under investigation. For characterizing an ecosystem it seems justified to use only mean annual cycling rates or mean precipitation and soil data and to consider the variation within one year as being of statistical significance only. We know that the latter is not true and that for various variables real time functions exist. But in many cases the time dependency of variables is caused primarily by physiological facts and thus provides little help for characterizing ecosystems. It seems advisable to place the investigation of time functions at the border line of physiological investigations and to restrict ecological investigations initially to mean annual cycling rates of bioelements.

THE CONCEPT OF STEADY STATE

The study of bioelement cycling at the site requires a soil-plant system in a steady state. For a coniferous

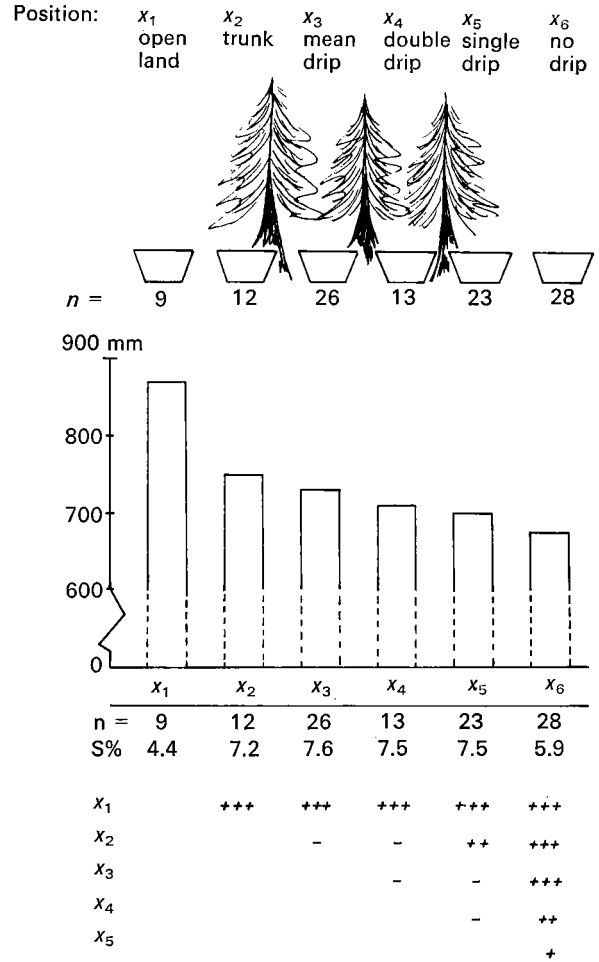


FIG. 1. Precipitation distribution in a spruce stand:

- x_1 open land
- x_2 near the trunk
- x_3 medium crown region
- x_4 under two overlapping crowns
- x_5 outer crown region
- x_6 free of crown but within the stand.

forest of trees of the same age, it is known that the litter production, B , from trees between 30 and 100 years remains constant; for a site of normal productivity a mean litter production, \bar{B} , of 3,000 kg/ha per year is usually assumed:

$$\frac{\bar{B}}{t} = \text{constant} = 3,000 \text{ kg/ha per year.} \quad (1)$$

From eq.(1) it follows that

$$d\bar{B}/dt = 0, \quad (2)$$

which means a steady state for litter fall. The litter fall can be expressed as a flux where all fluxes are calculated for 1 ha and 1 year:

$$\bar{I}_B = \text{constant} \simeq 3,000 \text{ kg.} \quad (3)$$

The facts as such have been known since the end of the last century, the only uncommon factor in this presentation being the formulation as flux and the derivation that a steady state prevails. But from these two statements we may conclude:

1. For characterizing the steady state of an ecosystem, year-long experiments for calculating mean annual fluxes are more important than short-time experiments including other investigations like time functions.
2. For many of the natural or man-made types of forest vegetation steady states can be postulated for distinct time intervals. Ecological research should also be directed towards definition of time intervals for which a steady state can be assumed.
3. In a steady state many fluxes are combined with each other by simple relations.

CALCULATION OF BIOELEMENT UPTAKE BY A STAND

The last statement may be demonstrated by deriving the equations for calculation of bioelement uptake by a stand.

If in a steady state the mean litter fall and the mean needle amount of the stand is constant, it follows that the mean yearly formation of needles must be equal to the mean yearly litter fall.

From this it can be concluded that the mean needle amount of a stand can be calculated if the mean litter fall and the fractions of needles of different age are known.

Furthermore, the calculation of bioelement uptake is possible. If \bar{B} = mean litter fall, c_B = mean bioelement content of the litter, \bar{H} = mean increment, c_H = mean bioelement content of the increment, we can write:

$$(\bar{I}_B \times \bar{c}_B) + (\bar{I}_H \times \bar{c}_H) = \bar{I}_{A'} \quad (4)$$

where A'' should be called the net bioelement uptake in the shoots. Calculations of this type have been published (e.g., Ehwald, 1957; Madgwick and Ovington, 1959). For calculation of the total bioelement uptake we have to take into account other processes of bioelement cycling, the most important probably being crown washout (N-K):

$$\begin{aligned} \bar{I}_A = & (\bar{I}_B \times \bar{c}_B) + (\bar{I}_H \times \bar{c}_H) \\ & + (\bar{I}_K \times \bar{c}_K) - (\bar{I}_N \times \bar{c}_N) \end{aligned} \quad (5)$$

where A' seems to be a relatively good approximation to the bioelement flux passing from the roots into the shoots. The crown washout K-N is here determined by the difference in bioelement fluxes between canopy drip (K) and open land N, which may not be true for all elements and at all sites.

BIOELEMENT CONCENTRATION IN LITTER

The main purpose of the Solling project in relation to bioelement fluxes is the collection of primary data like bioelement concentration in the various transport media (litter, canopy drip, stem flow, wood and bark), and the measurement of the variability of these bioelement concentrations in respect to age of the stand, collection periods within one year and different years. Table 1 gives a survey of the data for litter. A comparison of bioelement concentrations with data from the literature shows that beech litter in Solling has relatively high contents of N, Na, K, Mg and P, whereas Ca is relatively low. The spruce litter of Solling seems to be relatively low in Ca, Mg and P, high in Si, Mn, Al and Fe. These differences may reflect different site characteristics (highly acid soils in Solling) as well as different climatic conditions and different tree species.

The data have been subjected to analysis of variance; the F-test for differences between different old stands ("stands"), different collection dates ("dates") and different years (1967, 1968); the whole is set out in Table 1. It can be seen that for spruce, under the same climatic conditions and grown on comparable soils, significant differences for most elements exist between stands of different age. We have to test whether or not this is due to changes in the mean age of the needles composing the litter, since strong relationships exist between bioelement concentration in needle and needle age. The difference between collection dates is not significant for most elements. Samples for determining bioelement concentration in spruce litter can therefore be taken at any time during the main litter fall periods; there is no need to sample for a complete year to obtain safe information about element concentration.

For beech, only a few effects are significant (see above). The data for the calculation of bioelement flux by litter were already available, for one stand only; these data are also listed in Table 1.

BIOELEMENT CONCENTRATIONS IN CANOPY DRIP AND STEM FLOW

The bioelement concentrations in canopy drip and stem flow as listed in Table 2 extend over autumn and part of the winter period of 1968/69, therefore they do not correspond to mean annual values; nevertheless they do reflect such values. It can be seen from the table that in the case of canopy drip the differences between open land (pasture), beech and spruce ("places") as well as differences between collecting periods are highly significant, with the exception of N. In comparison to rain on open land, the element concentrations in canopy drip are higher, and are greater in spruce than in beech. For spruce, potassium is enriched by a factor of 92 (a value which is uncommon and is caused by the

TABLE 1. Bioelement content in litter of spruce (*Picea excelsa*) and beech (*Fagus sylvaticus*) (data of Solling project according to Pavlov, unpublished)

	Na	K	Ca	Mg	Al	Fe	Mn	Zn	N	P	Si
Spruce											
Dry matter (g/kg)	0.25	2.65	4.49	0.39	0.28	1.09	2.00	0.14	12.17	1.13	14.69
F-test "stands"	+++	n.s.	+++	n.s.	+++	+++	+++	n.s.	+++	n.s.	+++
F-test "dates"	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	+++	+	n.s.	n.s.	+	+	n.s.
Beech											
Dry matter (g/kg)	0.24	6.37	5.40	0.49	0.17	0.39	1.97	0.08	16.53	1.36	5.48
F-test "stands"	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
F-test "dates"	+	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
F-test "years"	n.s.	+	+	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Beech											
B1 (kg/ha)	0.90	10.35	16.82	1.55	0.62	1.66	6.66	0.41	64.44	4.38	17.73

TABLE 2. Bioelement concentration in canopy drip and stem flow (data from Solling project)

	Rain	Canopy drip		F-test		Stem flow		
	Pasture	Beech	Spruce	"Places"	"Dates"	Beech F-test		
	(μ mol/l)	(μ mol/l)	(μ mol/l)			μ mol/l	Trees	"Dates"
<i>n</i>	3	3	3	3	4	1	3	42
H	135	209	725	+++	+++	832	+++	+++
Na	50	84	127	+++	+++	132	+++	+++
K	2	105	184	+++	+++	227	+++	+++
Ca	24.6	104	212	+++	+++	150	+++	+++
Mg	7.4	22.8	40.7	+++	+++	37	+++	+++
Al	3.4	13.4	32.8	+++	+++	22	n.s.	+++
Fe	1.09	4.7	10.1	+++	+++	14	n.s.	+++
Mn	0.23	8.8	24.3	+++	+++	17	+++	+++
N	132	199	259	n.s.	n.s.	158	+++	+++
S	155	332	879	+++	+++	887	+++	+++
P	0.80	1.57	2.56	+++	+++	0.82	+++	+++
Cl	65	126	178	+++	+++	179	+++	+++

extremely low K-concentration in rain during the collection period), whereas the factor for Na is only 2.5. Al, Fe and Mn are enriched by factors around 10, H and S_0_4 by factors around 5.

In stem flow (measured only for beech) the mean element concentration is quite similar to spruce and shows again for most elements significant variation between three trees of different trunk diameter as well as between different collection periods.

The highly significant variation due to collecting periods can be explained: as demonstrated in Figure 2 for the cation equivalent sum of stem flow, there exists a relationship between element concentration in stem flow, expressed in μ val/l, and flux density of stem flow, expressed in mm per single shower. The relationship is of a hyperbolic nature, approaching the cation equiv-

alent sum in rain of open land for high flux densities of stem flow, and reaching extremely high cation equivalent sums for very low flux densities of stem flow.

BIOELEMENT FLUXES IN A SPRUCE STAND

Since the investigations in the Solling project are not yet evaluated for the calculation of bioelement fluxes, an example from an earlier pilot experiment (Ulrich 1966) will be used to demonstrate the results. In Table 3 the bioelement fluxes are listed in g-atom/ha for rain water of open land (N), canopy drip (K), crown washout (K-N), litter (B) and increment (H). From these data the bioelement uptake in the shoots A' is calculated.

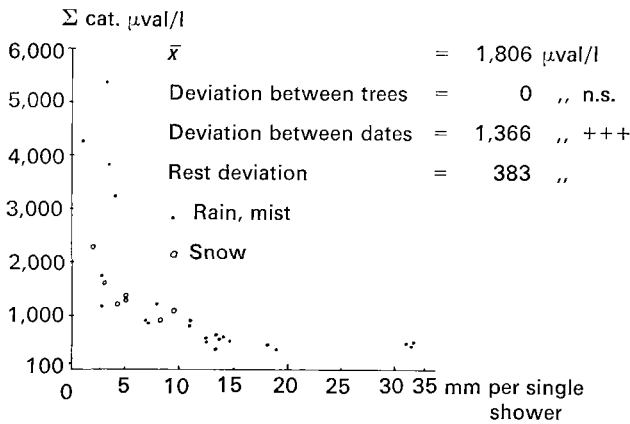


FIG. 2. Relations between cation equivalent sum and single shower intensity for beech stem flow (data of Solling project, September 1968 to April 1969).

For better interpretation of results a cycling factor $f(U_i)$ and a washout factor $f(U_a)$ are calculated according to

$$f(U_i) = (B + K - N)/A', \quad (6)$$

$$f(U_a) = (K - N)/(B + K - N), \quad (7)$$

where the cycling factor gives an estimate of the importance of cycling in relation to uptake, and the washout factor gives an estimate of the importance of crown washout relative to total cycling. The data indicate that 73-93 per cent of bioelements taken up reach the forest floor again in the same year. The cycling of P and N occurs mainly by litter fall, whereas the cycling of cations is mainly due to crown washout.

This interpretation should be looked at as a first approximation, because no experiment was undertaken to measure separately the influx of bioelements into the canopy drip from aerosol and dust leaf deposits.

Another influx seems to exist from the SO_2 resp. SO_3 in the air into the water films on leaves and pore spaces in bark, the gas being dissolved in the water. The size of influxes of this kind into the bioelement fluxes at the site should be known before flux data are interpreted

in relation to ion uptake or other physiological processes. The interpretation given above is therefore more a demonstration of working methods than a postulation of facts.

CHARACTERIZING ECOSYSTEMS BY MEANS OF FLUXES

The question remains as to which fluxes are helpful in characterizing ecosystems.

From the point of view of a soil scientist, I would like to state very clearly that probably the only relevant measure for soil productivity will be the bioelement, water and—if restricted to the root zone—air fluxes, respectively the soil factors which control these fluxes. There is no great sense in correlating soil data like capacity or intensity parameters of various kinds with yield or annual increment directly. Correlations of this type may be of value for a strongly stratified material, where the main soil factors are identical and only a few vary. In less stratified material correlations of this type yield no information, or information which is hard to interpret, especially if statistical methods like the Factor Analysis are used.

Therefore a lot of theoretical and experimental work has to be done, starting with the measurement of bioelement fluxes at the site.

The next step should be the formulation of bioelement fluxes as a result of forces and conductivities:

$$I = -L \text{ grad } \psi. \quad (8)$$

This is difficult to achieve, because the forces are so far not definable in a strict physical or chemical manner. We have further to consider that the fluxes for bioelements are mainly of a passive character, which means that the bioelements are passively transported by litter fall or water streams. For fluxes passing through the soil surface, Mayer (unpublished) carried out a rough calculation of the entropy flow combined with the fluxes, using the preliminary data of the Solling project. The result shows that the entropy, expressed in $\text{cal.grad}^{-1}.\text{ha}^{-1}.\text{yr}^{-1}$, for the heat flux is of

TABLE 3. Bioelement cycling in a spruce stand on pseudogley (g-atom/ha)

	H	Na	K	Ca	Mg	Al	Fe	Mn	N	P	S
Open land (N)	510	174	122	226	49	35	14	3	929	22	1 178
Canopy drip (K)	5 138	382	1 275	1 444	340	370	102	28	1 173	18	6 601
Crown washout (K - N)	4 628	208	1 153	1 218	291	335	88	25	244	-4	5 423
3,000 kg litter (B)	—	45	303	684	93	24	18	84	2 616	81	300
Increment (H)	—	?	100	400	60	—	—	—	900	30	?
Bioelement uptake in shoots											
$A' = (B + H - N)$	—	—	1 556	2 302	444	—	—	—	3 760	111	—
Cycling factor $f(U_i)$	—	—	0.93	0.83	0.86	—	—	—	0.76	0.73	—
Washout factor $f(U_a)$	—	0.82	0.79	0.64	0.76	0.93	0.93	0.23	0.09	0	—

the order of magnitude of 10^{10} , for the water flux of 10^9 , for the gas fluxes (CO_2 , O_2) of 10^7 , and for the bioelements fluxes of 10^2 to 10^4 . This means that heat and water fluxes through the soil surface may influence each other to a great degree, where the bioelement flux has no influence on water fluxes at all, but may be governed to a great extent by the water flux, a phenomenon which is usually called passive transport. It is therefore only possible to define the water flux according to eq.(8), which corresponds in this case to the Darcy equation. The bioelement fluxes are determined mainly by the flux of the transport medium and its bioelement concentration as exemplified in eq.(4) and eq.(5). Additional interactions between the elements in the flowing transport medium and the matrix, through which the flow occurs, must be taken into account.

It seems that no other practical way to define bioelement fluxes is available at that time. In this case the problem of relationships between flux density of transport medium and bioelement concentration requires attention. Again a simple case may be used to exemplify the problem:

In the investigations of stem flow of the beechstand we found a great variability of bioelement concentration between the different collection dates (11 collection dates within two months); the analysis of variance of the data resulted in highly significant differences for all bioelements except P. In such a case the mean annual bioelement concentration of the transport medium yields enough information to calculate the bioelement flux, at the experimental site, but not enough information to predict bioelement flux at a

different site with sufficient accuracy. For such a prediction we should know the source of variability as demonstrated in Figure 1 for the variation of cation equivalent sum in stem flow. Knowledge of this relationship, of the relationship between precipitation intensity and stem flow, and of the precipitation intensities at the site under question should allow the prediction of bioelement fluxes by stem flow of that site.

I hope to have demonstrated that, in addition to the measurement of mean annual transport medium fluxes and bioelement concentrations, additional investigations about the ultimate causes of observed variabilities are necessary. This can often be done by measuring the flux at different times and for short time intervals. In investigations of this kind, one should bear in mind that the time function itself is no explanation, but itself requires explanation.

CONCLUSIONS

To stress the need for measuring bioelement fluxes would be redundant at this congress. But we should bear in mind that the bioelement fluxes we measure are not the final purpose of our investigations. We should reflect about equations which enable the calculation of bioelement flux at any site and we should try to correlate bioelement fluxes with growth parameters so as to find a pragmatic answer to the unsolved problem of explaining growth by the combination of different site factors.

Résumé

Recherches sur le cycle des éléments nutritifs dans les forêts d'Europe centrale (B. Ulrich)

Dans le projet Solling, les stades suivants du cycle des éléments nutritifs dans une hêtraie adulte et dans une plantation d'épicéas font l'objet de recherches:

1. Cycle des éléments biogènes en rapport avec la chute de la litière.
2. Cycle des éléments biogènes en rapport avec l'écoulement (*stem flow*) et l'égouttement (*canopy drip*).
3. Déplacement des éléments biogènes en rapport avec les mouvements d'eau dans le sol.
4. Accumulation d'éléments biogènes dans des classes d'âge variées de *Fagus* et *Picea* du même site et, à partir de là, calcul des spectres de productivité selon Mar-Møller pour les différents éléments.

Ces travaux sont à peine commencés, et l'on ne dispose guère que de deux mois d'observations.

C'est pourquoi, dans cette communication, l'accent

est mis principalement sur certains aspects plus théoriques des buts poursuivis dans les recherches en question:

Inhomogénéité spatiale du site. Même à Solling, où le site a été choisi après enquête pédologique afin de réduire au minimum une possible hétérogénéité, on trouve une hétérogénéité spatiale du sol qui peut être importante pour certains facteurs, comme par exemple le stockage de C, N et surtout des cations échangeables H^+ et Na^+ . De même, la distribution de l'eau de précipitation à la surface du sol forestier montre une variation considérable (fig. 1), qui est plus forte pour les peuplements adultes et pour les peuplements de *Fagus*.

Fonctions du temps. Il existe des variables dépendant du temps, mais elles ont souvent des causes physiologiques, et dans l'état actuel servent peu à caractériser

l'écosystème, de sorte qu'il est sage de s'en tenir à des moyennes annuelles.

Concept de stabilité (steady state). L'étude du cycle des éléments biogènes dans un écosystème exige un système plantes-sol en équilibre stable. La caractéristique et la définition de l'état d'équilibre sont choses importantes; l'intervalle de temps pendant lequel on peut considérer que cette stabilité existe peut être postulé ou recherché écologiquement. A l'équilibre, beaucoup de flux sont reliés les uns aux autres par des relations simples.

Calcul de l'absorption des bioéléments par un peuplement forestier. A l'équilibre, le flux d'éléments passant de la racine aux pousses aériennes est donné avec une bonne approximation par la somme des bioéléments retenus dans l'incrément et de ceux qui sont restitués par la litière et par l'écoulement et l'égouttement.

Concentration des bioéléments dans la litière. Les valeurs trouvées à Solling pour la litière de *Fagus* et de *Picea* (tableau 1) comparées aux données de la littérature montrent des différences qui semblent refléter certaines particularités du site (sol très acide). Des analyses de variances ont été effectuées: test-F pour des différences entre peuplements d'âges différents (*stands*), pour des dates de récoltes différentes (*dates*) et pour des années différentes (*years*). Elles montrent que, pour *Fagus*, les différences ne sont pas significatives, que, pour *Picea*, des différences ne sont significatives qu'en ce qui concerne l'âge du peuplement, ce qui peut être dû à des différences dans l'âge moyen des feuilles. On peut donc récolter de la litière de *Picea* à un seul moment de chute importante, sans devoir échantillonner tout au long de l'année.

Concentration des bioéléments dans l'eau d'égouttement et d'écoulement. Les teneurs pour la période automne-hiver 1968-1969 sont données au tableau 2. Elles varient

significativement avec l'essence forestière et avec la période de la récolte. La figure 2 montre qu'il existe, pour l'écoulement chez *Fagus*, une relation de nature hyperbolique entre la concentration en cations et la densité du flux.

Flux de bioéléments dans un peuplement de Picea. L'auteur présente au tableau 3 les résultats obtenus en 1966 dans une expérience pilote pour le cycle des bioéléments dans un peuplement de *Picea*; les bioéléments sont exprimés en atome-g/ha. Les données indiquent que 73-93% des bioéléments absorbés retournent au sol la même année; le cycle de P et N se fait principalement par la litière, celui des cations par le lavage des couronnes. Un influx de S, dans les feuilles et les écorces, paraît provenir du SO₂ et SO₃ atmosphérique.

Caractérisation des écosystèmes au moyen des flux. La question n'est pas tranchée de savoir quel flux aide à caractériser les écosystèmes; le point de vue du pédologue est que les seules mesures valables pour établir la productivité du sol sont les flux de bioéléments, d'eau et d'air. C'est-à-dire que l'étude théorique et expérimentale des flux est à faire. On pourrait commencer par la formulation des flux des bioéléments comme le résultat de forces et de conductivités; pour des flux traversant la surface du sol, le flux de chaleur et le flux d'eau peuvent s'influencer réciproquement, tandis que le flux de bioéléments est gouverné par le flux d'eau (transport passif), avec cependant des interactions avec le substrat traversé.

Il faut rechercher les causes des variations de flux (en les mesurant à de courts intervalles) pour pouvoir appliquer les calculs à d'autres sites. Il faut chercher des corrélations entre le flux des bioéléments et des paramètres de croissance des plantes, afin de trouver une réponse pragmatique au problème non résolu de l'explication de la croissance par la combinaison de différents facteurs du site.

Bibliography / Bibliographie

BALL, D. F.; WILLIAMS, W. M. 1968. Variability of soil chemical properties in two uncultivated brown earths. *J. Soil Sci.*, vol. 19, p. 379-99.

EHWALD, E. 1957. Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. *S. B. dtsh. Akad. Landw.-wiss. Berlin*, vol. 6, no. 1.

MADGWICH, H. A.; OVINGTON, I. D. 1959. The chemical compo-

sition of precipitation in adjacent forest and open plot. *Forestry*, vol. 32, no. 14.

ULRICH, B. 1966. *Selectivity and discrimination in ion uptake under field conditions*, p. 121-7. Vienna, International Atomic Energy Agency. (Technical Report series no. 65.)

Nitrogen content, mineralization and cycling

H. Ellenberg
Institut für Geobotanik, Untere Karspüle 2,
Göttingen (Federal Republic of Germany)

After heat and water, nitrogen supply is the most important environmental factor limiting the productivity of green plants. But we still know very little about this factor, mainly because it is difficult to measure in relation to plant life and plant production. Most of the nitrogen present in the air and in the soil is not available for higher plants. Their roots can absorb it only in the form of ammonia or nitrate ions. In forests and other near-natural ecosystems, these ions are produced by micro-organisms decomposing dead protein and by special bacteria oxidizing the NH_4 to NO_3 (see Fig. 1). The nitrogen mineralized by micro-organisms is only a small part of the total amount of nitrogen in the soil (compare Figs. 3 and 4).

Vascular plants do not receive all the mineralized nitrogen (i.e. the gross N-mineralization, α , in Fig. 1) but only that part of it which is not used by other soil micro-organisms (the net N-mineralization, β). To measure the rate of net mineralization, it is not sufficient to determine the actual ammonia or nitrate content of the soil, this actual content being the more or less accidental difference between the net N-mineralization and the N-uptake by plant roots. In order to exclude root activity, one has to "incubate" samples of each soil horizon during a distinct time (e.g., 6 weeks). Using polyethylene bags and depositing these in the same soil horizon, i.e., under more or less natural conditions, one gets values representing the seasonal variation of net N-mineralization. In a tropical rain forest soil (Fig. 5) the N-mineralization proved to be fairly well related to the water content of the soil. In a temperate deciduous forest soil (Fig. 6) low temperatures also limit the net N-mineralization. Using the method indicated here, the N-mineralization rates correspond more or less to the nitrogen uptake by beech roots, these being most active in spring and late summer (Fig. 6).

In beech forest soil (and in many other forest soils) the net N-mineralization is highest in the uppermost

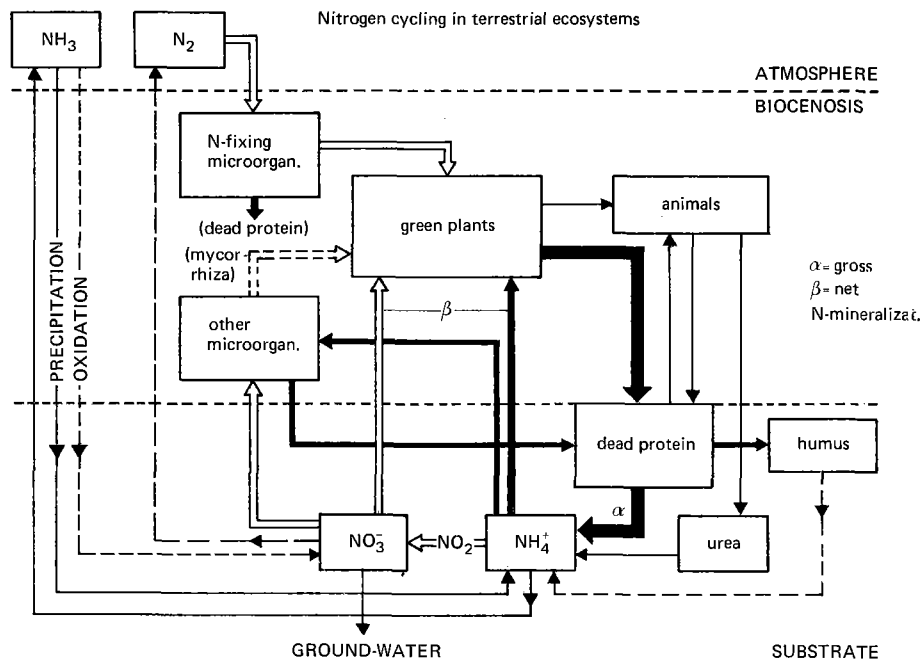
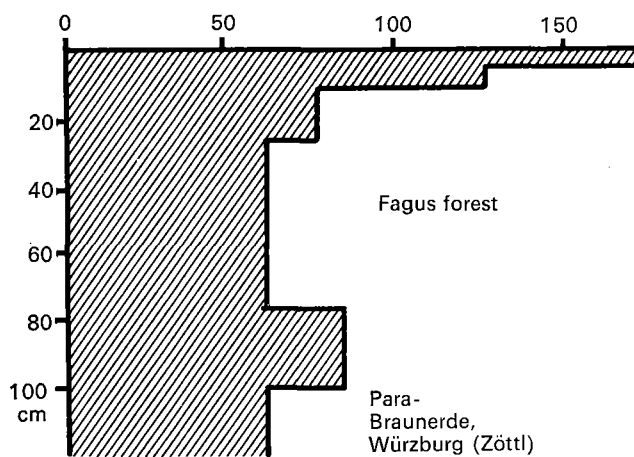
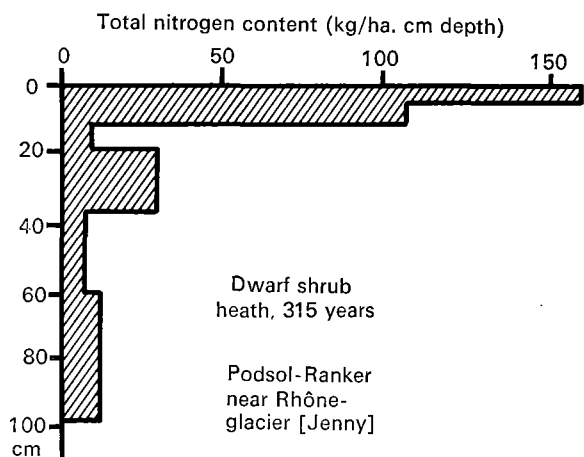


FIG. 1. Nitrogen cycling in terrestrial ecosystems.

centimeters of the soil (Fig. 4), i.e., in the F and H horizons. Most of the nitrogen accumulated in the deeper horizons in the form of stable humus (Fig. 1) can hardly be reactivated for plant production. Nevertheless, there seems to exist a relation between the total biomass of a plant formation (Table 1a) and the total nitrogen content of its soil (1b). This holds even for young soils such as the 315-year-old morainic soil represented in Fig. 2.

The mineral nitrogen supply as measured by the field incubating method normally corresponds fairly well to the primary productivity of the ecosystems (see Table 2). The most productive forests, meadows and cultures live

on soils with highest net N-mineralization, whereas coniferous forests, tundras and bogs represent minor or minimum values. Attention may be focused on the fact that the annual amount of N supply in temperate forests (Table 2b) by litter decomposition is nearly as high as that of fertilized grassland (Table 2). Surprisingly low N-mineralization was found in tropical tall grass savannah soils (Table 2) and in the soils of some never-fertilized "litter meadows" in central Europe (end of Table 2), the productivity of which is also relatively high. In both grassland ecosystems there is nearly no litter returning to the soil because it is lost either by burning or by cutting. But before burning or cutting, the



FIGS. 2 and 3. Total nitrogen content.

plants turned yellow and stored the nitrogen (and phosphorus) in their subterranean organs. In many grassland ecosystems such "internal" N-cycling (i.e., within the

living plants) is more effective than the "external" N-cycling (i.e., through litter decomposition).

Most of the vascular plants may use NH_4 ions as well as NO_3 ions. However, the so-called calciphytes are not able to absorb NH_4 in a very acid medium whereas the acidophytes are. Therefore the kind of N-containing ions mainly produced in the soil is important for the composition of the phytocenoses. As shown in Table 3, we may distinguish " NH_4 types", " NO_3 types" and mixed types of ecosystems. In spite of being extremely acid, many tropical and temperate forest soils proved to belong to the NO_3 type or at least to the $\text{NH}_4\text{-NO}_3$ type (see Figs. 5 and 6).

In nearly all ecosystems nitrogen cycling is fairly economic. Only minor amounts of nitrate are lost through lessivation (into the ground-water, see Fig. 1) or denitrification (into the air, N_2). Ammonia is not susceptible to lessivation since it is adsorbed by humus colloids. But ammonification may result in the production of NH_3 which leaves the ecosystem as a gas. Most of this NH_3 comes back through rainfall, but may

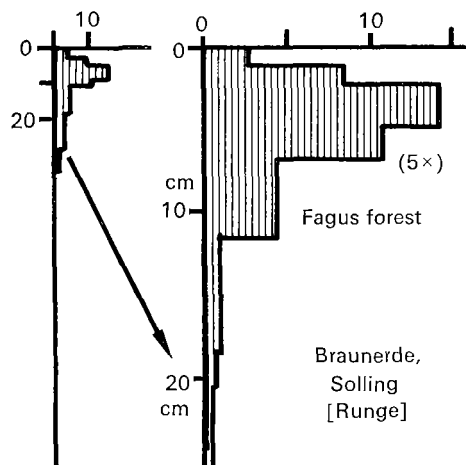


FIG. 4. Mineralization.

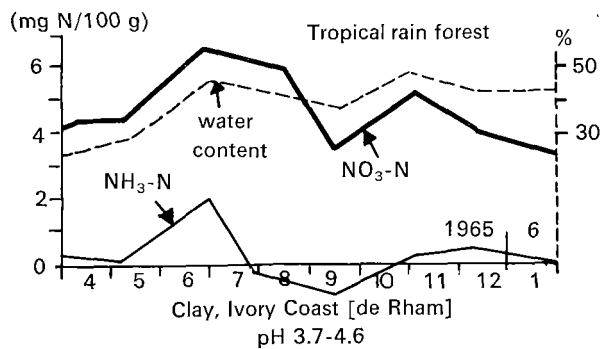


FIG. 5. Mineral-N production.

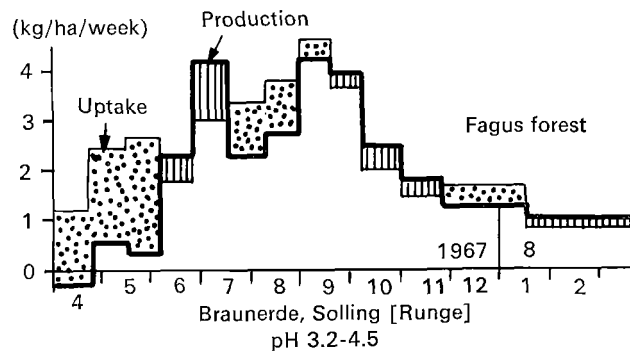


FIG. 6. Mineral-N production and uptake.

TABLE 1. Total nitrogen content (in kg/ha)

	a in the biomass	b in the soil	b/a
Tropical ombrophilous forests (a Rodin + Bazilevich, b Jenny)	2 940	< 35 000	—
Temperate oak-ash-wood (Duvigneaud)	1 260	13 760	11
Beech-forest on Parabraunerde (Zöhl)	1 076	9 045	8.4
Spruce-forest on Braunerde (Ulrich)	~ 800	6 255	7.8
Gorse (10 years old), New Zealand (Egunjobi)	610	4 710	7.5
Pine plantation in England (Ovington)	~ 550	7 500	13.6
Nothofagus truncata, New Zealand (Miller)	415	4 480	11
Second-growth Douglas-fir (Cole, Dessel, a Dice)	320	3 310	10
Dwarf shrub heath on 315-year-old moraine (Jenny)	250	1 991	8

TABLE 2. Mineral-N supply (in kg/ha/year)

Forests		Other formations
<i>(a) Tropical-subtropical</i>		
Ombrophilous forest (Rham)	125-214	Cultures, secondary vegetation (Rham) 71-99
Ombrophilous forest (Rodin + Bazilevich, calc.)	(260) ¹	Savanna guin. (Rham) 2-5
Semideciduous forest (Rham)	140-190	Bosquet in savanna (Rham) 30
Subtropical deciduous forest (Rodin + Bazilevich)	(226)	
Tropical gallery forest (Rham)	72	
<i>(b) Temperate</i>		
Riverside forest, deciduous (Heller)	150-200	Fertilized meadows, Braunerde 135-260
Wooded tugai (Rodin + Bazilevich)	(46-183)	Wet fertilized meadows (Williams) 25-210
Warm temperature deciduous forest (Antonietti)	25-115	Solonetzic steppe meadows (Rodin + Bazilevich) (193-228) ¹
Submontane beech forest (Runge)	102	Meadow steppe (Rodin + Bazilevich) (130-161)
Oak-hornbeam forest (Duvigneaud)	99	Moderately dry steppe (Rodin + Bazilevich) (45-109)
Aspen forest, U.S.S.R. (Rodin + Bazilevich)	(60-80)	Solontchac arid steppe (Rodin + Bazilevich) (18-65)
<i>Pinus</i> plantation (Ovington)	125	Desert solontchac vegetation (Rodin + Bazilevich) (9-14)
Coniferous forests, Bavaria (Zöhl)	9-78	Dry grassland on calcareous soil (Gigon) 10-30
Mediterranean <i>Pinus halepensis</i> forest (Rapp)	(27-43)	Tall sedge swamp, <i>C. grac.</i> (Léon) 30
		Tall sedge, <i>C. rostrata</i> (Yerly) 6-9
		Wet litter meadow, <i>Molinia</i> (Léon) 0-15
		Small sedge swamps (Léon, Yerly) 0-13
<i>(c) Cold temperate</i>		
Montane spruce forest (Ehrhardt)	32	
Spruce forests, U.S.S.R. (Rodin + Bazilevich)	(13-79)	<i>(c) Cold temperate</i>
Taiga forests, U.S.S.R. (Rodin + Bazilevich)	(16-24)	Alpine meadows (Rehder) 5-80
Forest sphagnum bog (Rodin + Bazilevich)	(20-25)	Tundra, U.S.S.R. (Rodin + Bazilevich) (20-52)
		Montane sphagnum bog (Yerly) 0.5-5

1. = in litter.

TABLE 3. Main form of mineral-N

NH ₄ type:	NH ₄ -NO ₃ type:	NO ₃ type:
Taiga, dwarf shrub tundra	Many temperate deciduous forests on loamy soils	Moist tropical, lowland forests
Subalpine coniferous forest	Alluvial forests	Temperate deciduous forests on calcareous soil (rendzina)
Coniferous peat forest	Alder fen (<i>A. glutinosa</i>)	Fertilized meadows, where soil is not wet, most gardens
Oak-birch forest	Many grassland types	Ruderal formations
Calluna heath	Dry grassland on calcareous soil	
Many swamps	Tropical savanna	
Raised sphagnum bogs	Some tropical forests	

enrich ecosystems such as raised bogs which are very poor in nitrogen.

While speaking about nitrogen mineralization and cycling, we should not forget that this important nutri-

ent once had to be gained by every ecosystem, even if no intake can actually be observed. The role of N-fixing micro-organisms is well known, and is only mentioned here.

Résumé

Contenu, minéralisation et cycle de l'azote (H. Ellenberg)

Lorsque l'on considère la minéralisation de N dans le sol, il faut distinguer la minéralisation brute (totalité de

N minéralisé) et la minéralisation nette (fraction de N utilisable par les plantes supérieures, fig. 1).

La minéralisation nette de N varie en fonction des saisons, dépend du contenu en eau du sol et de la tempé-

rature (fig. 5 et 6) et est généralement plus élevée dans les horizons supérieurs du sol (fig. 2, 3 et 4). Il existe cependant une relation entre la biomasse des phytocénoses et le contenu en N total des sols correspondants (tableau 1).

La productivité des écosystèmes est en rapport avec le contenu en N minéral du sol (tableau 2).

Dans les écosystèmes herboux, le cycle interne de N (retour dans les organes souterrains) est plus important que le cycle externe (minéralisation).

Les formes de N minéral dans le sol influencent la composition des phytocénoses (tableau 3).

Le cycle de N est généralement "économique" (pertes limitées de $N.NO_3$ et $N.NH_4$).

Discussion

C. TAMM. Comment 1 (methodical): I am somewhat sceptical about the general applicability of the plastic bag incubation with 6 week periods. Firstly, there may be a sampling effect on the process itself, secondly there is often a lag period in poor types of humus, before any release of either ammonia or nitrate occurs.

Comment 2 (general): It may be pointed out that the division of terrestrial ecosystems into ammonifying, nitrifying and intermediate, also implies a difference in competition level with respect to nitrogen. A population of nitrifying organisms cannot exist unless there is a relatively steady supply of ammonia in excess of what is consumed by uptake. Nitrifying ecosystems would therefore be expected to have a relatively

ample supply of nitrogen, while this would seldom be the case in ecosystems without nitrate formation.

H. ELLENBERG. Le *sampling effect* n'a pas d'influence si l'opération se prolonge seulement pendant six semaines.

VAN PRAAG. L'utilisation des sacs en plastique dans les essais d'incubation pour la mesure de la minéralisation de l'azote crée des conditions partiellement contrôlées.

M. HADLEY. Since some plant tissues may become volatile at 105°C, can any single recommendation be made on the temperature régime to be used for drying plant tissues.

Bibliography / Bibliographie

- ANTONIETTI, A. 1969. Le associazioni forestali dell'orizzonte submontane del Cantone Ticino su substrati ricchi di carbonati. *Mém. Inst. Suisse Rech. For.*, no. 44, p. 56-123.
- BAZILEVICH, N. T.; RODIN, L. E. 1968. The biological cycle of nitrogen and ash elements in plant communities of the tropical and subtropical zones. *For. Abstr.*, vol. 27, p. 125.
- COLE, D. W.; GESSEL, S. P.; DICE, S. F. 1967. *Distribution and cycling of nitrogen... in a second-growth douglas-fir ecosystem*, p. 197-232. University of Maine Press.
- DUVIGNEAUD, P. 1968. Aperçu sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. bot. Belg.*, no. 101, p. 111-27.
- ; DENAEYER-DE SMET, S. 1964. Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt, *Lejeunia NS*, vol. 28, p. 1-148.
- ELLENBERG, H. 1964. Stickstoff als Standortsfaktor. *Ber. dtsh bot. Ges.*, vol. 77, p. 82-92.
- , 1968. Zur Stickstoff- und Wasserversorgung ungedüngter und gedüngter Feuchtwiesen — ein Nachwort. *Veröff. geobot. Inst. Rübel, Zürich*, vol. 41, p. 194-200.
- EVERS, F. H. 1963. Die Wirkung von Ammonium- und Nitratstickstoff auf Wachstum und Mineralstoffgehalt von *Picea* und *Populus* II. *Z. Bot.*, vol. 51, p. 80-90; III. *Z. Bot.*, vol. 51, p. 91-111. See also: *Mitt. Ver. forstl. Standorts-Kunde u. Forstpflanzenzüchtung*, vol. 14, p. 19 (1964).

- GIGON, A. 1968. Stickstoff und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im Jura bei Basel. *Ber. geobot. Forsch. Inst. Rübel, Zürich*, vol. 38, p. 28-85.
- HELLER, H. 1969. Lebensbedingungen und Abfolge des Flus-sanenvegetation in der Schweiz. *Mém. Inst. Suisse Rech. For.*, vol. 45, p. 1-124.
- JENNY, H. 1960. Comparison of soil nitrogen and carbon in tropical and temperate regions as observed in India and the Americas. *Res. Bull. Mo. Agric. Exp. Sta.*, vol. 765, p. 5-31.
- JUNG, G. 1969. Cycles biochimiques dans un écosystème de région tropicale sèche: *Acacia albida* (Del.), sol ferrugineux tropical peu lessivé (DIOR) *Oecol. Plant.*, vol. 4, p. 195-210.
- KAWAHARA, T.; IWATSUBO, G.; NISHIMURA, T.; TSUTSUMI, T. 1968. Movement of nutrients in a model stand of *Camptotheca acuminata* Decne. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 50, p. 125-34.
- ; TSUTSUMI, T. 1968. A study on the amount of mineral-nitrogen in forest soils (I). On the seasonal variations of mineral-nitrogen. *Bull. Kyoto Univ. For.*, vol. 40, p. 157-68.
- KLÖTZLI, F. 1969. Zur Ökologie nordschweizerischer Bruchwälder. *Ber. geobot. Forsch. Inst. Rübel, Zürich*, vol. 39, p. 56-123.
- LÉON, R. 1968. Balance d'eau et d'azote dans les prairies à litière des alentours de Zurich. *Veröff. geobot. Inst. Rübel, Zürich*, vol. 41, p. 2-68.

- OVINGTON, J. D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecology concept. *Adv. ecol. Res.*, vol. 1, p. 103-92.
- RAPP, M. 1967. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux et d'azote dans un bois de Pins d'Alep (*Pinus halepensis* Mill). *Oecol. Plant.*, vol. 2, p. 325-38.
- RHAM, P. de. 1969. L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique tropicale humide (Côte-d'Ivoire). Thèse Univ. Lausanne, 124 p.
- RODIN, L. E.; BAZILEVICH, N. I. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Edinburgh and London, Oliver & Boyd. 288 p.
- STRÖCKER, G. 1968. Konzentration löslichen $\text{NH}_3\text{-N}$ in organischen Horizonten natürlicher Berg-Fichtenwälder. *Flora Abt. B.*, vol. 158, p. 41-59.
- TSUTSUMI, T.; KAWAHARA, T.; SHIDEI, T. 1968. The circulation of nutrients in forest ecosystems (I). On the amount of nutrients contained in the above ground parts of single tree and of stand. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 50, p. 66-74.
- WILLIAMS, J. T. 1968. The nitrogen relations and other ecological investigations on wet fertilized meadows. *Veröff. geobot. Inst. Rübel, Zürich*, vol. 41, p. 69-193.
- YERLY, M. 1969. Écologie comparée des prairies marécageuses dans les préalpes de la Suisse occidentale. Thèse EPF Zurich, 123 p.
- ZÖTTL, H. 1965. Anhäufung und Umsetzung von Stickstoff im Waldboden. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, vol. 78, p. 167-80.

Teneurs en éléments biogènes des tapis végétaux dans les forêts caducifoliées d'Europe

S. Denaeyer - De Smet
Laboratoire de botanique systématique et d'écologie,
Université libre de Bruxelles
28, avenue Paul-Héger, Bruxelles 5 (Belgique)

SOMMAIRE

Introduction
Les polyéléments
 Strates ligneuses
 Strates herbacées
 Strates muscinales
 Litières
Les oligo-éléments
Summary
Bibliographie / Bibliography

INTRODUCTION

Pour établir le cycle biologique (K, Ca, Mg, N, S, P) dans les écosystèmes forestiers, il est nécessaire de calculer la rétention de ces éléments dans la matière organique résultant de l'accroissement annuel de la forêt et leur restitution par la chute de litière, la mort de la strate herbacée et le pluviollessivage de la phytocénose.

L'absorption, c'est-à-dire le cycle biologique annuel, est obtenue en additionnant rétention et restitution.

Pour évaluer les quantités totales d'éléments biogènes retenus et restitués annuellement, il est nécessaire de connaître le poids et les teneurs en ces éléments des divers tissus et organes correspondant à l'accroissement annuel, d'une part, et aux divers postes de la restitution, d'autre part.

Le poids de matière organique est obtenu par l'étude de la productivité primaire des écosystèmes forestiers (voir, dans ce volume, Duvigneaud, Kestemont et Ambroes).

Le présent article a pour but de mettre à la disposition des écologistes forestiers intéressés par l'étude du cycle des éléments biogènes un certain nombre de tableaux et références bibliographiques résumant les recherches effectuées en Europe sur les teneurs en éléments biogènes des divers constituants des phytocénoses forestières caducifoliées.

L'essentiel de cet article est consacré aux polyéléments.

Compte tenu du développement récent des méthodes d'analyse des oligo-éléments par l'absorption atomique, il est probable que l'étude de leur cycle sera abordée dans un proche avenir. C'est pourquoi il nous a paru intéressant de fournir également quelques données concernant les oligo-éléments.

LES POLYÉLÉMENTS

STRATES LIGNEUSES

On ne possède pas, pour les espèces feuillues d'Europe, des données aussi détaillées et nombreuses que celles fournies par Young *et al.* (1965) pour les forêts des États-Unis.

Si les renseignements concernant la teneur en éléments biogènes des feuilles d'arbres sont relativement nombreux (voir plus loin), il n'en va pas de même pour le bois et l'écorce des branches, troncs et racines. Il n'est pas rare, en effet, de trouver dans des études récentes (Ehwald, 1957, par exemple) bon nombre de références à des travaux fort anciens, tels ceux d'Ebermayer (1876), en Allemagne, et d'Henry (1878), en France. Il est assez curieux de constater qu'au siècle dernier, et en dépit de méthodes analytiques nettement moins perfectionnées que celles d'aujourd'hui, botanistes et forestiers manifestaient plus de curiosité et d'intérêt pour la composition chimique des arbres que n'en montrèrent leurs successeurs de la première moitié du *xx*^e siècle (à titre d'exemple, étude complète d'un *Alnus* par Ramman et Will, 1882).

Une synthèse des travaux anciens, d'une part, et des premiers résultats obtenus à l'aide de méthodes analytiques modernes, d'autre part, a été tentée par Duvingneaud et Denaeyer en 1964. Cette synthèse montre que c'est en Grande-Bretagne (Ovington, 1956a et b, 1957, 1959; Ovington et Madgwick, 1959) et en Belgique (Duvingneaud - De Smet, et Denaeyer, 1964) que l'étude de la composition chimique des arbres a été abordée.

Les travaux récents concernant la teneur en éléments biogènes des forêts de l'URSS ont été synthétisés par Rodin et Bazilevich (1967).

Teneur en polyéléments biogènes des bois et écorces

A titre d'exemple, nous donnons au tableau 1 un certain nombre des analyses détaillées effectuées en vue de l'établissement du cycle des éléments biogènes dans le *Quercetum mixtum* de Virelles (haute Belgique).

Quelle que soit l'espèce considérée, le bois est toujours très pauvre en éléments minéraux, ce qui se traduit globalement par une teneur en cendres extrêmement basse (de l'ordre de 1% de la matière sèche); K et Ca s'y trouvent à des taux voisins, compris entre 0,1 et 0,2%; Mg, P et S sont encore moins abondants; N, dont la teneur oscille généralement entre 0,2 et 0,4%, apparaît donc comme l'élément le plus abondant.

Le diamètre des branches n'influence guère la teneur en polyéléments du bois. On observe toutefois une diminution faible mais progressive à mesure que le diamètre augmente. L'influence de l'âge du bois sur sa teneur en polyéléments apparaît plus nettement lorsque l'on compare branches et troncs: le bois du tronc est généralement plus pauvre que celui des branches, le bois de cœur est encore plus "déminéralisé" que le bois blanc.

La teneur en polyéléments biogènes des écorces diffère fortement de celle du bois. Les tissus corticaux sont, en effet, beaucoup plus riches en cendres (de l'ordre de 5 à 10%) que le bois; cette richesse en cendres résulte essentiellement d'une accumulation de Ca qui, dans la plupart des espèces, augmente avec l'âge des écorces. On comprend aisément qu'en raison de leur richesse en Ca (de 2 à 4%, et souvent plus), les écorces jouent un rôle important dans le cycle biologique de cet élément.

La teneur en éléments biogènes autres que Ca est généralement un peu plus élevée que dans le bois; les différences sont faibles pour K, mais assez importantes pour N.

Comme dans le bois, l'âge entraîne un appauvrissement des écorces en polyéléments biogènes, à l'exception, répétons-le, de Ca.

La teneur en K, Mg, N et P des rameaux jeunes est proche de celle des écorces des branches les plus minces; leur teneur en Ca est intermédiaire entre celle du bois et celle des écorces de ces mêmes branches.

Les rameaux de l'année (rameaux de 1 an) sont généralement un peu plus riches en K, Mg, N et P que les rameaux de 2 et 3 ans; l'évolution de la teneur en Ca paraît dépendre plus de la spécificité végétale que de l'âge.

La composition chimique des bourgeons se rapproche davantage de celle des rameaux qui les portent que de celle des feuilles ou fleurs auxquelles ils vont donner naissance.

La teneur en polyéléments biogènes du bois et des écorces de racines ne diffère guère de celle de ces mêmes tissus dans les branches. A noter toutefois une accumulation moins importante de Ca au cours du vieillissement des écorces.

La composition chimique des organes ligneux dépend aussi de la spécificité végétale et de la richesse du sol. Les différences spécifiques sont généralement plus importantes dans les écorces que dans les bois; leur amplitude varie aussi en fonction de l'élément considéré: les teneurs en Ca, Mg et S sont plus variables que celles des autres polyéléments; la teneur en N est, par contre, assez stable.

Parmi les facteurs édaphiques, c'est surtout la richesse en Ca du sol qui entraîne des modifications de l'absorption de cet élément par les arbres (consommation de luxe, tableau 2).

Teneur en polyéléments biogènes des feuilles

Les données récentes sur la teneur en polyéléments biogènes des feuilles d'arbres sont plus nombreuses que celles concernant les organes ligneux.

Le tableau 3 résume les principaux résultats obtenus pour les forêts de haute Belgique, de France et d'URSS.

La spécificité végétale influence grandement la teneur en éléments biogènes des feuilles d'arbres.

TABLEAU 1. Teneur en polyéléments biogènes des divers organes des principales espèces d'un *Quercetum mixtum* sur calcaire compact à Virelles (haute Belgique).

		Teneur en pourcentage de la matière sèche									
		Feuilles vertes	Bourgeons	Rameaux 1 an	Branches 5-7 cm diam.		Tronc			Racines 1-3 cm diam.	
					Écorce	Bois (blanc et cœur)	Écorce	Bois Blanc	Cœur	Écorce	Bois
Cendres	<i>Tilia platyphyllos</i>	8,3	8,8	12,8	10,1	0,54	9,8	0,5		—	—
	<i>Acer campestre</i>	8,1		6,5	10,1	0,81	14,6	—		—	—
	<i>Prunus avium</i>	9,4	6,0	7,1	3,8	0,51	4,3	0,41	0,48	—	—
	<i>Fagus sylvatica</i>	6,2	2,9	5,0	9,4	0,76	10,6	0,58		6,4	0,83
	<i>Carpinus betulus</i>	6,2	4,1	7,3	11,5	0,55	11,6	0,52		10,1	2,1
	<i>Quercus robur</i>	5,2	4,4	4,8	7,4	0,73	9,1	0,63	0,36	7,2	0,85
K	<i>Tilia platyphyllos</i>	1,4	0,54	0,52	0,45	0,07	0,40	0,06		—	—
	<i>Acer campestre</i>	1,5		0,67	0,39	0,14	0,37	—		—	—
	<i>Prunus avium</i>	1,9	0,55	0,44	0,26	0,09	0,16	0,08	0,04	—	—
	<i>Fagus sylvatica</i>	1,1	0,36	0,37	0,21	0,13	0,22	0,15		0,27	0,20
	<i>Carpinus betulus</i>	0,83	0,37	0,44	0,25	0,07	0,26	0,09		0,43	0,28
	<i>Quercus robur</i>	1,2	0,29	0,36	0,28	0,21	0,23	0,16	0,08	0,39	0,21
Ca	<i>Tilia platyphyllos</i>	2,2	3,0	4,5	3,7	0,17	3,5	0,14		—	—
	<i>Acer campestre</i>	1,8		2,0	3,7	0,20	5,8	—		—	—
	<i>Prunus avium</i>	2,1	1,8	2,3	1,3	0,12	1,6	0,11	0,18	—	—
	<i>Fagus sylvatica</i>	1,6	0,70	1,7	3,6	0,17	4,4	0,09		2,3	0,17
	<i>Carpinus betulus</i>	1,8	1,1	2,4	4,0	0,29	4,0	0,16		3,3	0,63
	<i>Quercus robur</i>	1,2	1,4	1,4	2,4	0,11	3,4	0,13	0,09	2,3	0,10
Mg	<i>Tilia platyphyllos</i>	0,26	0,13	0,14	0,08	0,024	0,13	0,04		—	—
	<i>Acer campestre</i>	0,23		0,65	0,09	0,037	0,056	—		—	—
	<i>Prunus avium</i>	0,29	0,21	0,07	0,041	0,019	0,051	0,023	0,018	—	—
	<i>Fagus sylvatica</i>	0,13	0,024	0,032	0,035	0,075	0,046	0,054		0,046	0,028
	<i>Carpinus betulus</i>	0,14	0,17	0,16	0,08	0,020	0,16	0,022		0,20	0,025
	<i>Quercus robur</i>	0,12	0,12	0,15	0,32	0,047	0,30	0,085	0,009	0,07	0,032
N	<i>Tilia platyphyllos</i>	3,1	1,6	1,3	0,44	0,17	0,43	0,18		—	—
	<i>Acer campestre</i>	2,4		1,3	0,79	0,15	0,58	—		—	—
	<i>Prunus avium</i>	1,8	0,92	0,76	0,56	0,11	0,48	0,11	0,06	—	—
	<i>Fagus sylvatica</i>	2,0	1,2	0,66	0,55	0,18	0,48	0,16		0,36	0,27
	<i>Carpinus betulus</i>	2,0	1,5	1,5	0,65	0,18	0,63	0,12		0,41	0,28
	<i>Quercus robur</i>	2,2	1,4	1,3	0,85	0,28	0,40	0,19	0,15	0,52	0,45
S	<i>Tilia platyphyllos</i>	—	0,13	0,12	0,04	0,4	0,06	0,007		—	—
	<i>Acer campestre</i>	0,42		0,17	—	—	—	—		—	—
	<i>Prunus avium</i>	—	0,11	0,07	0,04	0,02	0,016	0,013	0,005	—	—
	<i>Fagus sylvatica</i>	0,18	0,08	0,07	0,05	0,03	0,040	0,02		0,07	0,09
	<i>Carpinus betulus</i>	0,19	0,14	0,16	—	—	0,10	0,01		—	—
	<i>Quercus robur</i>	0,18	0,11	0,11	—	—	0,064	0,014	0,028	—	—
P	<i>Tilia platyphyllos</i>	0,17	0,20	0,13	0,050	0,012	0,045	0,015		—	—
	<i>Acer campestre</i>	0,18		0,13	0,080	0,018	0,052	—		—	—
	<i>Prunus avium</i>	0,14	0,22	0,095	0,047	0,011	0,034	0,013	0,001	—	—
	<i>Fagus sylvatica</i>	0,13	0,15	0,061	0,032	0,017	0,026	0,007		0,027	0,039
	<i>Carpinus betulus</i>	0,12	0,19	0,13	0,040	0,016	0,042	0,008		0,020	0,030
	<i>Quercus robur</i>	0,15	0,12	0,047	0,044	0,030	0,024	0,016	0,002	0,030	0,024

Ce phénomène avait déjà été mis en évidence par Henry (1878), qui établit la première classification des arbres fondée sur l'analyse foliaire.

Les analyses récentes, effectuées à l'aide de méthodes modernes et étendues à des éléments qu'on ne pouvait

doser valablement au siècle passé, ont confirmé l'importance de la spécificité végétale.

Divers systèmes de classification ont été proposés.

Pour les forêts de haute Belgique, Duvigneaud et Denaeyer (1964) proposent un système basé sur la

TABLEAU 2. Comparaison de la teneur en Ca des divers organes de *Quercus robur* dans 3 types de chênaies de haute Belgique.

	Teneur en Ca en pourcentage de la matière sèche		
	<i>Quercetum mixtum</i> sur calcaire compact (Virelles)	<i>Querceto-fraxinetum</i> sur pseudogley riche en bases échang. (Wavreille)	<i>Quercetum sur podzol</i> à pseudogley pauvre en bases échang. (Vonèche)
Feuilles vertes	1,2	0,91	0,53
Bourgeons	1,4	1,1	0,83
Rameaux de 1 an	1,4	0,86	0,55
Écorce de branches (5-7 cm de diamètre)	2,4	1,9	1,0
Bois de branches (5-7 cm de diamètre)	0,11	0,09	0,06
Écorce du tronc	3,4	3,2	1,2
Bois blanc du tronc	0,13	0,05	0,07
Bois de cœur du tronc	0,09	0,04	0,03

TABLEAU 3. Teneur en polyéléments biogènes des feuilles des principales espèces feuillues des forêts caducifoliées d'Europe.

Espèces feuillues	Teneur en pourcentage de la matière sèche						Type forestier	Pays
	K	Ca	Mg	N	S	P		
<i>Quercus robur</i>	1,1	1,2	0,23	2,5	0,09	0,10	—	URSS ^e
	1,1	0,58	0,25	2,0	—	0,15	<i>Quercetum</i>	France ^d
	1,2	0,91	0,19	2,5	—	0,18	<i>Querceto-fraxinetum</i>	Belgique ^a
<i>Carpinus betulus</i>	1,3	1,5	0,33	—	0,07	0,13	»	URSS ^e
	0,94	1,6	0,29	2,1	—	0,16	»	Belgique ^c
<i>Fraxinus excelsior</i>	1,9	2,0	0,43	1,4	0,22	0,51	—	URSS ^e
	1,8	2,3	0,34	2,4	—	0,13	<i>Querceto-fraxinetum</i>	Belgique ^e
<i>Tilia cordata</i>	1,7	1,5	0,29	2,8	0,21	0,21	—	URSS ^e
<i>Tilia platyphyllos</i>	1,4	2,2	0,26	3,1	—	0,17	<i>Quercetum mixtum</i>	Belgique ^a
<i>Fagus sylvatica</i>	1,7	0,73	0,23	1,7	0,10	0,60	—	URSS ^e
<i>Ulmus laevis</i>	1,1	1,6	0,13	2,0	0,18	0,13	<i>Quercetum mixtum</i>	Belgique ^a
	1,1	3,0	0,34	1,5	0,37	0,11	—	URSS ^e
<i>Ulmus scabra</i>	1,2	4,4	—	2,5	—	—	<i>Quercetum mixtum</i>	Belgique ^b
	0,73	1,1	0,67	2,4	0,08	0,19	—	URSS ^e
<i>Betula verrucosa</i>	0,87	0,80	0,22	2,3	—	0,16	<i>Quercetum</i>	Belgique ^c
	1,4	1,7	0,26	2,5	0,14	0,25	—	URSS ^e
	1,9	0,95	0,35	2,7	—	0,21	<i>Querceto-carpinetum</i>	Belgique ^b
<i>Prunus avium</i>	2,5	1,9	0,44	2,3	—	0,14	<i>Querceto-fraxinetum</i>	» ^c
	1,9	2,1	0,29	1,8	—	0,14	<i>Quercetum mixtum</i>	» ^a
<i>Alnus glutinosa</i>	0,95	1,3	0,24	2,8	—	0,14	<i>Querceto-fraxinetum</i>	» ^c
<i>Acer campestre</i>	1,1	1,6	0,33	2,0	—	0,16	»	» ^c
	1,5	1,8	0,23	2,4	0,42	0,18	<i>Quercetum mixtum</i>	» ^a
<i>Corylus avellana</i>	1,4	1,6	0,25	2,2	—	0,17	<i>Querceto-fraxinetum</i>	» ^c

a. Duvigneaud, 1968.

b. Duvigneaud et Denaeyer, 1964.

c. Duvigneaud et Denaeyer.

d. Leroy, 1968.

e. Rodin et Bazilevich, 1967.

teneur en cendres et en K; ils estiment cette classification plus valable que celle proposée par Lutz et Chandler (1955) pour les espèces feuillues des Etats-Unis, et fondée sur la teneur en Ca, qui dépend par trop de l'époque de récolte (voir variations saisonnières,

tableau 4) et de la nature du sol (consommation de luxe en Ca).

La teneur en polyéléments biogènes des feuilles d'arbres est sujette à des variations saisonnières importantes. Ces variations ont fait l'objet d'études diverses.

Citons notamment celles d'Olsen (1948) sur *Fagus silvatica*, de Tamm (1951) sur *Betula verrucosa*, et l'étude très complète de Leroy (1968) sur *Quercus robur* (lots de 1000 feuilles prélevées à 3 niveaux différents de la couronne, sur 10 individus).

Toutes ces études montrent que: les très jeunes feuilles sont toujours plus riches en N, P et K que les feuilles adultes; la teneur en Ca ne cesse d'augmenter tout au long de la vie de la feuille; la teneur en Mg ne varie guère; en fin de végétation (jaunissement automnal), les feuilles sont beaucoup moins riches en N, P, et K.

La concordance est moins bonne en ce qui concerne l'évolution de K et de N pendant la période de pleine végétation. D'après Leroy, la teneur en ces éléments ne cesse de décroître. Olsen, par contre, observe une remontée de K depuis la mi-juin jusqu'à fin juillet et ensuite seulement une diminution; d'après Olsen et Tamm, le taux de N demeure constant jusqu'au début du jaunissement automnal.

Ces variations saisonnières confèrent donc une grande importance à l'époque de récolte des feuilles à analyser. Tenant compte des sens divers de ces variations suivant l'élément considéré, Leroy (1968) préconise d'effectuer les récoltes dans le courant du mois d'août.

La position de l'échantillonnage dans la couronne n'affecte guère la teneur en K. Il n'en va pas de même en ce qui concerne les autres polyéléments, toujours plus abondants dans les feuilles du bas de la couronne (feuilles d'ombre); les différences sont particulièrement importantes pour Ca, dont le taux foliaire dans le bas de la couronne peut être de 30 à 35% supérieur à celui du haut (feuilles de lumière) [Leroy, 1968].

L'influence de la variabilité individuelle sur la teneur en polyéléments biogènes de feuilles d'arbres paraît assez importante. Les observations de Leroy (1968) sur 10 chênes (*Quercus robur*) âgés de 20 ans montrent que, pour obtenir un écart ne dépassant pas $\pm 15\%$ dans la détermination des teneurs en N, P, K, un minimum de 10 individus est indispensable. Pour obtenir une précision analogue pour Ca et pour Mg, 25 à 45 individus seraient nécessaires. Comme le fait remarquer l'auteur, il est matériellement difficile de prélever des échantillons sur plus de 10 individus.

Dans la pratique, et surtout lorsqu'il s'agit de forêts plus âgées, il est même souvent difficile, sinon impossible, d'obtenir un échantillonnage suffisant sur 10 individus. Rappelons ici que, comme pour l'étude chimique des organes ligneux, la plupart des auteurs se limitent, pour les feuilles, à l'analyse d'un arbre moyen.

La composition chimique des feuilles d'espèces arbustives est voisine de celle des feuilles d'arbres, spécialement en ce qui concerne K (tableau 3).

STRATES HERBACÉES

La composition chimique des espèces herbacées est, dans son ensemble, mieux connue que celle des feuilles d'arbres.

C'est à Güttler (1941) que revient le mérite d'avoir dressé le premier inventaire phytochimique d'un grand nombre d'espèces (236) récoltées dans leur milieu naturel (région de Tetchen, Allemagne). Ces analyses ne concernent malheureusement que K, P, Fe et Mn (pour les oligo-éléments, voir plus loin) et donnent, pour les polyéléments étudiés, les valeurs moyennes suivantes: 3,14% K et 0,328% P, exprimés en fonction de la matière sèche. Elles montrent aussi que les espèces vernales accumulent plus d'éléments biogènes que les espèces estivales.

Depuis les travaux de Güttler, des recherches sur la composition chimique des espèces herbacées ont été poursuivies en Finlande (Aaltonen, 1948), en Allemagne (Schönhamgrüber, 1959; Höhne, 1962) et en Belgique (Duvigneaud et Denaeyer, 1962, 1964, 1970; Duvigneaud, 1968, 1969; Denaeyer, 1970).

Dans leur ensemble, les espèces herbacées se distinguent des feuilles d'arbres par un taux de K foliaire plus élevé. C'est pourquoi, lorsque sa productivité annuelle est abondante, la strate herbacée joue un rôle important dans le cycle de K. Il est cependant difficile de donner pour cet élément, de même que pour les autres polyéléments biogènes, une teneur moyenne, en raison de l'influence très grande de la *spécificité végétale* sur la composition chimique des espèces herbacées.

D'après Duvigneaud et Denaeyer (1970), un système de référence basé sur la teneur moyenne des groupes

TABLEAU 4. Variations saisonnières de la teneur en polyéléments biogènes des feuilles de *Quercus robur* (moyenne de 10 individus, feuilles prélevées dans le tiers médian de la couronne). Forêt dans les environs de Nancy. D'après Leroy (1968).

	Teneur en pourcentage de la matière sèche									
	1966						1967			
	1-VI	28-VI	25-VII	24-VIII	20-IX	18-X	24-V	6-VI	3-VII	7-VIII
K	1,13	0,94	0,99	0,89	0,87	0,76	1,91	1,3	0,97	1,1
Ca	0,35	0,58	0,63	0,78	0,84	0,80	0,39	0,44	0,63	0,58
Mg	0,30	0,29	0,25	0,23	0,22	0,23	0,29	0,27	0,26	0,25
N	2,5	2,4	2,3	2,2	1,9	1,8	3,4	2,5	2,3	2,0
P	0,25	0,23	0,18	0,18	0,10	0,16	0,49	0,27	0,22	0,15

morpho-systématiques est plus valable que la notion de "plante verte moyenne"; les teneurs moyennes calculées de cette façon, pour les forêts de haute Belgique et d'Allemagne (Höhne, 1962) sont assez comparables (tableau 5).

La composition chimique des espèces herbacées dépend aussi de la nature des organes considérés (tableau 6). Les tiges et pétioles sont généralement plus

riches en K, mais plus pauvres en Ca et en N que les limbes; les organes souterrains sont plus pauvres, notamment en K et en P, que les organes aériens (du moins en période de croissance active).

La composition chimique des organes souterrains varie aussi en fonction de la nature des organes (rhizomes, bulbes, racines) et de la spécificité végétale.

TABLEAU 5. Teneur moyenne en polyéléments biogènes des principaux groupes morpho-systématiques des forêts de haute Belgique. Comparaison avec les teneurs moyennes établies par Höhne (1962) pour les forêts au nord de Dresde (Allemagne).

	Teneur moyenne en pourcentage de la matière sèche						
	Cendres	K	Ca	Mg	N	S ^a	P
Dicotylédones herbacées (53 espèces)	13,2	3,9	1,6	0,38	2,8	0,34	0,25
<i>Id.</i> d'après Höhne (14 espèces)	12,1	3,8	1,3	0,31	3,1	—	0,31
Dicotylédones arbustives (5 espèces)	8,2	1,7	1,4	0,34	1,9	0,20	0,15
<i>Id.</i> d'après Höhne (7 espèces)	7,8	2,1	0,97	0,33	3,3	—	0,26
Monocotylédones à l'exclusion des graminoides (8 espèces)	10,7	3,6	1,1	0,19	3,6	0,56 ^b	0,32
Graminées (10 espèces)	9,2	2,8	0,30	0,16	2,3	0,23	0,26
<i>Id.</i> d'après Höhne (31 espèces)	9,9	2,6	0,40	0,16	2,4	—	0,19
Cypéracées/joncacées (4 espèces)	9,1	3,0	0,49	0,13	1,6	0,24	0,25
<i>Id.</i> d'après Höhne (9 espèces)	8,1	2,7	0,34	0,20	2,1	—	0,19
Fougères (3 espèces)	9,1	2,8	0,75	0,27	2,8	—	0,21
<i>Id.</i> d'après Höhne (7 espèces)	9,7	2,8	0,59	0,37	2,7	—	0,23
Plante verte moyenne (67 dicot., 2 monocot., 14 gram., 3 foug.)	11,8	3,5	1,6	0,26	2,7	—	0,26
<i>Id.</i> d'après Höhne (21 dicot., 40 gram., 7 foug.)	9,9	2,8	0,65	0,23	2,6	—	0,22
Dicotylédones arborescentes (7 espèces)	8,4	1,5	1,9	0,31	2,4	0,21	0,16

a. Moyenne calculée à partir d'un nombre restreint de teneurs (4 à 10 espèces).

b. Moyenne élevée en raison de la richesse du genre *Allium* (de l'ordre de 1 %S). Si la teneur en S de ce genre n'intervient pas dans les calculs, la teneur moyenne est 0,33 %.

TABLEAU 6. Teneur en polyéléments biogènes des divers organes de quelques espèces herbacées d'un *Quercetum mixtum* sur calcaire compact, à Virelles (haute Belgique).

Espèces	Date de récolte	Organe analysé	Teneur en pourcentage de la matière sèche						
			Cendres	K	Ca	Mg	N	S	P
<i>Narcissus pseudonarcissus</i>	18-IV-67	Feuilles	7,6	2,5	1,1	0,17	3,9	0,25	0,24
	18-IV-67	Bulbes	3,7	0,37	0,70	0,04	0,66	0,15	0,066
<i>Anemone nemorosa</i>	7-V-64	Limbes	10,7	1,8	2,6	0,18	2,6	0,41	0,18
	7-V-64	Pétioles	11,6	3,3	1,7	0,14	1,3	—	0,12
	17-V-68	Rhizomes	5,8	0,86	0,34	0,25	1,0	0,24	0,06
<i>Mercurialis perennis</i>	23-VI-66	Limbes	19,5	3,2	4,7	0,28	3,5	0,57	0,12
	23-VI-66	Tig. + pét.	13,7	3,5	2,4	0,14	1,8	0,22	0,12
	4-VI-68	Racines	7,8	0,82	1,9	0,30	1,3	0,18	0,09
<i>Viola reichenbachiana</i>	23-VI-66	Limbes	13,2	4,1	2,1	0,63	2,2	0,30	0,16
	23-VI-66	Tig. + pét.	12,7	3,5	1,7	0,34	1,3	0,15	0,10
	4-VII-68	Racines	6,1	0,62	1,3	0,29	1,4	—	0,08
<i>Lamium galeobdolon</i>	11-VI-64	Limbes	14,2	5,0	1,4	0,41	3,0	0,38	0,17
	11-VI-64	Tig. + pét.	14,4	5,4	1,1	0,22	1,6	—	0,17
	4-VII-68	Racines	9,6	1,2	0,43	0,20	2,0	—	0,14
<i>Carex digitata</i>	6-VII-66	Feuilles	7,9	3,6	0,60	0,13	1,0	—	0,20
	6-VII-66	Racines	4,7	0,80	0,54	0,11	0,68	—	0,063
<i>Hedera helix</i>	24-I-68	Limbes	7,9	1,2	1,8	0,17	1,8	—	0,165
	24-I-68	Tiges	7,1	1,8	1,2	0,15	0,85	—	0,149
	24-I-68	Racines	12,3	0,73	1,7	0,18	0,65	—	0,094

Tout comme celle des feuilles d'arbres, la composition chimique des espèces herbacées varie en fonction du cycle de développement de la plante.

Les teneurs en N, P et K sont plus élevées dans les feuilles jeunes et ne cessent de diminuer tout au long du cycle de végétation (Güttler, 1941; Duvigneaud et Denaeyer, 1964); l'inverse a été observé pour Ca (Duvigneaud et Denaeyer, 1964).

Au cours du jaunissement des feuilles, c'est-à-dire à la fin du cycle de végétation, les teneurs en N, P et K diminuent très fortement. Si l'on admet généralement que ces éléments retournent dans les organes souterrains vivaces, il ne faut cependant pas perdre de vue l'influence du pluviolésivage sur les feuilles jaunies. Celle-ci paraît bien établie pour K (Carlisle *et al.*, 1967).

Tout cela indique que pour étudier valablement la composition chimique des tapis herbacés, il faut autant que possible éliminer les variations saisonnières en travaillant sur des individus ou des populations ayant le même âge physiologique.

Divers systèmes de classifications des espèces forestières ont été proposés.

Pour les forêts du sud de l'Allemagne (région de Stuttgart), Schönhamgrüber (1959) propose une classification en fonction des groupes écologiques (établis d'après Schönhar, 1952); il calcule la teneur moyenne de chaque groupe par la moyenne arithmétique des teneurs des différentes espèces composant le groupe. Il constate ainsi que, pour les éléments étudiés (K, Ca, Mg, P): le groupe caractérisant les sols les plus acides et les plus pauvres (gr. de *Deschampsia flexuosa*) est le plus pauvre en polyéléments biogènes; les groupes de la fraîcheur plus ou moins nitrophile sont les plus riches en K et en P (gr. de *Stachys silvatica* et gr. d'*Ajuga reptans*); le groupe des sols les plus riches (gr. d'*Asarum europaeum*) est le plus riche en Ca et en Mg, mais relativement pauvre en K et en P.

Höhne (1962) classe la flore forestière des environs de Tharandt (Rép. dém. allemande) en 4 groupes distincts, en grande partie déterminés par la taxonomie et dans une moindre mesure, par la forme de vie.

Un nombre impressionnant d'analyses (K, Ca, Mg, Na, Si, N, P, Mn, pour 68 espèces) mettent en lumière les faits suivants:

L'analyse foliaire de diverses populations d'une même espèce donne généralement les mêmes résultats pour autant que ces populations sont établies dans un type de station déterminé, et ce, quelles que soient les coordonnées géographiques;

La teneur en éléments biogènes des espèces herbacées est généralement en rapport avec la concentration de ces éléments dans le sol; chaque espèce peut donc être considérée comme un indicateur des facteurs chimiques du sol;

Les différences de compositions chimiques observées chez des individus appartenant à des espèces différentes, mais établies sur un même sol, mènent à la conception de la spécificité d'un pouvoir d'absorption sélectif.

Des faits analogues ont été mis en évidence dans la flore herbacée forestière de haute Belgique (Duvigneaud et Denaeyer, 1970a; Denaeyer, 1970).

La teneur en éléments biogènes dépend essentiellement de la spécificité végétale qui, le plus souvent, se manifeste au niveau de l'espèce, mais peut se manifester également au niveau du genre, et même chez des genres voisins (*Campanula*, *Phyteuma*, par exemple).

Dans certains cas, la forme de vie influence aussi la composition chimique des espèces herbacées.

Les monocotylédones bulbeuses, à feuilles charnues, sont toujours très riches en N; les graminoides à feuilles rubanées (graminées, cyperacées, juncacées) sont toujours très pauvres en Ca et en Mg, mais accumulent par contre beaucoup de Si.

Il semble donc que la teneur en éléments biogènes d'une plante puisse être considérée comme une caractéristique de l'espèce, au même titre qu'un caractère taxonomique. L'adaptation chimique des espèces végétales au sol de la forêt serait donc plus génotypique que phénotypique.

L'édatopote peut toutefois influencer la composition chimique des plantes. C'est notamment le cas des sols riches en Ca et en Mg, qui entraînent, chez les plantes qui les colonisent, une consommation de luxe de ces éléments et une déficience en K (antagonisme K/Ca?). C'est probablement aussi le cas des milieux subaquatiques très oxygénés, qui portent une végétation très riche en N, mais très pauvre en K (Denaeyer, 1970).

Un classement phytochimique fondé sur le degré d'accumulation (-phorie) et de concentration (-sorie) des éléments biogènes a été proposé par Duvigneaud et Denaeyer (1970a). Une assez bonne concordance entre les groupes phytochimiques, basés sur le taux foliaire en polyéléments biogènes, et les groupes écosociologiques, basés sur le degré de richesse du sol, a été mise en évidence.

STRATES MUSCINALES

A l'exception des valeurs fournies par Aaltonen (1948) et Tamm (1951) pour les forêts scandinaves, nous ne possédons que peu de renseignements sur la composition chimique des mousses (tableau 7).

La principale caractéristique chimique des mousses paraît bien être leur richesse relative en N, dont la teneur dépasse habituellement 1% de la matière sèche, alors que la teneur des autres polyéléments biogènes est bien inférieure, en particulier celle de Mg.

Toutefois, compte tenu de leur biomasse importante dans certains types forestiers (jusqu'à 3 t/ha dans les hêtraies de haute Belgique, par exemple.) les mousses peuvent jouer un rôle non négligeable dans la distribution et le cycle des éléments biogènes.

LITIÈRES

Tout comme celle des feuilles vertes, la teneur en éléments biogènes des feuilles mortes varie suivant l'espèce

d'arbres dont elles proviennent et la richesse du sol qui les a alimentées; elle dépend aussi, principalement pour K, de la hauteur des pluies à l'époque du jaunissement automnal (Denaeyer - De Smet 1966, 1969) et après la chute des feuilles (Mattson, 1941, 1944).

Les feuilles mortes sont toujours beaucoup plus pauvres en N, P et K et, par contre, plus riche en Mg et surtout en Ca que les feuilles vertes.

On trouvera dans Duvigneaud et Denaeyer (1964) un résumé des principales données obtenues par divers auteurs pour les forêts de Suède, d'Allemagne et de Grande-Bretagne.

Le tableau 8 permet de comparer les résultats obtenus récemment par Carlisle *et al.* (1967), en Grande-Bretagne,

et Duvigneaud *et al.* (1969 *a et b*), en Belgique. Les teneurs en K systématiquement plus élevées des litières de haute Belgique résultent probablement du fait que les analyses ont été effectuées sur des feuilles mortes récoltées très peu de temps après leur chute, avant qu'elles aient été lessivées par la pluie. Les différences de teneur en Ca sont liées à la nature du sol, siliceux pour la chênaie de Grande-Bretagne et riche en Ca pour les chênaies de haute Belgique.

La teneur en éléments biogènes des branches et rameaux morts, ramassés au sol, est voisine de celle de ces mêmes organes vivants, à l'exception de K, dont la teneur est toujours plus faible. Cet appauvrissement en K résulte probablement d'un pluviollessivage prolongé.

TABLEAU 7. Teneur en polyéléments biogènes de quelques espèces de mousses.

Espèce	Teneur en pourcentage de la matière sèche					
	K	Ca	Mg	N	S	P
<i>Hylocomium proliferum</i> ^a	0,70	0,24	0,11	1,21	—	0,22
<i>Ptilium crista castrensis</i> ^a	0,83	0,39	0,17	1,00	—	0,20
<i>Dicranum sp.</i> ^a	0,51	0,39	0,12	1,16	—	0,15
<i>Polytrichum formosum</i> ^b	0,64	0,15	0,053	1,8	—	0,10
<i>Sphagnum palustre</i> ^b	1,2	0,19	0,078	1,4	—	0,13
<i>Ctenidium molluscum</i> ^b	0,41	1,72	0,097	1,9	—	0,088
<i>Eurynchium striatum</i> ^c	0,73	0,60	0,095	1,8	0,19	0,18

a. Aaltonen, 1948.
b. Duvigneaud et Denaeyer, 1964.
c. Duvigneaud et Denaeyer, dans ce volume.

TABLEAU 8. Teneurs en polyéléments biogènes des feuilles mortes dans divers types de chênaies de Grande-Bretagne (Carlisle *et al.*, 1968) et de haute Belgique (Duvigneaud *et al.*, 1969).

	Teneur en pourcentage de la matière sèche					
	K	Ca	Mg	N	S	P
<i>Quercetum mixtum</i>						
Sur calcaire compact (Virelles, haute Belgique)						
<i>Quercus robur</i>	0,41	2,0	0,11	1,0	0,13	0,03
<i>Fagus sylvatica</i>	0,58	2,3	0,13	0,78	0,13	0,04
<i>Carpinus betulus</i>	0,43	2,6	0,16	1,4	0,19	0,06
<i>Prunus avium</i>	0,92	3,5	0,29	0,87	—	0,05
<i>Acer campestre</i>	0,39	3,0	0,18	1,0	0,33	0,06
<i>Querceto-coryletum</i>						
Sur limon de plateau (Ferage, haute Belgique)						
<i>Quercus robur</i>	0,35	1,7	0,14	1,0	0,084	0,082
<i>Carpinus betulus</i>	0,50	1,5	0,25	1,1	0,18	0,10
<i>Corylus avellana</i>	0,67	1,6	0,35	0,98	0,18	0,17
<i>Querceto-fraxinetum</i>						
Sur pseudogley (Wavreilles, haute Belgique)						
<i>Quercus robur</i>	0,48	1,5	0,18	0,98	—	0,05
<i>Quercetum</i>						
Sur sol siliceux (Grizedale, Grande-Bretagne)						
<i>Quercus robur</i>	0,087 à 0,105	0,63 à 0,73	0,10 à 0,13	0,9 à 1,2	—	0,051 à 0,062

La teneur en éléments biogènes des fleurs, inflorescences et fruits n'a guère été étudiée. Quelques valeurs sont fournies par Duvigneaud et Denaeyer (1969) pour les forêts de haute Belgique et confirment certains résultats anciens (voir Duvigneaud et Denaeyer, 1964). Les fleurs et inflorescences (principalement mâles) se distinguent par leur richesse en N, due à la présence de quantités importantes de pollen, bien connu pour sa richesse en N protéinique.

Quelques analyses de glands montrent que ces organes, très pauvres en cendres (de l'ordre de 2%), contiennent surtout du K (environ 1% de la matière sèche, soit plus de 40% des cendres) et du N.

LES OLIGO-ÉLÉMENTS

La teneur en oligo-éléments des organes ligneux des espèces feuillues n'a été que peu étudiée. En dehors de quelques analyses anciennes (résumées dans Duvigneaud et Denaeyer, 1964), citons les analyses plus récentes de Klausning (1956) et de Denaeyer (1958, 1964).

La teneur en oligo-éléments des feuilles d'arbres est un peu mieux connue (tableau 9). Elle a été étudiée par Olsen (1948), au Danemark, par Ahrens (1964), pour les principales espèces feuillues d'Allemagne; on trouvera dans Denaeyer (1964) des analyses de Cu et de Mn pour 3 espèces dominantes d'une forêt de moyenne Belgique,

et dans Rodin et Bazilevich les données concernant les forêts de l'URSS.

Divers travaux ont également été consacrés à l'étude des oligo-éléments chez les espèces herbacées. Ces études concernent surtout Mn, Fe et Cu. (Güttler, 1941; Olsen, 1948; Mayer et Gorham, Denaeyer, 1958, 1964, 1966; Höhne, 1962).

Ce sont les litières de feuilles d'arbres et d'herbacées qui, grâce aux travaux de Wittisch (1939, 1943, 1944), sont le mieux connues du point de vue des oligo-éléments. Manil *et al.* (1963) ont fourni des données abondantes concernant les litières des hêtraies de haute Belgique.

Tant pour les arbres que pour les espèces herbacées, la teneur en oligo-éléments des feuillus est sujette à des variations saisonnières et est influencée par la nature du sol.

D'après Olsen (1948), la teneur en Mn et en Fe des feuilles d'arbres augmenterait tout au long du cycle de végétation.

Parmi les facteurs édaphiques, le pH joue un rôle important. Citons un exemple bien connu: une augmentation de pH freine l'absorption de Mn et, inversement, un abaissement du pH favorise l'absorption de cet élément, dont l'accumulation dans les feuilles peut devenir toxique pour la plante.

Tout comme la teneur en polyéléments, la teneur en oligo-éléments des feuilles d'arbres et des plantes herbacées dépend de la *spécificité végétale*. Des différences

TABLEAU 9. Teneur en oligo-éléments des feuilles de diverses espèces feuillues des forêts d'Europe.

	Teneur en ppm de la matière sèche					
	Fe	Mn	Zn	B	Cu	Mo
<i>Carpinus betulus</i>		4 292 ^a	40 ^a	52 ^a	6,5 ^a	0,06 ^a
	600 ^e	1 200 ^e				
<i>Acer campestre</i>		1 887 ^a	91 ^a	24 ^a	8,1 ^a	
<i>Tilia sp.</i>		1 698 ^a	60 ^a	64 ^a	9,9 ^a	0,31 ^a
<i>Tilia cordata</i>	300 ^e	500 ^e				
<i>Betula sp.</i>		1 436 ^a	467 ^a	29 ^a	8,6 ^a	0,06 ^a
<i>Betula verrucosa</i>	100 ^e	1 200 ^e	400 ^a		12 ^a	
		1 400 ^b				
<i>Alnus glutinosa</i>		422 ^a	73 ^a	21 ^a	14 ^a	0,05 ^a
<i>Fraxinus excelsior</i>		132 ^a	31 ^a	34 ^a	12 ^a	0,19 ^a
<i>Quercus robur</i>	200 ^e	300 ^e				
	tr ^e	600 ^e				
		70 ^d			17 ^d	
		1 150 ^b	20 ^c		11 ^b	
<i>Fagus sylvatica</i>	400 ^e	350 ^b			16 ^b	
<i>Fagus orientalis</i>	100 ^e	800 ^e				
<i>Populus tremula</i>	200 ^e	200 ^e	249 ^c			

a. Ahrens, 1964 (République démocratique allemande).

b. Denaeyer - De Smet, 1964 (Belgique)

c. Denaeyer - De Smet, 1970 (Belgique).

d. Denaeyer - De Smet, à paraître.

e. Rodin et Bazilevich, 1967 (Union des républiques socialistes soviétiques).

importantes ont été observées dans les teneurs en Cu et en Mn chez des espèces différentes établies sur un même sol (Denaeyer, 1958, 1964, 1966a et b).

Certaines espèces sont même douées du pouvoir d'accumuler un ou plusieurs oligo-éléments dans leurs

feuilles. Telles sont, par exemple, *Vaccinium myrtillus*, qui accumule de 2 680 à 5 270 ppm de Mn (Denaeyer, 1966a), *Melampyrum pratense* et *Sambucus racemosa*, qui accumulent respectivement 3 200 et 2 300 ppm de Mn (Höhne, 1962).

Summary

Content in biogenic elements of the plant covers in the deciduous forests of Europe (S. Denaeyer - De Smet)

This article summarizes the findings of the principal research on the content in biogenic elements of the various components of the deciduous forests of Europe.

Separate tables give the content in macronutrients of hardwood species (Tables 1, 2, 3 and 4), herbaceous species (Tables 5 and 6), mosses (Table 7), and litters (Table 8).

Table 9 gives some recent data on content in trace elements.

Bibliographie / Bibliography

- AALTØNEN, V. T. 1948. *Boden und Wald*. Berlin/Hambourg, Paul Parey.
- CARLISLE, A.; BROWN, A. H. F.; WHITE, E. J. 1967. The nutrient content of tree stem flow and ground flora litter and leachates in a sessile oak (*Quercus petraea*) woodland. *J. Ecol.*, vol. 55, n° 3, p. 615-627.
- DENAAYER - DE SMET, S. 1958. La répartition du manganèse dans une chênaie à bouleaux. *Lejeunia*, n° 22, p. 5-18.
- . 1964. Distribution de deux oligo-éléments, cuivre et manganèse, dans une chênaie atlantique. *Lejeunia*, n° 29, p. 1-8.
- . 1966a. Note sur un accumulateur de manganèse: *Vaccinium myrtillus* L. *Bull. Soc. bot. Belg.*, n° 99, p. 331-343.
- . 1966b. Recherches sur l'écosystème forêt. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Bilan annuel des apports d'éléments minéraux par les eaux de précipitation sous couvert forestier dans la forêt caducifoliée mélangée de Blaimont. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 99, p. 345-375.
- . 1969. Recherches sur l'écosystème forêt. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Apports d'éléments minéraux par les eaux de précipitation, d'égouttement sous couvert forestier et d'écoulement le long des troncs (65, 66, 67). *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 102, p. 354-372.
- . 1970. Recherches sur l'écosystème forêt. Série E: Forêts de haute Belgique. Contribution n° 10: Biomasse, productivité et phytogéochimie de la végétation riveraine d'un ruisseau ardennais. II: Aperçu phytogéochimique. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 103, p. 383-396.
- DUVICNEAUD, P. 1968a. Recherches sur l'écosystème forêt. La chênaie-frênaie à coudrier du bois de Wève. Aperçu sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 101, p. 111-127.
- . 1968b. Recherches sur l'écosystème forêt. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Bisect biogéochimique et composition des nappes foliaires en polyéléments biogènes. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 101, p. 129-139.
- . DENAAYER - DE SMET, S. 1962. Distribution de certains éléments minéraux (K, Ca et N) dans les tapis végétaux naturels. *Bull. Soc. franç. Physiol. végét.*, n° 8, p. 96-103.
- . ——. 1964. Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt. *Lejeunia*, n. s., n° 28, p. 1-148.
- . ——. 1970a. Phytogéochimie des groupes écosociologiques forestiers de haute Belgique. Recherches sur l'écosystème forêt. Série E: Forêts de haute Belgique. Contribution n° 6. *Oecol. Plant.* n° V, p. 1-32.
- . ——. 1970b. Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. In: D. E. Reichle (ed.), *Studies in ecology. Analysis of temperate forest ecosystems*, p. 199-205. New York, Heidelberg, Springer.
- . —; MARBAISE, J. L. 1969. Recherches sur l'écosystème forêt. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Litière totale annuelle et restitution au sol des polyéléments biogènes. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, vol. 102, n° 2, p. 339-354.
- EBERMAYER, E. 1876. *Die gesamte Lehre der Waldstreu*, p. 116. Berlin, Springer. 300 p.
- EHWALD, E. 1957. Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. *S. B. dtsh. Akad. Landwirtsch. wiss. Berlin*, n° 6, p. 3-56.
- GÜTLER, R. 1941. Über den Gehalt wildwachsenden Pflanzen an Kalium, Phosphor, Eisen und Mangan. *Forschungsdienst*, n° 11, p. 485-522.
- HENRY, E. 1878. Études chimiques sur les essences principales de la forêt de Haye et sur leurs cendres. *Ann. Stat. Agron. de l'Est*.
- HÖHNE, H. 1962. Vergleichende Untersuchungen über Mineralstoff- und Stickstoffgehalt sowie Trockensubstanzproduktion von Waldbodenpflanzen. *Arch. Forstw.*, vol. 11, n° 10, p. 1085-1141.
- KLAUSING, O. 1956. Untersuchungen über den Mineralumsatz in Buchenwäldern auf Granit und Diorit. *Forstwiss. Zbl.*, n° 75, p. 18-32.
- LEROY, P. 1968. Variations saisonnières des teneurs eau et éléments minéraux des feuilles de chênes (*Quercus pedunculata*). *Ann. Sci. forest.* (INRA), vol. 25, n° 2, p. 83-117.

- LUTZ, H. J.; CHANDLER, R. F. 1955. *Forest soils*. New York, Wiley.
- MANIL, G.; DELECOUR, F.; FORGET, G.; EL ATTAR, A. 1963. L'humus, facteur de station dans les hêtraies acidophiles de Belgique. *Bull. Inst. agron. Gembloux*, vol. 31, n° 1 et 2, p. 1-114.
- MAYER, A. M.; CORHAM, F. 1951. The iron and manganese content of plants present in the natural vegetation of the English lake district. *Ann. Bot.*, vol. 15, p. 247-63.
- OLSEN, C. 1948. The mineral, nitrogen and sugar content of beech leaves and beech sap at various times. *C. R. Lab. Carlsberg. Série chimie*, vol. 26, p. 197-230.
- OVINGTON, J. D. 1956a. Studies of the development of woodland conditions under different trees. V. The mineral composition of the ground flora. *J. Ecol.*, vol. 44, p. 597-604.
- . 1956b. The composition of tree leaves. *Forestry*, vol. 26, p. 22-28.
- . 1957. The volatile matter, organic carbon and nitrogen contents of tree species grown in close stands. *New Phytol.*, vol. 56, p. 1-11.
- . 1959. The calcium and magnesium contents of tree species grown in close stands. *New Phytol.*, vol. 58, p. 164-175.
- ; MADGWICK, H. A. I. 1959. The growth and composition of natural stands of birch. I. Dry matter production. II. The uptake of mineral nutrients. *Plant and Soil*, vol. 10, p. 271-283; p. 389-400.
- RAMANN, E. 1882. Beiträge zur Statik des Waldbaus 1-6, Z. *Forst- u. Jagdw.*, *Die Schwarzerle*, vol. 14, p. 54-64. (Avec H. Will.)
- RODIN, L. E.; BAZILEVICH, N. I. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*, p. 288. Edinburgh and London, Oliver and Boyd.
- SCHÖNAMSGRÜBER, H. 1959. Mineralstoffuntersuchungen an Waldgesellschaften Baden-Württembergs. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, n° 72, p. 220-229.
- SCHÖNHAR, J. 1954. Die Bodenvegetation als Standortsweser. *Allg. Forst- u. Jagdztg.*, n° 125, p. 259-266.
- TAMM, C. O. 1951. Removal of plant nutrients from tree crowns by rain. *Physiol. Plant.*, vol. 4, p. 184-188.
- WITTISCH, W. 1939. Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand. *Forst-archiv*, n° 15, p. 96-111.
- . 1943. *Ibid.*, n° 12, p. 1-18.
- . 1944. *Ibid.*, n° 20, p. 110-114.
- YOUNG, H. E., et al. 1965. Preliminary tables of some chemical elements in seven tree species in Maine. *Maine agric. experim. Stat. techn. bull.*, n° 20.

Cycle des éléments biogènes dans les écosystèmes forestiers d'Europe (principalement forêts caducifoliées)

P. Duvigneaud et S. Denaeayer - De Smet
Laboratoire de botanique systématique et d'écologie,
Université libre de Bruxelles
28, avenue Paul-Héger, Bruxelles 5 (Belgique)

SOMMAIRE

Introduction
Transfert d'éléments biogènes au sein d'écosystèmes forestiers
 Le cycle biologique
 Le cycle géochimique
Cycle des éléments biogènes dans six chênaies de haute
 Belgique
 Les sites
 Méthode
 Discussion des résultats
Comparaison des cycles d'éléments biogènes établis pour
 divers types de forêts dans divers pays
Summary
Discussion
Bibliographie / Bibliography

INTRODUCTION

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

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

Un essai de synthèse des données sur le cycle des éléments minéraux dans les forêts tempérées caducifoliées a été tenté en 1964 par Duvigneaud et Denaeayer - De Smet.

Un même essai, mais portant plus spécialement sur des plantations équiennes (surtout de résineux), est dû à Ovington (1962). Les connaissances accumulées depuis un siècle par les forestiers allemands sur les hêtraies et les plantations de résineux de leur pays ont été rassemblées d'une manière très élaborée par Ehwald (1957); Remezov (1963) a, de même, fait une synthèse des recherches réalisées récemment en URSS.

Rodin et Bazilevich (1965) ont fait un vaste tour d'horizon de ce qu'on sait du cycle dans tous les types d'écosystèmes de la biosphère; leur texte, traduit en anglais en 1967, fait apparaître l'insuffisance des données pour qu'une synthèse véritable puisse être faite à pareille échelle.

Certains travaux réalisés aux États-Unis et présentés à un colloque de l'American Association for the Advancement of Science (décembre 1967) ont été rassemblés dans une publication de l'Université du Maine par H. E. Young (1968).

Des recherches sont en cours tant sur la côte ouest (Cole, Gessel, Dice) que sur la côte est des États-Unis (Woodwell, Whittaker), et aussi dans le Tennessee (Clebsch, Olson).

Au Japon, diverses recherches sur le cycle des éléments minéraux dans différents types forestiers ont

été publiées par les chercheurs de l'Université de Kyoto (Tsutsumi *et al.*, 1968) [voir dans ce volume].

Des parties du cycle ont été approfondies par Carlisle *et al.* (1966 et 1967) dans une chênaie caducifoliée de Grande-Bretagne (fig. 1).

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

Notre propos est de résumer, dans la présente communication, les recherches par nous entreprises dans six écosystèmes forestiers de haute Belgique, qui sont essentiellement des chênaies caducifoliées (dominance de *Quercus robur* ou *Q. petraea*), dont le type d'exploitation et, par là, la structure, est extrêmement variable.

Les données obtenues pour les cycles des six bioéléments majeurs: K, Ca, Mg, N, S et P dans ces six chênaies seront ensuite comparées à celles d'autres chênaies ou à d'autres types forestiers de l'Europe occidentale, ou même d'autres régions, d'après la littérature qui nous a été accessible.

TRANSFERT D'ÉLÉMENTS BIOGÈNES AU SEIN D'ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

Le transfert des éléments biogènes (et autres éléments chimiques) au sein des écosystèmes forestiers suit deux chemins principaux, qu'on peut nommer, suivant en cela Ovington (1962): le *cycle biologique*, qui est un cycle fermé; le *cycle géochimique*, qui est un cycle ouvert sur le monde extérieur.

LE CYCLE BIOLOGIQUE (fig. 2)

Ce cycle concerne la circulation des éléments biogènes au sein de l'écosystème, entre le sol forestier et les communautés végétales et animales. Il affecte donc plus

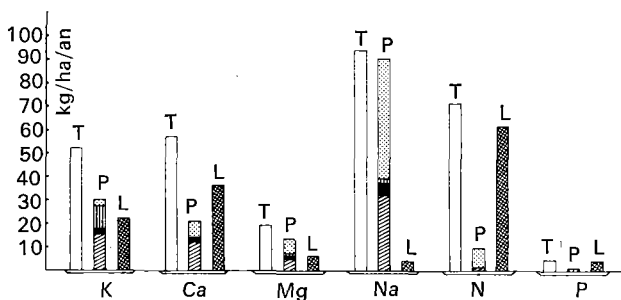


FIG. 1. Restitution des éléments biogènes dans une chênaie (*Quercus petraea*) à Grizedale (Grande-Bretagne): en hachuré oblique, par pluviolavage des frondaisons d'arbres; en noir, par *stem flow*; en hachuré vertical, par pluviolavage de *Pteridium*; en pointillé, par pluies incidentes; en croisillons, par litière; en blanc, restitution totale. L'importance de Na est due à la proximité de la mer. (D'après Carlisle *et al.*, 1967.)

spécialement la biocénose, d'où son nom. Bien qu'on puisse l'étudier à une échelle séculaire, annuelle, saisonnière ou journalière, c'est généralement le cycle annuel qui a retenu jusqu'ici l'attention.

Le cycle biologique annuel se compose de:

L'absorption par les racines d'éléments chimiques du sol. La restitution au sol d'une partie de ces éléments sous les formes suivantes: litière de feuilles d'arbres; bois mort (brindilles, rameaux, branches, arbres morts, le plus souvent éliminés — autoélagage — par manque de lumière ou de place); plantes herbacées du sous-bois en décomposition; organes et débris végétaux divers (écorces, lichens ou mousses épiphytiques, écailles de bourgeons, pollen, anthères, châtons, fleurs, cupules, fruits, etc.); organes morts, cadavres et excréments de consommateurs divers (le poste de très loin le plus important est généralement constitué par les excréments d'insectes défoliateurs); eau de lavage de la phytocénose par les pluies (composée de l'eau d'égouttement et de l'eau d'écoulement — *stem flow*); sécrétions radiculaires; racines mortes. La rétention de l'autre fraction des éléments absorbés dans les organes pérennants de la phytocénose, essentiellement dans l'incrément annuel des organes ligneux.

L'absorption, qui correspond à une évaluation grossière des besoins de la biocénose, est naturellement la somme des éléments retenus et des éléments restitués (absorption = rétention + restitution).

La rétention est évaluée à partir des mesures de changement de biomasse (incrément) et à partir de la teneur en éléments biogènes des différents organes ou tissus compris dans cette production. La restitution est évaluée de même à partir de la quantité annuelle de litière et de la composition chimique de ses divers composants, et à partir du volume des précipitations et de leur composition chimique, à l'extérieur et à l'intérieur de la phytocénose.

Les éléments retenus, qui s'ajoutent d'une année à l'autre à la biomasse de la forêt en croissance, forment la minéralomasse de la phytocénose (Duvigneaud, 1968) [fig. 3]. Ce contenu total en éléments minéraux divers varie naturellement avec l'âge et le type forestier. On trouvera à la figure 4 les minéralomasses aériennes d'un certain nombre de peuplements monospécifiques d'essences forestières différentes en Grande-Bretagne (d'après Ovington, 1962).

Le cycle biologique peut être envisagé d'autres manières. La figure 5 donne un exemple de la méthode de Rodin et Bazilevich, utilisée dans leur étude d'ensemble sur la production et les cycles minéraux dans la végétation terrestre.

Jusqu'ici on ne possède que peu de renseignements sur les rapports précis liant les cycles des éléments biogènes à la productivité.

La figure 6, établie d'après les données de Gordon sur des frênaies (*Fraxinetum*) en Grande-Bretagne, illustre le cas précis d'une fraction bien déterminée du

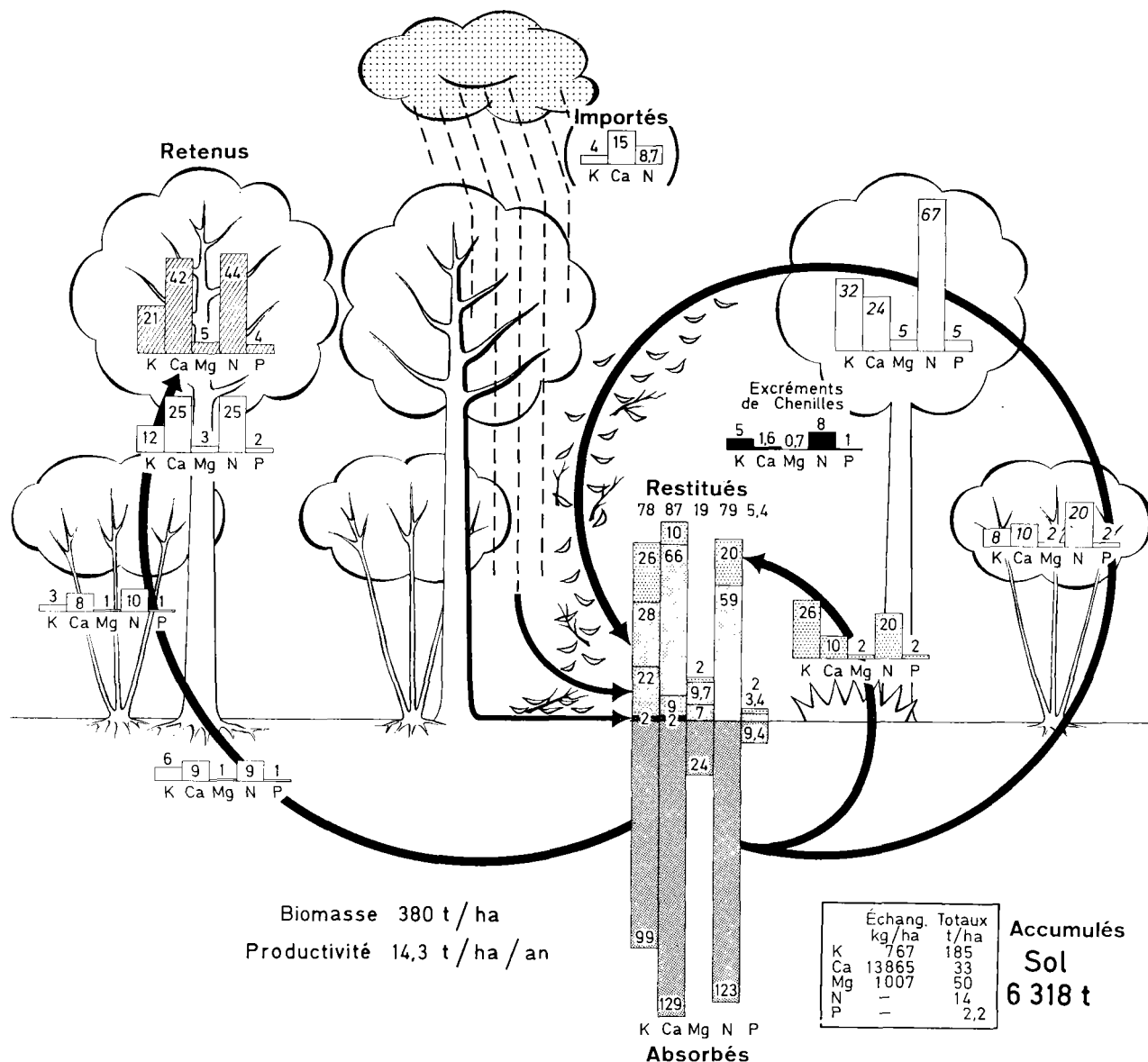


FIG. 2. Cycle biologique dans un *Querceto fraxinetum* de 120 ans, à Wavreille (haute Belgique). Valeurs établies sans tenir compte de la productivité des *Fraxinus* (200 kg/ha/an). (Duvigneaud et Denaeyer - De Smet, 1970.)

cycle: passage du N de l'humus aux feuilles vertes et effet de ce flux important de N sur la productivité.

Une triple relation joignant le type d'humus (rapport C/N), la teneur des feuilles en N et la productivité a été mise en évidence par Gordon sur 31 peuplements de *Fraxinus excelsior*, choisis dans une échelle très vaste de sites différant par le type de sol (perte au feu, N total, pH; P, K, et Ca échangeables; teneur en eau), dans le Lake District.

Après avoir établi une relation hauteur/âge pour les arbres dominants et codominants, Gordon a pu déter-

miner "la hauteur moyenne à 50 ans" pour chaque peuplement.

Après analyse foliaire, et par technique analytique régressive, Gordon a trouvé que la croissance en hauteur des *Fraxinus* est étroitement liée à la teneur en N de leurs feuilles. Une relation existe aussi avec le rapport humus/N (ou C/N), les valeurs basses de celui-ci indiquant une haute assimilabilité de N.

Ainsi, plus le N disponible du sol est important, plus le N foliaire est élevé, plus importante est la croissance en hauteur, plus importante est la productivité.

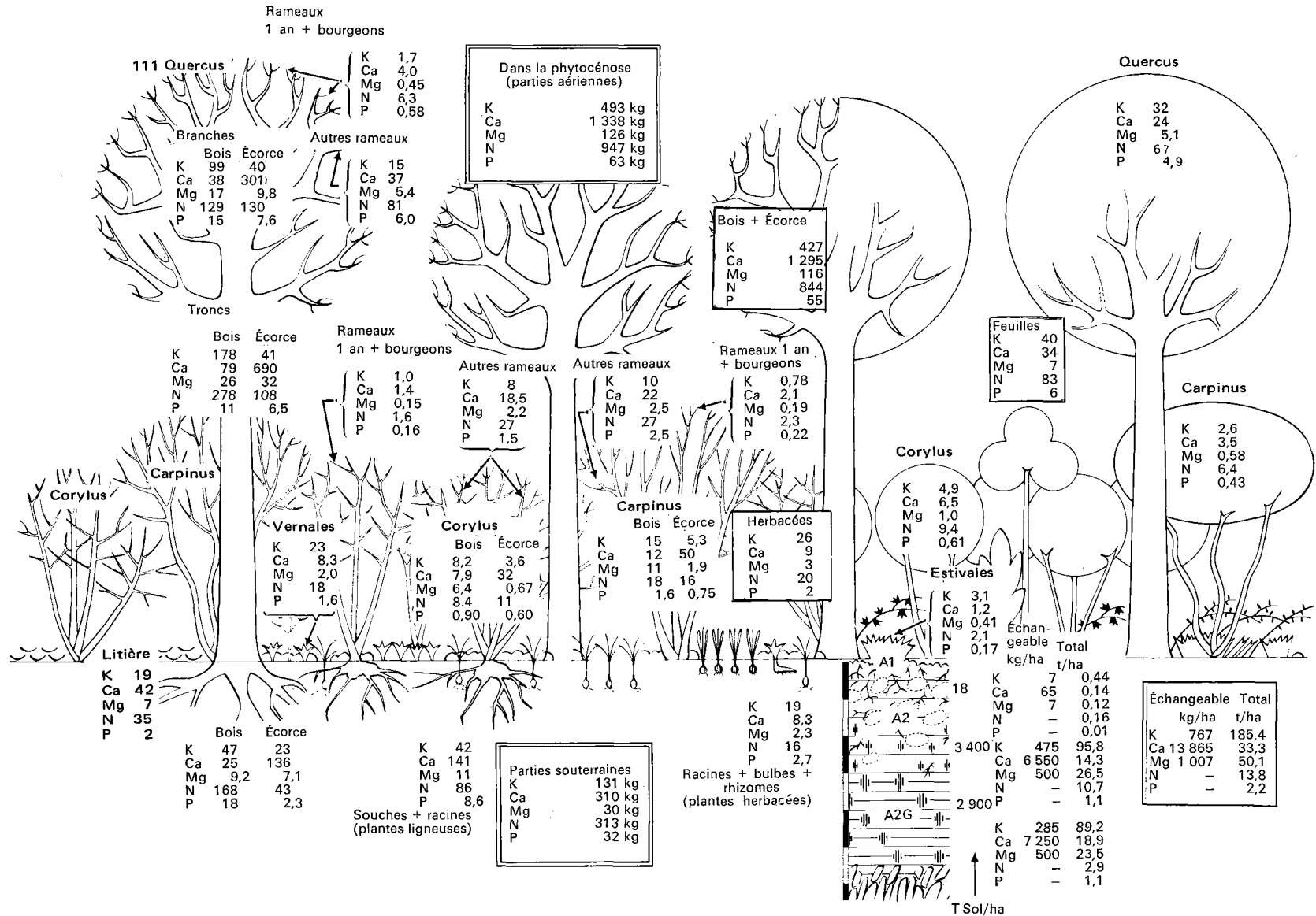


FIG. 3. Minéralomasses d'un *Querceto fraxinetum* de 120 ans, à Wavreille (haute Belgique). (Duvinéaud et Denayer - De Smet, 1970.)

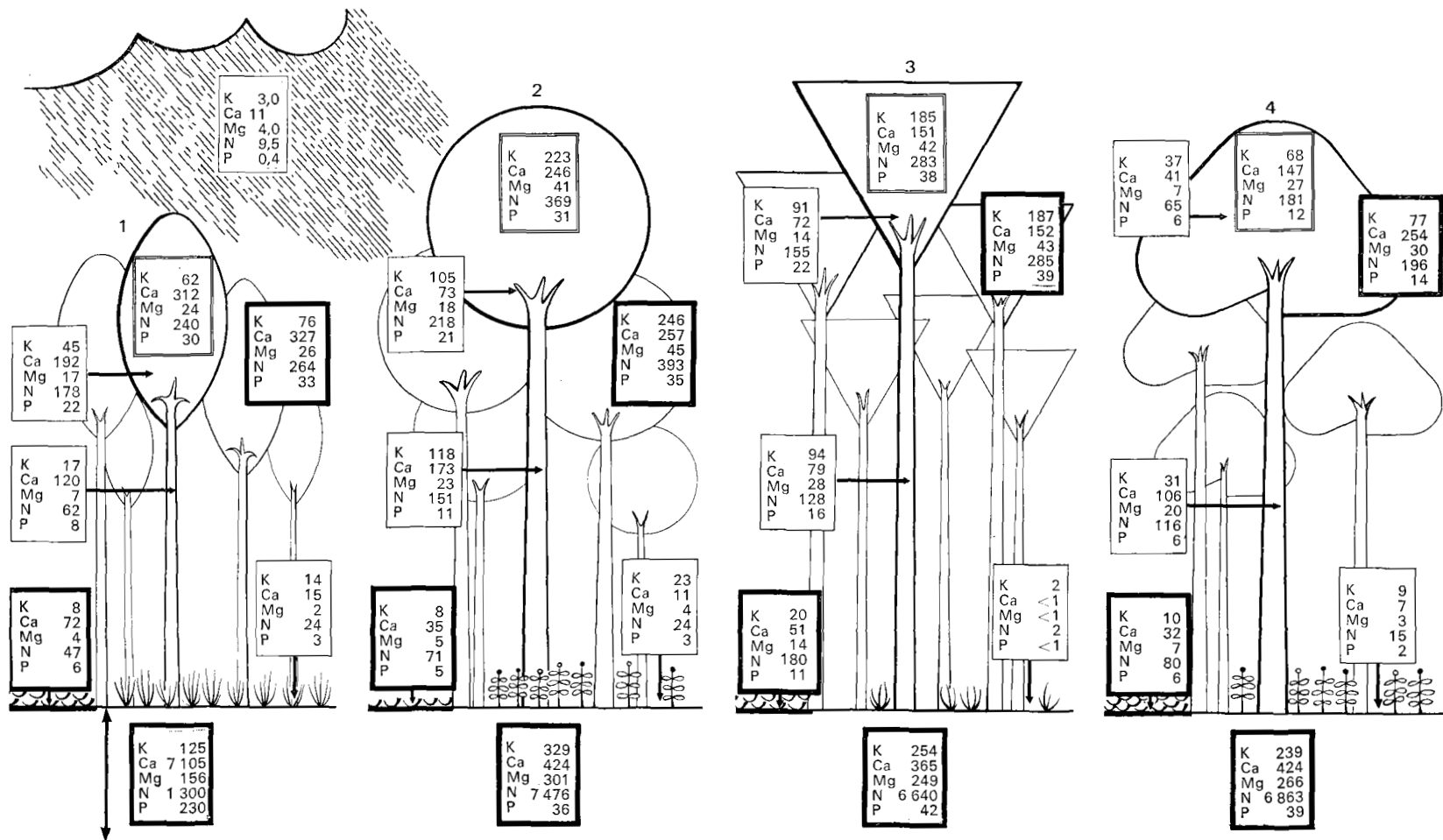


FIG. 4. Distribution des éléments biogènes (kg/ha) dans les compartiments de divers types d'écosystèmes forestiers caducifoliés de Grande-Bretagne. (D'après Ovington, 1962.)

1. Forêt de bouleaux âgée de 22 ans; 2. Chênaie atlantique (*Quercus robur*) âgée de 47 ans; 3. Hêtraie âgée de 37 ans; 4. Châtaigneraie âgée de 47 ans. Encadré d'un trait gras, de haut en bas: dans la phytocénose; dans la litière et l'humus; dans le sol. Encadré d'un trait mince, de haut en bas: dans les feuilles, branches et fruits; dans les troncs; dans les plantes herbacées. Dans les houppiers, totaux pour les arbres. A gauche, au-dessus: éléments minéraux importés annuellement par la pluie (Carlisle *et al.*, 1966).

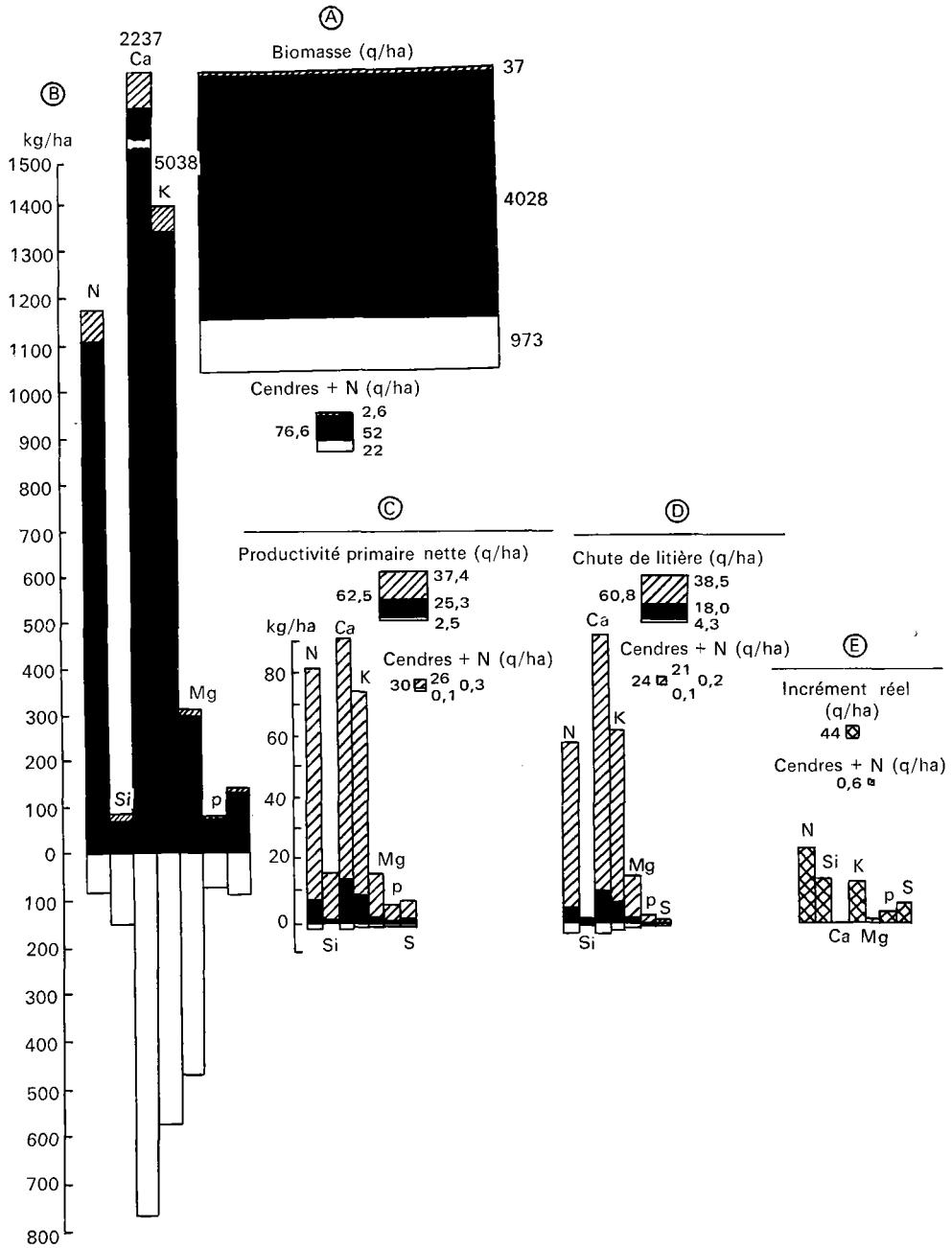


FIG. 5. Biomasses, productivité et cycle des éléments biogènes dans une chênaie (Dubrava, forêt de *Quercus* à *Aegopodium*) de 222 ans, dans la province de Voronej, en URSS. (D'après Mina, 1955, dans Rodin et Bazilevich, 1967.)
En hachuré oblique: parties vertes; en noir: parties aériennes pérennes; en blanc: racines; en croisillons: incrément vrai des organes aériens et souterrains.

A: biomasses; B: minéralomasses; C: absorption annuelle par productivité primaire nette (= feuilles vertes + accroissement annuel du bois et des écorces des organes aériens et souterrains); D: restitution par chute de litière de feuilles, de bois mort aérien et souterrain; E: rétention dans l'incrément vrai (E = C - D).

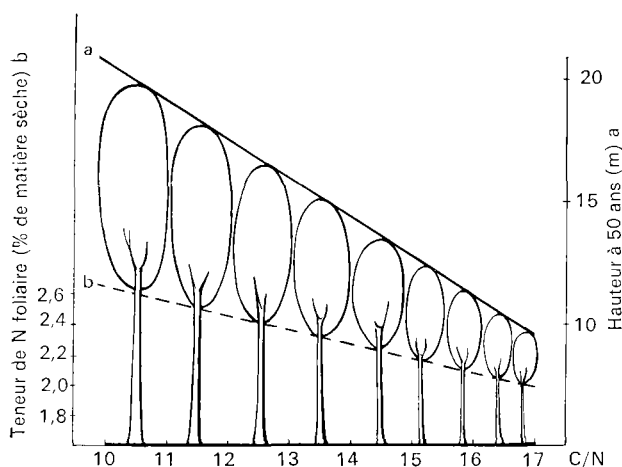


FIG. 6. Relations entre le N assimilable du sol, la teneur des feuilles en N, et la hauteur moyenne des arbres à 50 ans, dans une série de plantations de *Fraxinus excelsior*, en Grande-Bretagne (le rapport C/N est inversement proportionnel à N assimilable).

LE CYCLE GÉOCHIMIQUE

Le cycle géochimique est un cycle ouvert, une sorte de flux provenant du monde extérieur et branché sur le cycle biologique.

Il comprend deux postes: l'import (*input*) et l'export (*output*) d'éléments minéraux.

L'import comprend:

(a) Une addition par précipitations solides (poussières, aérosols) ou liquides (pluie, neige).

L'ordre de grandeur de l'addition annuelle par la pluie s'élève, en région tempérée, selon Ovington *et al.* (1968), à 1-10 kg/ha de K, 3-19 kg/ha de Ca, 4-11 kg/ha de Mg, 0,8-4,9 kg/ha de N, et 0,2-0,6 kg/ha de P. C'est cependant S qui domine dans les régions industrialisées. Na est fort important dans les régions océaniques¹.

Le couvert forestier est très efficace dans la capture de poussières aéroportées; celles-ci peuvent se déposer sur les frondaisons par temps sec, puis être amenées au sol par temps de pluie. Le problème de l'eau de précipitation recueillie sur le sol de la forêt est donc extrêmement complexe; cette eau, ayant traversé la phytocénose, se décompose en eau d'égouttement, d'écoulement et de pénétration directe.

La quantité totale d'éléments apportés au sol forestier par la pluie est la somme des quantités suivantes: apportées par la pluie et les poussières incidentes (import); apportées par le lavage et le lessivage des nappes foliaires; apportées par l'écoulement le long des troncs.

(b) Une addition de N par fixation de N₂ de l'air par les micro-organismes spécialisés de l'écosystème.

(c) Une addition d'éléments chimiques divers par décomposition de la roche mère.

Ce phénomène, d'une très grande importance, s'est dégagé, au cours des dernières années, des travaux de Hartmann en Autriche et, d'une façon plus générale, de ceux des biogéochimistes américains. C'est le transfert, grâce au cycle, des éléments chimiques de la roche mère aux horizons supérieurs du sol et, de là, à toute la masse du sol: certaines racines d'arbres pénètrent profondément jusqu'à la roche mère, y puisent les éléments qu'elles peuvent puiser, transmettent ceux-ci aux organes aériens et, de là, au sol par chute de litière; si le phénomène se produit pendant de longues périodes, il peut aboutir à de véritables accumulations en surface qui, dans l'histoire de la Terre, ont pu marquer des horizons géologiques; pour certains, une partie de l'argile des sols pourrait même avoir pour origine la silice et l'alumine ramenées en surface par les litières.

On aboutit ainsi à la loi de la perpétuation forestière de Hartmann: une accumulation d'éléments minéraux fertilisants peut se produire dans les horizons physiologiquement actifs (richement enracinés) du sol, à partir de la roche mère, non seulement dans les forêts naturelles, mais tout aussi bien dans les forêts rationnellement exploitées. Cette accumulation d'éléments nutritifs peut donc être la base d'une fertilité soutenue du sol, malgré les phénomènes d'absorption et de stockage par la végétation, et de lessivage des horizons superficiels du sol en climat suffisamment humide.

De tels phénomènes ont aussi été mis en évidence par Parshevnikov (cité dans Sonn, 1960). Ils ébranlent quelque peu certains concepts utilisés jusqu'ici, et notamment remettent en valeur l'importance de la roche mère, même dans un sol mûr arrivé à son climax; ils montrent que l'évolution physique d'un sol (spécialement de sa texture) ne va pas nécessairement de pair avec son évolution chimique, car seuls des éléments chimiques solubles de la roche mère peuvent être amenés en surface par des racines profondes.

Ils donnent ainsi une place plus importante à la lithologie des roches mères dans les études écologiques, puisque ces roches, dont le rôle est indéniable dans les écosystèmes peu fournis à sol squelettique (pelouses), ont aussi leur importance dans les écosystèmes drus sur sol profond (forêts).

Ils remettent en valeur des travaux comme ceux de Jean Massart, qui basa jadis les districts géobotaniques de la Belgique sur leur soubassement géologique.

Ils permettent d'insister sur la nécessité de disposer de cartes lithologiques, qui généralement n'existent pas encore.

Un phénomène particulièrement important est l'accumulation de N dans les sols forestiers; des sols fores-

1. Nous n'envisageons, dans cette édition, que les éléments biogènes et parmi ceux-ci les polyéléments. Il convient de ne pas perdre de vue l'action polluante de certains éléments comme Pb, provenant des moteurs des automobiles ou des avions.

tiers sous chênaie contiennent, en Belgique, de 4,5 à 13,8 t/ha de N (Duvigneaud et Froment, 1969); Emberger (1965) a trouvé jusqu'à 16 kg de N par hectare dans certains sols forestiers de Bavière. Comme il n'y a que peu de N dans les roches mères, cet élément ne peut s'être accumulé petit à petit qu'à partir de N de l'air.

L'export comprend:

Des pertes d'éléments dans les eaux de drainage. Ces pertes, qui doivent être mesurées par des méthodes lysimétriques compliquées et coûteuses, sont peu connues pour les forêts caducifoliées d'Europe; pour les forêts de conifères, on possède des données de Finlande (Viro, 1953) et des États-Unis (Cole *et al.*, 1968) [fig. 7]. Une autre méthode est celle des petits bassins versants (voir, dans ce volume, Likens *et al.*). Des études ainsi faites aux États-Unis, il apparaît que les pertes en éléments minéraux par drainage sont faibles (même en pente) à l'exception de pertes en Ca, qui peuvent atteindre 4-12 kg/ha/an.

Des pertes par éclaircie ou récolte des arbres; ces pertes sont très variables, et dépendent, bien entendu, du type et du degré d'exploitation des produits forestiers par l'homme. Si seul le bois (sans écorce, ni branches, ni feuilles) est exporté, les pertes en éléments minéraux sont faibles, vu la faible teneur du bois en ces éléments (voir, dans ce volume, Denaeyer - De Smet).

Les pertes par récolte de litière (feuilles, bois mort); ces pertes sont considérables mais, de nos jours, la récolte de litière est de moins en moins pratiquée.

CYCLE DES ÉLÉMENTS BIOGÈNES DANS SIX CHÊNAIES DE HAUTE BELGIQUE (fig. 8)

LES SITES

Ces six chênaies sont décrites par Duvigneaud, Kestemont et Ambroes dans ce volume.

Les voici pour rappel:

1. Ferage: futaie de *Quercus petraea* (âge moyen, 117 ans) sur taillis dense de *Corylus* (âge, 9 ans); strate au sol à codominance d'espèces du mull actif (type *Ficaria*), du mull forestier (type *Galeobdolon*) et d'hygrosciadophytes (type *Oxalis*); sol brun forestier légèrement lessivé, riche en bases échangeables.
2. Wavreille: futaie de *Quercus robur* (âge moyen, 120 ans) sur taillis de *Corylus* et de *Carpinus* (âge, 20 ans) avec important recru de *Fraxinus*; strate au sol à codominance d'espèces du mull actif (type *Ficaria*), du mull forestier (type *Galeobdolon*), de sarcogéophytes (type *Ornithogalum pyrenaicum*) et d'énantiohydrophytes (type *Geum rivale*); pseudogley sur schistes, riche en bases échangeables.
3. Virelles: jeune futaie mélangée à codominance de *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* (âge moyen, 75 ans),

sur vieux taillis en reconversion vers la futaie à dominance de *Carpinus* (âge moyen, 35 ans); strate au sol à codominance d'espèce du mull calcique (type *Mercurialis perennis*), du mull forestier (type *Galeobdolon*) souvent envahie de lierre (*Hedera helix*); sol rendzinoïde brun foncé, saturé en Ca⁺⁺, pauvre en Mg⁺⁺ et K⁺, peu profond, sur calcaire compact.

4 et 5. Villers: futaie de *Quercus robur* et *Q. petraea* (âge moyen, 90 ans) sur taillis de *Quercus* (âge, 20 ans) et reconversion vers la futaie; strate au sol à codominance d'espèces du mull acide (type *Poa nemoralis*), du moder (type *Teucrium scorodonia*), d'énantiohydrophytes (type *Valeriana procurrens* et type *Brachypodium sylvaticum*); pseudogley sur schistes, à teneur en bases échangeables médiocres, mais où le Mg⁺⁺ intervient en quantités importantes.

6. Vonèche: futaie jardinée à *Quercus petraea* et *Q. robur* d'âges divers, s'échelonnant entre 30 et 135 ans; strate au sol à codominance d'espèces du moder-mor (type *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* et *Sphagnum palustre*), d'énantiohydrophytes (type *Molinia coerulea*) et d'hydrosociadophytes (type *Luzula maxima*); podzol à pseudogley sur quartzophyllades, extrêmement pauvre en bases échangeables.

MÉTHODE

La méthode a été décrite par Duvigneaud et Denaeyer-De Smet (1968 et 1970): toutes les minéralomasses, tous les bilans (rétention + restitution = absorption) ont été calculés à partir des biomasses et des productivités, dont une synthèse est donnée au tableau de la page 539 de ce volume, et à partir des teneurs de toutes les fractions (des organes vivants ou des litières) en polyéléments K, Ca, Mg, N, P et généralement S (voir dans ce volume, Denaeyer - De Smet).

La figure 8 donne, sous forme de blocs schémas, les bilans pour chaque écosystème étudié, et aussi les quantités d'éléments contenus dans l'édaphotope.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

1. Dans le *Querceto carpinetum* de Ferage, établi sur sol brun forestier légèrement lessivé mais néanmoins encore riche en bases échangeables (fig. 8.A), c'est l'absorption de Ca qui est la plus élevée (172 kg/ha/an); viennent ensuite, par ordre d'importance décroissante, celle de N (129 kg/ha/an) et de K (115 kg/ha/an). L'absorption annuelle des autres éléments biogènes est d'un ordre de grandeur nettement plus petit (de 12 à 23 kg/ha/an).

L'accroissement annuel des organes ligneux entraîne une rétention beaucoup plus importante pour Ca (66 kg/ha/an) que pour K (38 kg/ha/an) et ce en raison de l'accumulation de Ca dans les écorces. L'importance

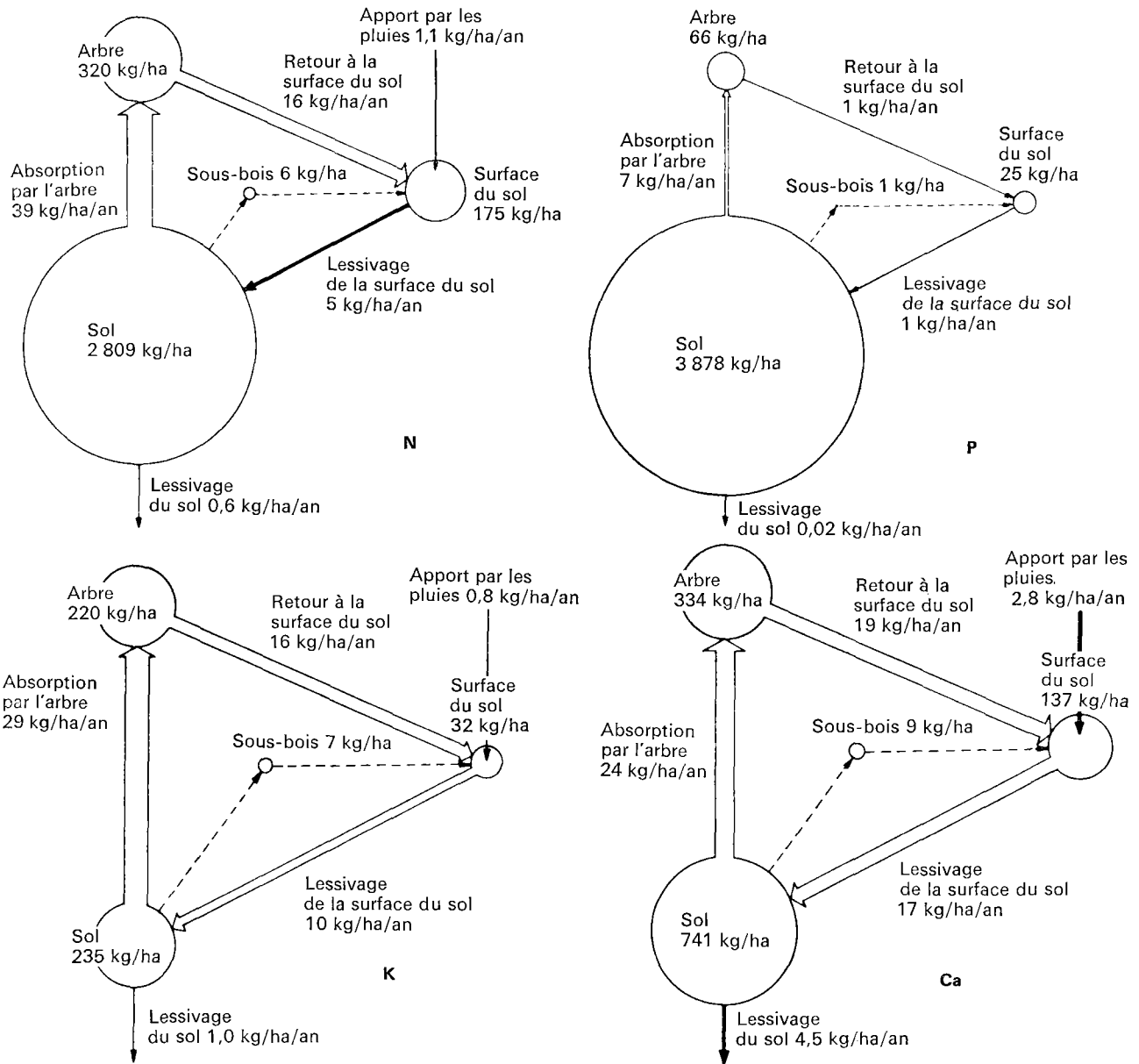


FIG. 7. Cycle annuel de N, P, K et Ca dans une forêt de *Pseudotsuga menziesii* (Cedar River, Wash., États-Unis).

L'accumulation dans chaque compartiment de l'écosystème est représentée par un cercle dont la surface reflète l'importance de l'accumulation. La vitesse de transfert entre compartiments est représentée par une flèche dont la largeur indique l'ampleur du transfert.

Le lessivage, de la surface du sol au sol lui-même, et, dans la profondeur du sol, hors de portée des racines (export), est obtenu par l'utilisation de lysimètres à tension.

Les analyses portent sur N et P totaux dans le sol et dans les plantes, sur K et Ca échangeables dans le sol et totaux dans les plantes.

On peut remarquer que les postes import (par pluie) et export sont peu importants, sauf pour Ca. Mais l'action de la pluie est importante dans le lavage du feuillage, puisque dans les quantités restituées à la surface du sol, le lavage des feuilles intervient à raison de 10% pour N, 50% pour P, 71% pour K, 22% pour Ca.

On voit encore que la vitesse du "turnover" suit la progression $Ca > K > N > P$.

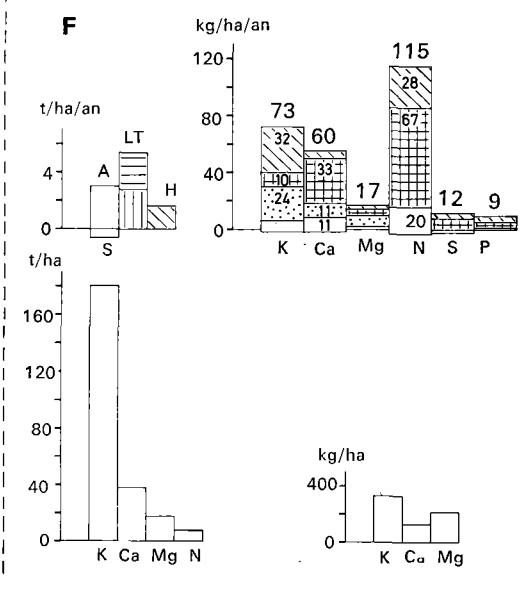
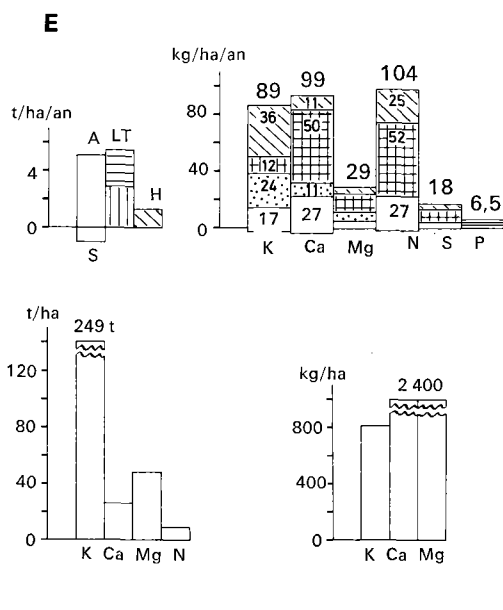
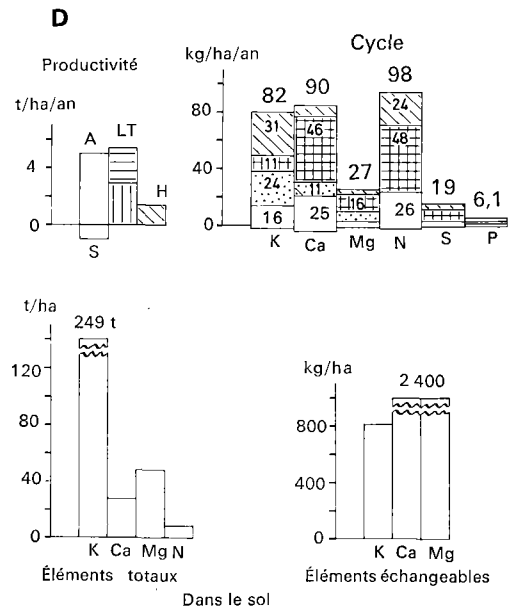
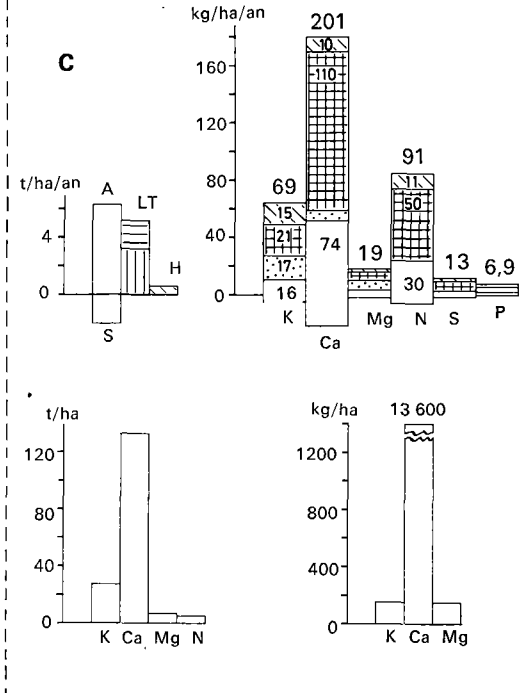
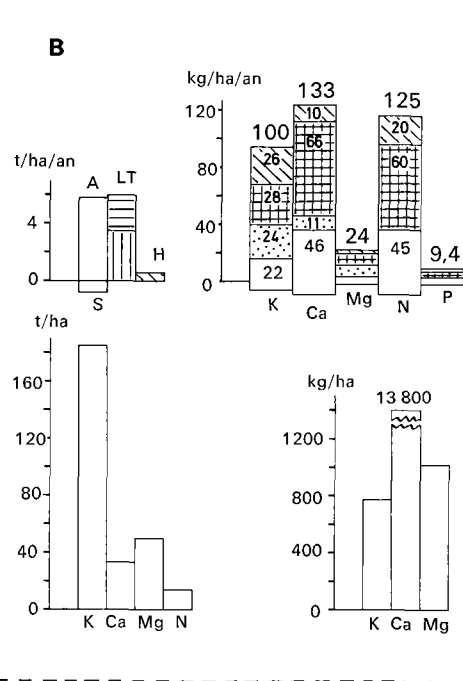
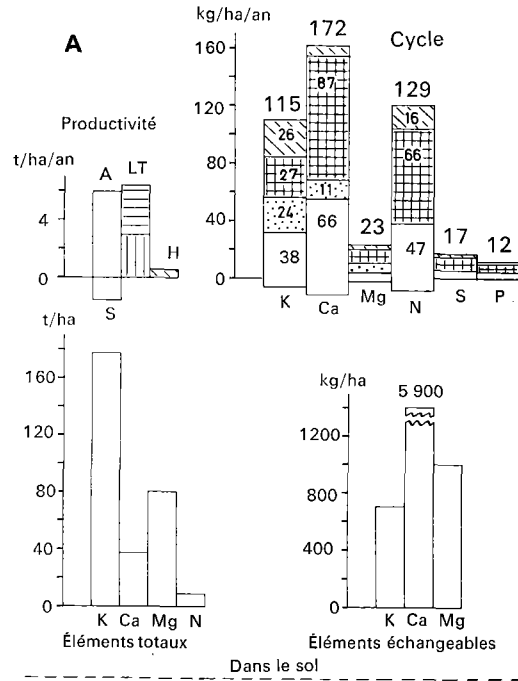


FIG. 8. Productivité, cycles des polyéléments biogènes, et réserves d'éléments totaux et échangeables dans le sol pour six chênaies de haute Belgique. A: productivité des organes ligneux aériens; S: productivité des organes ligneux souterrains; LT: litière totale de feuilles (lignes verticales) et non foliaire (lignes horizontales); H: strate herbacée. En blanc: *réstitution* dans l'accroissement annuel des organes ligneux aériens (au-dessus de l'abscisse) et souterrains (en dessous de l'abscisse); en pointillé: *restitution* par pluviollessivage; en quadrillé: *restitution* par litière; en hachuré oblique: *restitution* par strate herbacée. Absorption annuelle = *rétenition* + *restitution*. A: Ferage (257 t; 117 ans); B: Wavreille (327 t; 120 ans); C: Virelles (115 t; 75-35 ans); D: Villers I (150 t; 90 ans); E: Villers II (164 t; 90 ans); F: Vonèche (199 t; 135 ans). Pour plus de détails concernant ces chênaies, voir, dans ce volume, Duvigneaud, Kestemont et Ambroes, p. 259.

de la rétention de N (47 kg/ha/an) est intermédiaire entre celle de Ca et de K.

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

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

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

Pour N, c'est également la litière des arbres qui est le principal agent de restitution (80% de la restitution annuelle totale, qui s'élève à 82 kg/ha); le rôle du pluviollessivage est quasi nul, pour autant que l'on considère N total (Carlisle *et al.*, 1966). La strate herbacée intervient d'une manière plus importante (16 kg/ha/an) que pour Ca (8 kg/ha/an).

Pour S et P, le rôle du pluviollessivage est moins bien connu, mais probablement sans importance.

C'est par l'intermédiaire de la litière d'arbres que s'effectue l'essentiel de la restitution annuelle de ces éléments.

2. Dans le *Querceto fraxinetum* de Wèves (fig. 8.B), établi sur sol riche en bases échangeables mais très lourd (pseudogley), l'absorption annuelle de Ca est moins élevée que dans le *Querceto coryletum* décrit ci-dessus. L'absorption annuelle de K et celle de N sont de même importance (respectivement 100 et 125 kg/ha/an) et proches des valeurs trouvées à Ferage. Il en va de même pour Mg et P.

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

3. Dans le *Quercetum* de Villers (fig. 8.D), établi sur sol lourd (pseudogley), très riche en Mg échangeable mais relativement pauvre en Ca échangeable, le cycle des éléments biogènes est, dans son ensemble, moins important que dans les chênaies décrites précédemment. C'est-à-dire que les quantités totales d'éléments biogènes mises en circulation chaque année sont moins élevées; cette différence résulte essentiellement de la productivité ligneuse plus faible de ce type de chênaie. Le cycle de Mg fait toutefois exception, en raison de la richesse de l'édaphotope en cet élément et de la consommation de luxe de la phytocénose.

Une répétition, effectuée dans une parcelle voisine de la précédente (fig. 8.E) tant du point de vue de sa localisation que de sa composition floristique, donne des résultats très comparables; les valeurs absolues légèrement plus élevées de la parcelle 2 résultent d'une productivité un peu meilleure.

4. Dans le *Quercetum* de Vonêche (fig. 8.F), établi sur sol pauvre en bases échangeables, particulièrement en Ca, le cycle des éléments biogènes se distingue de celui observé dans les autres types de chênaies par une très faible absorption de Ca (60 kg/ha/an).

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

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

5. Dans le *Quercetum mixtum* de Virelles (fig. 8.C), établi sur sol très riche en Ca mais particulièrement pauvre en K et en Mg, tant échangeables que totaux, le cycle des éléments biogènes est caractérisé par l'importance de l'absorption de Ca (201 kg/ha/an), qui domine celle de tous les autres polyéléments biogènes.

L'absorption de N (91 kg/ha/an) est du même ordre de grandeur que dans les autres chênaies étudiées.

Quant à l'absorption de K (69 kg/ha/an), elle est nettement plus faible, et ce en dépit d'une productivité annuelle égale. L'absorption réduite de K résulte essentiellement du fait que le taux du K foliaire est plus faible que dans les autres chênaies établies sur sol riche mais non calcaire (cf. antagonisme K/Ca).

6. De la comparaison du cycle des éléments biogènes dans divers types de chênaies de haute Belgique, de productivité égale ou différente, établies sur sol riche ou pauvre, il apparaît que c'est essentiellement le cycle de Ca qui est modifié, et ce, en raison de la consommation de luxe de cet élément par les feuilles et son accumulation dans les écorces.

L'absorption annuelle de N paraît moins affectée par la valeur de la productivité ligneuse ou la nature du sol. En effet, les valeurs trouvées pour l'absorption de cet élément dans les cinq types de chênaies étudiées sont assez voisines (de 91 à 129 kg/ha/an).

L'examen détaillé des divers maillons du cycle montre toutefois que la rétention de N dans les organes ligneux est beaucoup plus faible dans les chênaies peu productives. Mais la restitution de cet élément par la litière des feuilles d'arbres est la même que dans les autres chênaies; d'abord, parce que la productivité foliaire d'une forêt adulte ne varie guère, quelle que soit sa productivité ligneuse ou la nature du sol sur lequel elle est établie; ensuite, parce que la teneur en N des feuilles d'arbres n'est guère influencée par l'édaphotope. D'autre part, dans le type de forêt peu productive étudié ici, la productivité de la strate herbacée est beaucoup plus élevée (de 1,3 à 1,7 t/ha/an) que dans les chênaies de productivité moyenne (de l'ordre de 0,6 t/ha/an), ce qui, compte tenu de la richesse en N des plantes herbacées, entraîne une circulation et une restitution importantes de cet élément.

Le cycle annuel de K ne varie guère pour autant que l'on considère des chênaies de productivité moyenne et établies sur des sols de type normal pour la région

considérée. Il n'en va plus de même lorsque l'on considère le cycle de K dans une chênaie de productivité moyenne mais établie sur sol calcaire, ou le cycle de K dans une chênaie de faible productivité.

Dans le premier cas, la réduction de l'absorption de K résulte probablement d'un antagonisme K/Ca au niveau de l'absorption de ces éléments par la plante.

Dans le deuxième cas, la réduction de l'absorption de K résulte essentiellement d'une rétention très faible (7 kg/ha/an) dans l'accroissement annuel des organes ligneux.

Mais la productivité élevée de la strate herbacée dans ce type de forêt et sa richesse en K entraînent toutefois une mise en circulation et une restitution relativement importante de cet élément.

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

COMPARAISON DES CYCLES D'ÉLÉMENTS BIOGÈNES ÉTABLIS POUR DIVERS TYPES DE FORÊTS DANS DIVERS PAYS

Lorsque l'on compare les estimations faites aux États-Unis, en URSS, au Japon, en Allemagne, en Grande-Bretagne et en Belgique (tableau et figure 9) beaucoup d'analogies apparaissent pour autant que l'on considère séparément les grands types forestiers: chênaies, hêtraies, pessières, pinèdes, par exemple, dans les cas qui nous occupent. C'est ainsi que le cycle des éléments biogènes des chênaies de haute Belgique est très voisin du cycle de ces mêmes éléments dans les chênaies (Dubrava, forêts de *Quercus - Aegopodium* et *Quercus - Carex pilosa*) de la province de Voronej, en URSS.

Dans l'échelle des frugalités forestières, les chênaies apparaissent comme les phytocénoses les plus consommatrices d'éléments biogènes.

Dans les hêtraies étudiées, la faible absorption annuelle de K résulte en partie de l'absence ou du développement très réduit de la strate herbacée, toujours caractérisée par un taux de K foliaire élevé. Il faut noter aussi que les estimations d'Ehwald pour les hêtraies d'Allemagne sont probablement inférieures à la réalité en ce qui concerne K, car elles ne tiennent pas compte du pluviollessivage des feuilles jaunissantes, qui, comme le montrent divers exemples étudiés ici, joue un rôle important dans la restitution et, par conséquent, dans le cycle annuel de K.

Dans les forêts de conifères, le cycle des éléments biogènes est, en général, moins important que dans les forêts de feuillus. Ici encore, le type de forêt paraît influencer fortement l'absorption des éléments biogènes: les forêts de pins se distinguent par leur frugalité spectaculaire, qui se manifeste au niveau des divers éléments biogènes: les quantités totales de K, Ca, Mg,

Comparaison du cycle annuel (restitution, rétention, absorption) des éléments biogènes dans divers écosystèmes forestiers des régions tempérées d'Europe.

Pays	Type forestier	Age (ans)	Resti- tution par	Kg/ha/an																	
				K			Ca			Mg			N			S			P		
				Rest.	Rét.	Abs.	Rest.	Rét.	Abs.	Rest.	Rét.	Abs.	Rest.	Rét.	Abs.	Rest.	Rét.	Abs.	Rest.	Rét.	Abs.
Belgique	1. <i>Querceto coryletum</i> ^a	117	LF	38	38	76	59	66	125	7	5	12	46	47	93				4	5	9
			LT	53	38	91	95	66	161	11	5	16	82	47	129				7	5	12
			LTP	77	38	115	106	66	172	18	5	23	82	47	129	10	7	17	7	5	12
	2. <i>Querceto fraxinetum</i> ^a	140	LTP	78	22	100	87	46	133	19	5	24	80	45	125	—	—	—	5,4	4,0	9,4
	3. <i>Quercetum mixtum</i> ^a	30-75	LTP	53	16	69	127	74	201	13	6	19	62	30	92	9	4	13	4,7	2,2	6,9
4. <i>Quercetum</i> ^a	90	LTP	72	17	89	72	27	99	24	5	29	77	27	104	13	5	18	4,1	2,4	6,5	
5. <i>Quercetum</i> ^a	135	LTP	66	7	73	49	11	60	16	1	17	95	20	115	10	2	12	7	2	9	
URSS	<i>Querceto aegopodietum</i> ^b	48	LT	46	27	73	81	20	101	12	1	13	48	56	104				12	3	15
		55		62	23	85	86	16	102	13	3	16	59	33	92				3	4	7
Rép. dém. allemande	<i>Fagetum</i> . Bonité I ^d	—	LF	8,4	8,8	17,2	69	26	95	0,8	2,5	3,3	29	16	45				3,5	1,2	4,7
Rép. féd. d'Allemagne	<i>Fagetum</i> sur diorite ^e	115	LF	4,0	4,5	8,5	23,4	49	72,4	4,5	5,3	9,8	—	—	—				3,3	6,1	9,4
	<i>Fagetum</i> sur granit ^e	125	LF	2,2	2,5	4,7	10,7	23,8	24,5	2,1	2,5	4,6	—	—	—				2,8	2,8	5,6
Grande- Bretagne	<i>Betuletum verrucosae</i> sur fen ^f		LT	25	3	28	34	10	44	4,7	0,9	5,6	48	8	56				36	0,5	4,1
URSS	Forêt de <i>Picea</i> sur gley ^g	120	LF	17	3	20	46	6	52	6	1	7	54	8	62				2,4	0,3	2,7
Rép. dém. allemande	Forêt de <i>Picea</i> sur gley. Bonité I ^d	—	LF	5	6,7	11,7	64	22,5	86,5	0,6	2,2	2,8	40	20,6	60,6				3,3	1,8	5,1
	Forêt de <i>Pinus sylvestris</i> . Bonité I ^d	—	LF	4,4	2,4	6,8	35,6	9,0	44,6	0,7	1,2	1,9	22,2	12,1	34,3				2,1	0,9	3,0

LF = Litière de feuilles; LT = litière totale; LTP = litière totale et pluviolessivage.

a. Duvigneaud et Denaeyer - De Smet, Unesco, 1970. 1. Ferage; 2. Wavreille; 3. Virelles; 4. Villers; 5. Vonèche.

b. Remezov *et al.*, 1959. Voronej réserve de l'État.

c. Mina, 1955, dans: Ovington, 1962. Forêt de Tellermann, province de Voronej.

d. Ehwald, 1957 (valeurs moyennes pour diverses forêts d'Allemagne).

e. Klausning, 1956.

f. Ovington et Madgwick, 1959. Réserve de Holme Fen.

g. Parshevnikov, 1962. Province de Wologda.

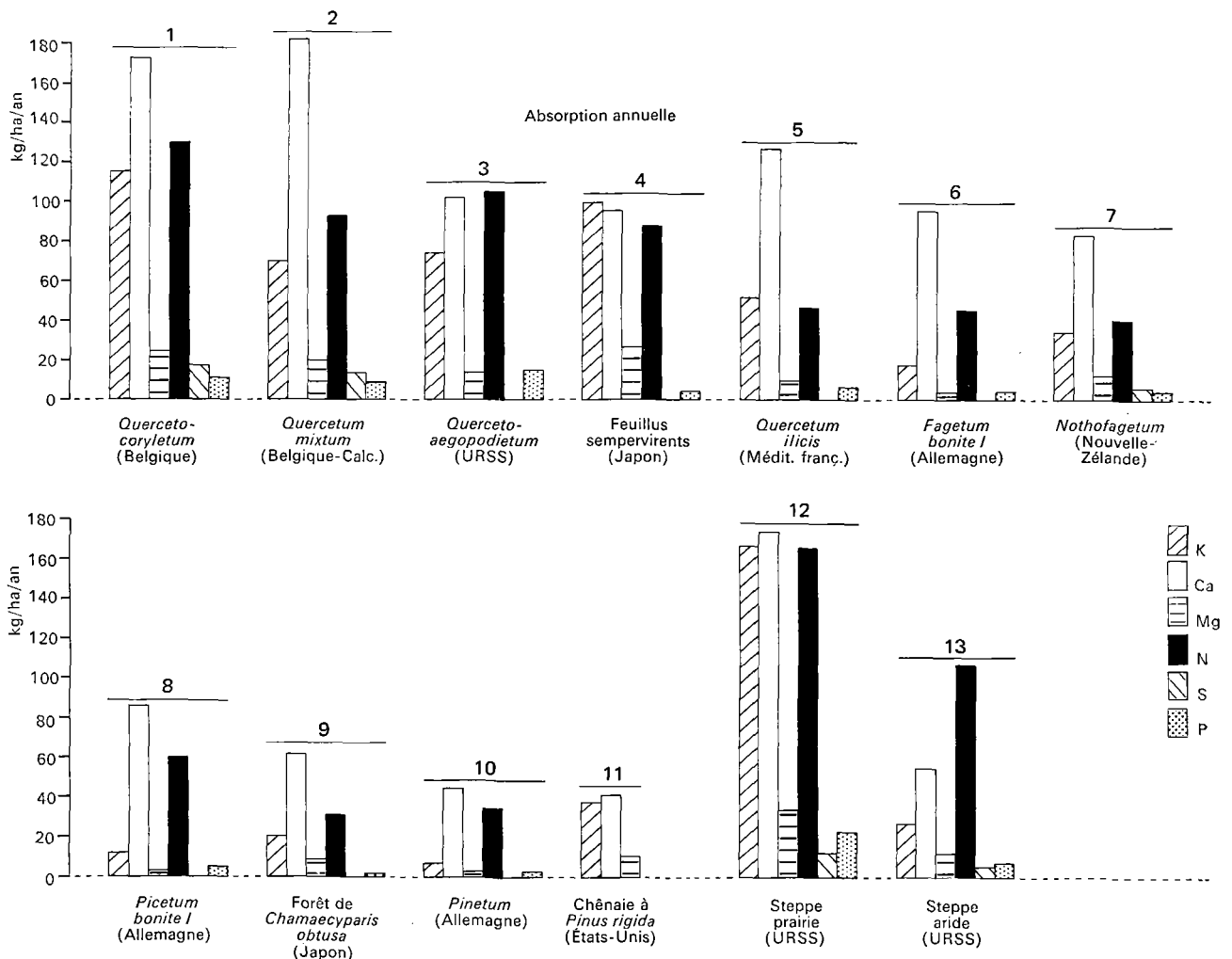


FIG. 9. Comparaison de l'absorption annuelle des éléments biogènes dans divers types d'écosystèmes forestiers et herbacés. 1. Duvigneaud et Denaeyer (dans ce volume); 2. Duvigneaud et Denaeyer, 1970; 3. Remezov, 1959; 4. Tsutsumi (dans ce volume); 5. Lossaint et Rapp (dans ce volume); 6. Ehwald, 1957; 7. Miller, 1963; 8. Ehwald, 1957; 9. Tsutsumi (dans ce volume); 10. Ehwald, 1957; 11. Woodwell et Whittaker, 1968; 12 et 13. Rodin et Bazilevich, 1967.

N et P mises en circulation annuellement sont plus faibles que dans n'importe quel autre écosystème forestier considéré ici.

Lorsque l'on compare le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt au cycle de ces mêmes éléments dans d'autres écosystèmes, formations steppiques ou cultures par exemple, on constate que les divers cycles présentent des caractéristiques distinctives.

Dans la "steppe prairie" les quantités totales d'éléments biogènes (à l'exception de S) mises en circulation annuellement sont plus importantes que dans l'écosystème forêt; les absorptions de K, Ca et N sont de même valeur, celle de P nettement supérieure à celle de S.

Dans la "steppe aride", le cycle des éléments biogènes est très différent: moins important en valeur abso-

lue d'une part, surtout en ce qui concerne K et Ca, et d'autre part, dominé par l'absorption de N.

Dans les cultures (fig. 10), le cycle de K est toujours beaucoup plus important que celui de Ca, et l'absorption de P nettement plus élevée que dans n'importe quel autre écosystème.

Comparés aux cultures, les écosystèmes forêts apparaissent donc comme de faibles consommateurs de P, des consommateurs moyens ou faibles de K, suivant le type de forêt, mais par contre, comme des consommateurs importants de Ca, en raison de l'accumulation de cet élément dans la litière et les écorces des arbres.

Les cycles de N diffèrent moins, quoique l'absorption de cet élément dans certains types de forêts (hêtraies, forêts de conifères) soit beaucoup moins importante que dans les cultures.

De ces comparaisons, il apparaît donc que les divers types d'écosystèmes considérés peuvent être caractérisés chacun par leur cycle biologique.

Rappelons, en terminant, le dernier essai de Rodin et Bazilevich, qui vise à classer les biogéocénoses mondiales en fonction de leur zonalité et de leur cycle des éléments dominants: N, Ca, K et S, une importance particulière étant donnée au contenu en cendres de la litière et à la vitesse de décomposition de celle-ci.

Dans ce système, les forêts caducifoliées du genre chênaie ou hêtraie appartiennent à la classe subboréale calcique (B₈L₅D₆A₄) avec dominance de Ca et N dans le cycle, avec Ca > N, avec litière moyennement riche en cendres, à décomposition retardée; la productivité est moyenne.

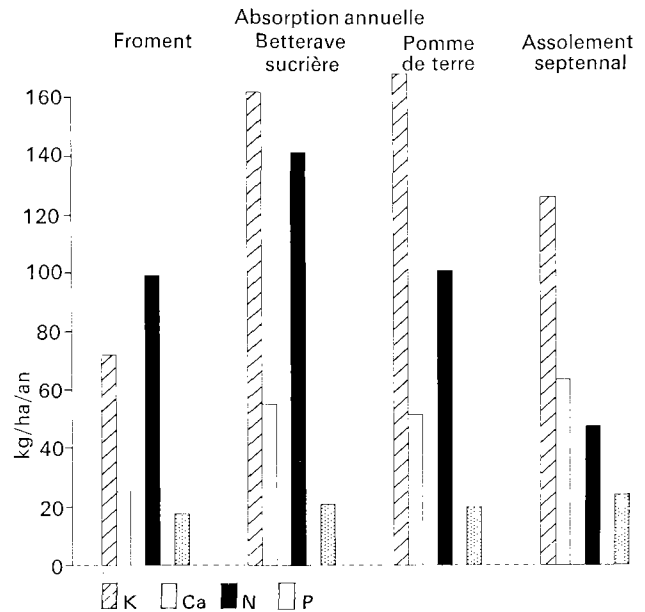


FIG. 10. Absorption annuelle d'éléments biogènes par diverses cultures de la République démocratique allemande. (D'après Ehwald, 1957.)

Summary

Cycle of the biogenic elements in the forest ecosystems of Europe (chiefly deciduous forests) (P. Duvigneaud and S. Denaeyer - De Smet)

The annual biological cycle is studied in six oakwoods in Haute Belgique (Fig. 8).

The cycle is obtained by adding up the retention of K, Ca, Mg, N, S and P in the annual increment of above-ground and under-ground ligneous organs and their restitution by litter (from dead leaves, dead branches and twigs, scales, inflorescences, fruits), annual disappearance of the above-ground organs of the herbaceous layer and rain-washing from the trees.

The biological cycle varies hardly at all when it is a matter of oakwoods of average productivity established on soils of the normal type for the region concerned. When the soil is calcareous there is a decrease in the K

cycle and a very considerable increase in the Ca cycle. When productivity is low, there is a decrease in the retention of K in the ligneous organs and a displacement of the K cycle towards the level of the herbaceous stratum.

Whatever the type of forest, rain-wash always plays an important part in the restitution of K. The restitution of Ca is mainly performed by litter.

Owing to its high content in K and N, the herbaceous stratum plays an important part in the cycle when its productivity is high.

The magnitude of the cycle varies according to the forest type (Fig. 9).

Comparison with other ecosystems (Figs. 9 and 10) shows that the various types of ecosystems can be characterized by their biological cycle.

Discussion

J. E. SACHELL. I would like to draw attention to an aspect of nutrient input which has not been mentioned, namely input as aerosols. Work by Mr. White at Merlewood indicates that input of sodium in this form may be considerably greater than in rainfall.

J. OLSON. Isotope experiments strongly support the seasonal pattern of events which Madame Denaeyer just mentioned. For potassium and water trace elements like cesium, a logged *Liriodendrox* forest shows hastened rain leaching in late summer when the leaves are present, after an early maximum in late spring when the alkali-metal content is maximum. In mid-

summer leaching is less, except in certain years (like 1967, when July rainfall in Oak Ridge was 500 mm). A complete accounting shows that rain leaching for the whole growing season is still not quite as great as restitution in falling leaves. One of the most striking results of the IBP phase I cycling studies in the forest shown in Reichle's illustration was that both leaf and leaching losses were less than the losses to the rhizosphere of tagged atoms, moving from leaves, all the way

through stems to small roots, and from these out through excretions and dying roots. A dissertation by Sandberg confirms very similar processes occurring rapidly for small seedlings of *Liriodendron* growing in sand culture.

Unlike their alkali metals, the alkaline earths do not show this downward movement. Another dissertation by Thomas has shown some leaching of calcium-95.

Bibliographie / Bibliography

- CARLISLE, A.; BROWN, A. H. F.; WHITE, E. J. 1966. The organic matter and nutrient elements in the precipitation beneath a sessile oak canopy. *J. Ecol.*, vol. 54, p. 87-98.
- ; —; —. 1967. The nutrient content of tree stem flow and ground flora litter and leachates in a sessile oak (*Quercus petraea*) woodland. *J. Ecol.*, vol. 55, n° 3, p. 615-627.
- COLE, D. W.; GESSEL, S. P.; DICE, S. F. 1968. Distribution and cycling of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium in a second-growth Douglas-fir ecosystem. *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 197-232. University of Maine Press.
- DENAEYER - DE SMET, S. 1966. Recherches sur l'écosystème forêt. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Apports d'éléments minéraux par les eaux de précipitation, d'égouttement sous couvert forestier et d'écoulement le long des troncs. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, p. 65-67.
- DUVIGNEAUD, P. 1968. Recherches sur l'écosystème forêt. La chênaie-frênaie à coudrier du bois de Wève. Aperçu sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, n° 101, p. 111-127.
- ; DENAEYER - DE SMET, S. 1964. Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt. *Lejeunia*, n. s., n° 28, p. 1-148.
- ; —. 1968. Biomass, productivity and mineral cycling in deciduous forests in Belgium. *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 197-232. University of Maine Press.
- ; —. 1970. Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. In: REICHEL, D. E., (ed.). *Analysis of an ecosystem. The temperate deciduous forest*, p. 200-225. Berlin, Heidelberg, New York, Springer.
- ; FROMENT, A. 1969. Recherches sur l'écosystème forêt. Série E: Forêts de haute Belgique. Contribution n° 5: Éléments biogènes de l'édaphotope et phytocénose forestière. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 45, n° 25, p. 1-48.
- ; KESTEMONT, P.; AMBROES, P. Voir article dans le présent ouvrage.
- EHWALD, E. 1957. Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. *S.B. dtsh. Landw. wiss. Sitz., Berlin*, n° 6, p. 1-56.
- EMBERGER, S. 1965. Die Stickstoffvorräte bayrischer Waldböden. *Forstwiss. Zbl.*, n° 84, p. 156-193.
- HARTMANN, F. 1959, 1960. Dynamik und Naturgesetzlichkeit im Nährstoffhaushalt des Waldes. *Zbl. ges. Forstw.*, Teil I, 76 Jg., H. 1, 1959; Teil II, 77. Jg., H. 4, 1960.
- . 1961. Grundsätzliches zum Problem der Waldernährung. *Allg. Forstztg. Wien*. 74. Jg. H. 1/2.
- . 1963. Zur Frage der Nährstoffbilanz im Waldboden. *Allg. Forstztg. Wien*. 74. Jg. H. 7/8.
- . 1967. Was zeigt uns der Wald über die Naturgesetzlichkeiten im Nährstoffhaushalt? *Zbl. ges. Forstw.*, vol. 84, n° 2-6, p. 174-181.
- KLAUSING, O. 1956. Untersuchungen über den Mineralumsatz in Buchenwäldern auf Granit und Diorit. *Forstwiss. Zbl.*, n° 75, p. 18-32.
- LIKENS, G. E.; BORMANN, F. H.; JOHNSON, N. M.; PIERCE, R. S. 1967. The calcium, magnesium, potassium and sodium budgets for a small forested ecosystem. *Ecology*, vol. 48, n° 5, p. 772-785.
- LOSSAINT, P. 1967. Étude intégrée des facteurs écologiques de la productivité au niveau de la pédosphère en région méditerranéenne dans le cadre du PBI. Programme et description des stations. *Oecol. Plant.*, n° 2, p. 341-366.
- MILLER, R. B. 1963. Plant nutrients in hard beech. *N. Z. J. Sci.*, vol. 6, n° 3, p. 369-413.
- OVINGTON, J. D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Adv. ecol. Res.*, vol. 1, p. 103-203. New York, Academic Press.
- ; MADGWICK, H. A. I. 1959. The growth and composition of natural stands of birch. I: Dry matter production. *Plant and soil*, vol. 10, p. 271-282. II: The uptake of mineral nutrients, *ibid.*, vol. 10, p. 389-400.
- ; FORREST, W. G.; ARMSTRONG, J. E. 1968. Tree biomass estimation. *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 4-31. University of Maine Press.
- REMEZOV, N. P. 1963. Über den biologischen Stoffkreislauf in den Wäldern des europäischen Teils der Sowjetunion. *Archiv Forstsw.*, B. 12, H. 1.
- RODIN, L. E.; BAZILEVICH, N. I. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Edinburgh, London, Oliver and Boyd. 288 p.
- SONN, S. W. 1960. *Der Einfluss des Waldes auf den Boden*. Iéna, Fischer. 166 p.
- TSUTSUMI, T.; KAWAHARA, T.; SHIDEI, T. 1968. The circulation of nutrients in forest ecosystems. On the amount of nutrients contained in the above-ground parts of single tree and of stand. *J. Jap. For. Soc.*, vol. 50, n° 3, p. 66-74.
- VIRO, P. J. 1953. Loss of nutrients and the nutrient balance of the soil in Finland. *Commun. Inst. For. Fenn.*, vol. 42, p. 1-50.
- WOODWELL, G. M.; WHITTAKER, R. H., 1968. Primary production and the cation budget of the Brookhaven Forest. *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, p. 151-166. University of Maine Press.
- YOUNG, R. L. 1967. Present methods of drying and conditioning wood for use. *Economic Bot.*, vol. 21, n° 1, p. 46-50.
- . 1968. *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*. University of Maine Press.

Accumulation and circulation of nutrient elements in forest ecosystems¹

T. Tsutsumi
Department of Forestry, Faculty of Agriculture,
Kyoto University (Japan)

CONTENTS

Accumulation in trees
Accumulation in the soil
Accumulation and distribution in forest ecosystems
Annual uptake and return to soil
Résumé
Bibliography/Bibliographie

Studies of accumulation and circulation of nutrient elements in forest ecosystems in Japan have mostly been made in close connexion with the studies of primary productivity which were recently summarized, (Kira, Shidei, 1967) but data on this line are not so numerous as those of primary productivity. The present paper summarizes the work of the author and his collaborators, in Japan and in Thailand, and some further problems are pointed out.

ACCUMULATION IN TREES

According to measurements of the amounts of nutrient elements accumulated in the aerial parts of trees of various types of forests in Japan, the amount of accumulation depends primarily on the biomass of either tree or stand, but variations of 3 to 5 times are not rare for the same biomass (Tsutsumi, Kawahara, Shidei, 1968) (Fig. 1). To analyse the factors affecting these variations, the influence of species and quantitative relations between leaves and non-photosynthetic parts was studied.

The nitrogen concentration in leaves was larger in deciduous broad-leaved tree species which have smaller leaf mass, and the concentration decreased with increasing mass of leaves; thus, the two factors, concentration and leaf mass, compensate each other, and consequently, difference in accumulation in leaves per unit area of forest is not conspicuous.

This phenomenon of compensation was not so clear for phosphorus and potassium, and it was not recognized at all for calcium and magnesium. However, even within the same species, variations among regions and individ-

1. Contribution from Productivity of terrestrial communities, Section of the Japanese International Biological Programme (JIBP-PT) no. 79.

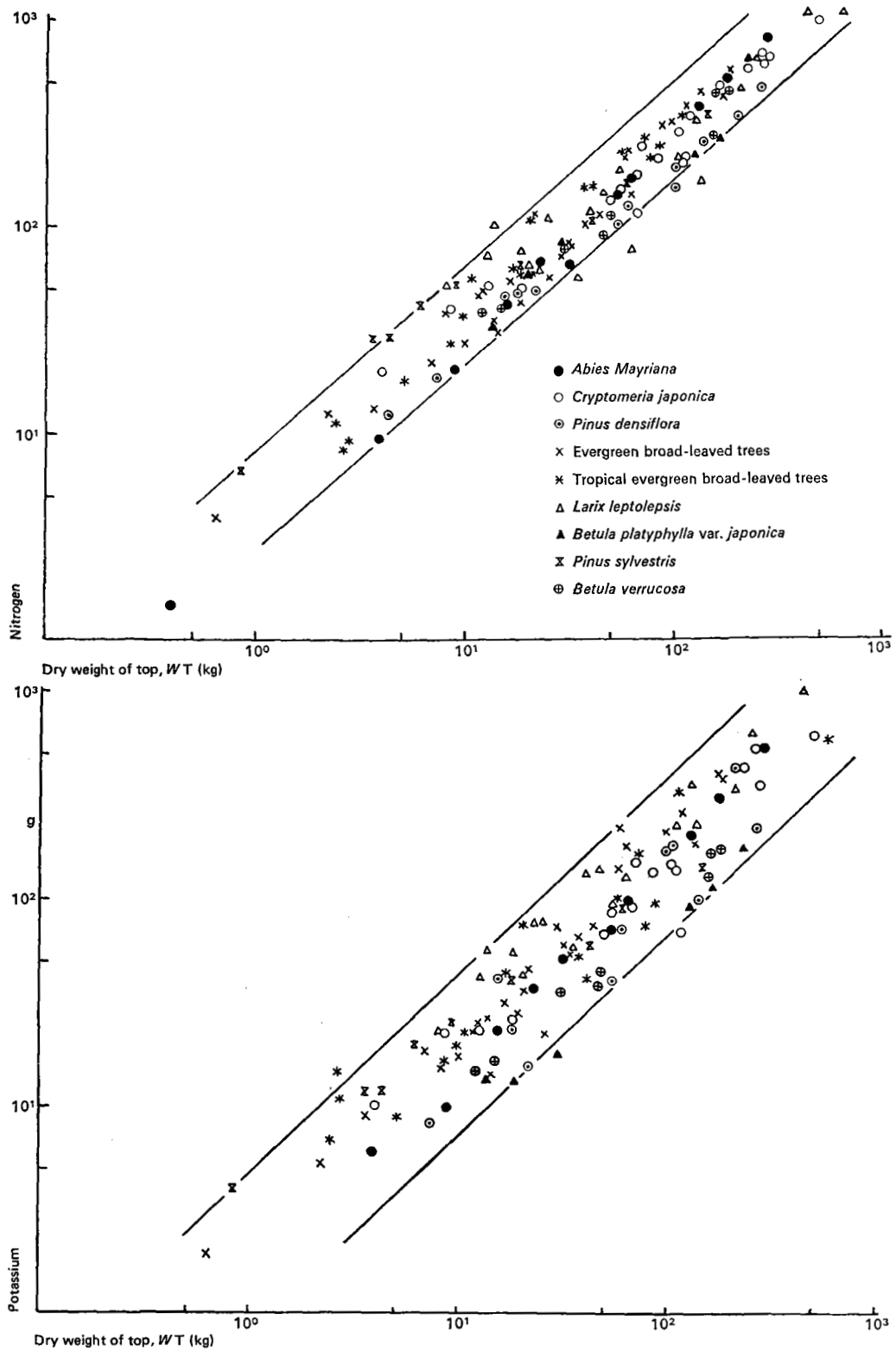
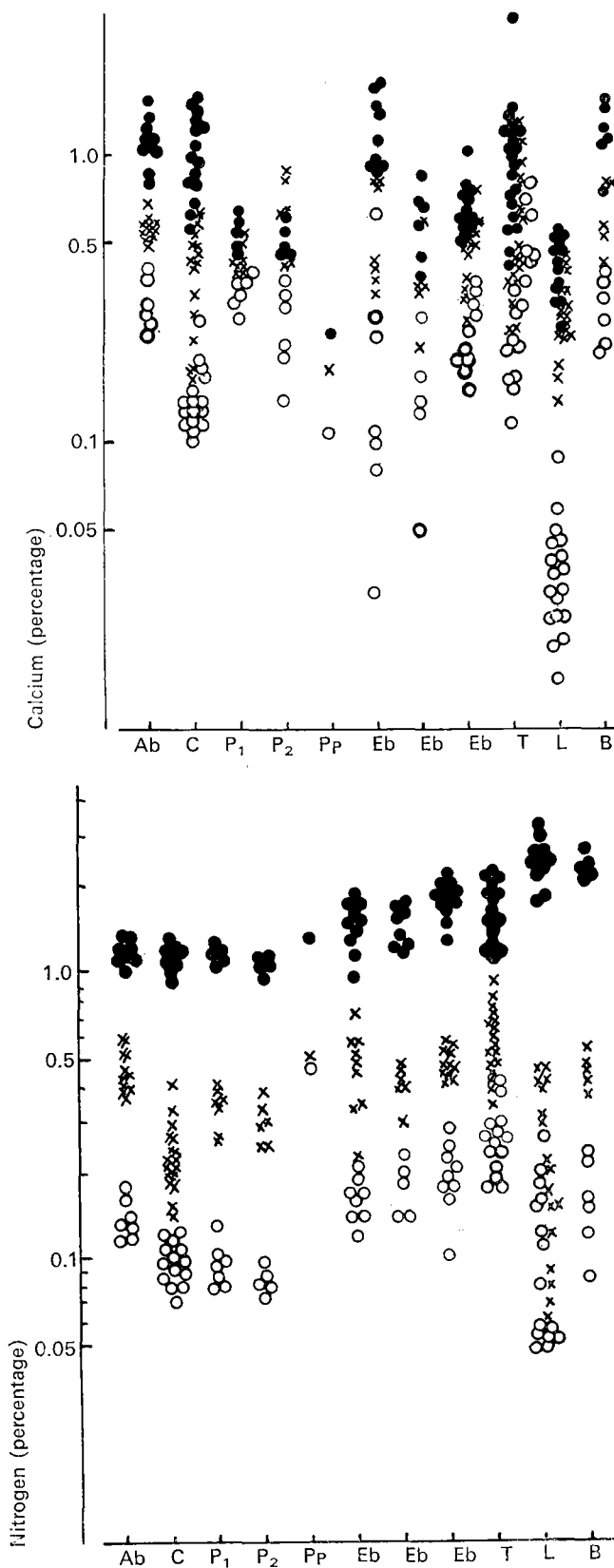


FIG. 1. Relationship between weights of dry matter of tops of single trees and their nutrient contents. Data for *Pinus sylvestris* and *Betula verrucosa* from J. D. Ovington, *Ann. Bot.*, vol. 89, pp. 75, 88, 1959 and *Plant and soil*, vol. 10, pp. 389, 400, 1959.



ual stands were too large to recognize the differences among species clearly (Fig. 2).

This trend is also shown by Table 1, in which nutrient concentrations of various forest types are related to their leaf mass (Tadaki, 1966).

Nutrient concentrations of trunks and branches varied so widely by individual stand, even within the same species, that the trend found for nitrogen concentration of leaves was not clear for trunks and branches.

Though the concentration of nutrient elements in parts of trees, especially in leaves, differed by species, the amount of nutrient elements accumulated in the aerial parts of trees did not differ by species; the difference in concentration was compensated by the ratio of mass of parts of tree or covered by the difference by stand, due perhaps to the difference of soil conditions.

Macroscopically, the difference of tree species does not seem to be determinant in the difference of mineralo-mass accumulated in trees in stands, but soil conditions and other factors play important roles, though there is a need for further accumulation of data. A comparison of various forest types ranging from subarctic to tropical forests in Japan and Thailand showed that the accumulation of mineral elements in trees depends primarily on the biomass, but soil conditions also affect it, notwithstanding the wide variations in tree species and rate of turn-over due to the variation of climate.

ACCUMULATION IN THE SOIL

The accumulation of nutrient elements in the A₀-layer depends on their supply and loss: the amount of leaf- and branch-litter and their nutrient concentrations, as well as the change of nutrient concentration with decomposition. The decomposition of litter depends, macroscopically, on temperature and moisture, but considering the fact that the annual litter supply is larger in lower latitudes, (Bray, Gorham, 1964) the accumulation of the A₀-layer and organic matter content of the soil cannot depend simply on the rate of decomposition (Tsutsumi, Kan, Khemanark, 1966). However, as seen from Table 3, the accumulation of nutrient elements in the A₀-layer is smaller than in trees and mineral soils, though there are some exceptions.

For the measurement of nutrient elements in mineral soils, soils were sampled from six layers by depth, down to 60-70 cm. This sampling method is rather arbitrary. Carbon, representing organic matter, total nitrogen, 0.2N-HCl-soluble phosphorus, and exchangeable bases were determined.

The accumulation of carbon in mineral soils depends on supply and decomposition of litter and is generally

FIG. 2. The nutrient concentration of leaves, branches and stems of different tree species.

TABLE 1. The dry weight of leaves and their nutrient concentrations of various types of forests

	Dry weight of leaves ton/ha ¹	Nutrient concentration (percentage)			
		Nitrogen	Phosphorus	Potassium	Calcium
Deciduous broad-leaved forests	2-3	2.4-2.9	0.12-0.33	0.7-1.40	0.6-2.0
Deciduous needle-leaved forests	2-3	2.0-2.5	0.14-0.22	0.5-1.0	0.4-1.0
Pine forests	5-6	0.9-1.2	0.05-0.13	0.4-0.9	0.5-1.0
Evergreen broad-leaved forests	7-11	1.3-1.9	0.07-0.11	0.5-1.0	0.6-1.2
Evergreen needle-leaved forests	9-15	0.9-1.5	0.06-0.19	0.3-0.5	0.5-1.4
<i>Cryptomeria japonica</i> forests	17-23	0.9-1.3	0.08-0.13	0.4-0.8	0.6-1.4

1. Tadaki, 1966.

TABLE 2. Effect of topography on the amount and concentration of exchangeable bases in soil (evergreen broad-leaved forest (laurel forest) in Kyushu, southern part of Japan)

Location ¹	Element depth in cm	Concentration (meq./100 g)						Total amount (g/m ² , 70 cm)
		0-5	5-10	10-20	20-30	30-50	50-70	
Bottom of slope	Ca	8.81	5.86	4.61	1.83	1.57	2.36	193
	Mg	1.67	1.46	1.40	0.81	0.74	1.21	45
	K	0.38	0.30	0.23	0.17	0.17	0.12	24
	Na	0.24	0.11	0.18	0.36	0.30	0.28	21
Middle part of slope	Ca	1.28	1.13	0.99	0.82	0.67	0.54	55
	Mg	0.75	0.62	0.49	0.53	0.47	0.40	22
	K	0.47	0.31	0.27	0.16	0.09	0.12	24
	Na	0.31	0.45	0.23	0.19	0.13	0.18	16
Top of slope	Ca	0.48	0.56	0.71	0.76	0.87	0.65	52
	Mg	0.56	0.46	0.46	0.34	0.14	0.16	11
	K	0.33	0.26	0.25	0.12	0.08	0.27	26
	Na	0.22	0.15	0.25	0.10	0.09	0.12	11

1. Length of the slope (between bottom and top): about 60 m.

smaller in hot and moist conditions. However, as its supply is larger in lower latitudes (Bray, Gorham, 1964), a larger accumulation was sometimes found in the tropics, despite a higher decomposition rate due to high temperature (Tsutsumi, Kan, Khemanark, 1966). Figure 3 shows the relation between accumulation of organic matter in soils, including A_0 -layer, and integrated temperature which is a summation of mean monthly temperature above 0°C.

The accumulation of organic matter in the soil is affected also by moisture conditions and topography, and the effects of these factors result in a wide variation in accumulation under the same temperature conditions. Consequently, even among the forests of Thailand, many forest soils have organic matter in amounts similar to Japanese forest soils (Fig. 3). Nevertheless, there is a tendency for accumulation of organic matter in the soil to decrease with increasing integrated temperature.

On the other hand, the small difference between Japan and Thailand in accumulation of organic matter in the soil may be closely related to the tendency of litter

supply to be larger in lower latitudes (Bray, Gorham, 1964), and it may be very important to know the influence of temperature, moisture, topography and species on the supply and decomposition of litter to establish a general trend in the accumulation of soil organic matter.

Roughly speaking, the accumulation of nitrogen in the soil seemed to maintain a constant ratio with the accumulation of organic matter (Tsutsumi, Kan, Khemanark, 1966).

Phosphorus and bases also showed some relation with accumulation of organic matter, but the influence of parent material and topography seemed to be more important (Tsutsumi, Kan, Khemanark, 1967). Figure 4 shows the dependence of accumulation of available nutrient elements on parent materials. Table 2 shows the amount of exchangeable bases on the top, middle and bottom of a slope, 60 m long, under a laurel forest of southern Japan. The influence of topography on the amount of exchangeable calcium may be seen clearly.

TABLE 3. The amount of dry matter and nutrient elements accumulated in various types of forests

Location	Tree species		Dry matter (ton/ha)	N (kg/ha)	P (kg/ha)	K (kg/ha)	Ca (kg/ha)	Mg (kg/ha)
Sarobetsu (Hokkaido)	<i>Abies mayriana</i> (natural forest)	Leaves	28.5	324	34.6	144	163	146
		Branches	19.4	89	15.5	52.4	109	81.5
		Stems	81.5	114	13.0	81.5	243	187
		Top	129 (32) ¹	527 (8)	63.1 (21)	278 (29)	515 (17)	415 (22)
		A ₀	105 (26)	1 218 (18)	235 (77)	242 (25)	642 (22)	390 (21)
		Soil	166 (42)	5 040 (74)	8.3 (2)	445 (46)	1 831 (61)	1 075 (57)
		Total	400	6 785	306	965	2 988	1 880
Nayoro (Hokkaido)	<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i> (natural forest)	Leaves	2.1	50.6	2.5	29.4	26.3	14.9
		Branches	13.9	58.4	5.4	16.7	82.0	15.3
		Stems	97.8	156	11.7	38.1	293	64.5
		Top	114 (47)	265 (5)	19.6 (19)	84 (11)	401 (7)	95 (6)
		A ₀	14 (6)	168 (3)	8.6 (8)	30 (4)	165 (3)	28 (2)
		Soil	114 (47)	4 748 (92)	76.2 (73)	672 (85)	5 066 (90)	1 430 (92)
		Total	242	5 233	104	786	5 642	1 553
Akita (Akita)	<i>Cryptomeria japonica</i> (artificial stand)	Leaves	27.4	282	25.2	159	189	84.9
		Branches	10.6	20	2.2	8.5	19	10.6
		Stems	76.0	84	8.7	76.0	106	22.8
		Top	114 (26)	386 (3)	36.1 (64)	244 (33)	314 (34)	118 (14)
		A ₀	24 (5)	184 (2)	8.2 (14)	18 (2)	304 (32)	86 (10)
		Soil	305 (69)	11 600 (95)	12.5 (22)	479 (65)	322 (34)	645 (76)
		Total	444	12 170	56.8	741	940	849
Kanasawayama (Nagano)	<i>Pinus densiflora</i> (artificial stand)	Leaves	8.5	86.1	8.0	42.9	46.8	21.6
		Branches	15.5	46.8	6.8	71.9	90.7	21.2
		Stems	93.7	65.6	9.4	93.7	244	169
		Top	118 (55)	199 (4)	24.2 (75)	209 (29)	381 (24)	212 (16)
		A ₀	8 (3)	96 (2)	5.5 (17)	11 (2)	61 (4)	12 (1)
		Soil	90 (42)	4 226 (94)	2.6 (8)	507 (69)	1 160 (72)	1 073 (83)
		Total	216	4 521	32.3	727	1 602	1 297
Usada (Nagano)	<i>Larix leptolepis</i> (natural forest)	Leaves	4.5	88.6	6.5	36.5	17.2	8.0
		Branches	13.2	43.2	5.4	43.2	37.7	8.2
		Stems	82.1	98.5	15.6	132	52.5	23.8
		Top	100 (25)	230 (2)	27.5 (52)	212 (59)	107 (25)	40 (17)
		A ₀	13 (3)	200 (2)	10.5 (20)	13 (3)	102 (24)	21 (9)
		Soil	285 (72)	12 100 (96)	15.1 (28)	136 (38)	216 (51)	180 (74)
		Total	398	12 530	53.1	361	425	241
Yoshino (Nara)	<i>Cryptomeria japonica</i> (artificial stand)	Leaves	19.9	243	25.1	99.5	175	47.8
		Branches	7.6	22	2.1	7.6	45.6	3.8
		Stems	117	117	9.4	105	129	23.4
		Top	145 (50)	382 (7)	36.6 (71)	212 (38)	350 (8)	75 (6)
		A ₀	12 (4)	80 (2)	8.4 (16)	14 (3)	157 (4)	44 (3)
		Soil	135 (46)	4 810 (91)	6.9 (13)	324 (59)	3 658 (88)	1 242 (91)
		Total	292	5 272	51.9	550	4 165	1 361
Ise (Mie)	Evergreen broad-leaved forest (natural forest)	Leaves	5.0	78.5	5.1	44.0	26.0	17.5
		Branches	23	87.4	16.3	66.7	87.4	25.3
		Stems	86	163	30.1	138	146	51.6
		Top	114 (45)	329 (5)	51.5 (79)	249 (44)	259 (25)	94 (13)
		A ₀	5 (2)	62 (1)	3.3 (5)	8 (2)	27 (3)	9 (1)
		Soil	135 (53)	6 510 (94)	10.4 (16)	304 (54)	727 (72)	619 (86)
		Total	254	6 901	65.2	561	1 013	722
Khorat (Thailand)	Evergreen broad-leaved forest (natural forest)	Leaves	5.2	93	4.9	43.7	60.3	25.5
		Branches	26.5	162	10.9	92.8	201	50.4
		Stems	99.3	248	14.9	179	437	248
		Top	131 (64)	503 (8)	30.7 (71)	316 (31)	698 (44)	324 (59)
		A ₀	4 (2)	52 (1)	2.9 (7)	12 (1)	116 (7)	17 (3)
		Soil	69 (34)	5 510 (91)	9.7 (22)	677 (68)	789 (49)	206 (38)
		Total	204	6 065	43.3	1 005	1 603	547

1. Percentage of total.

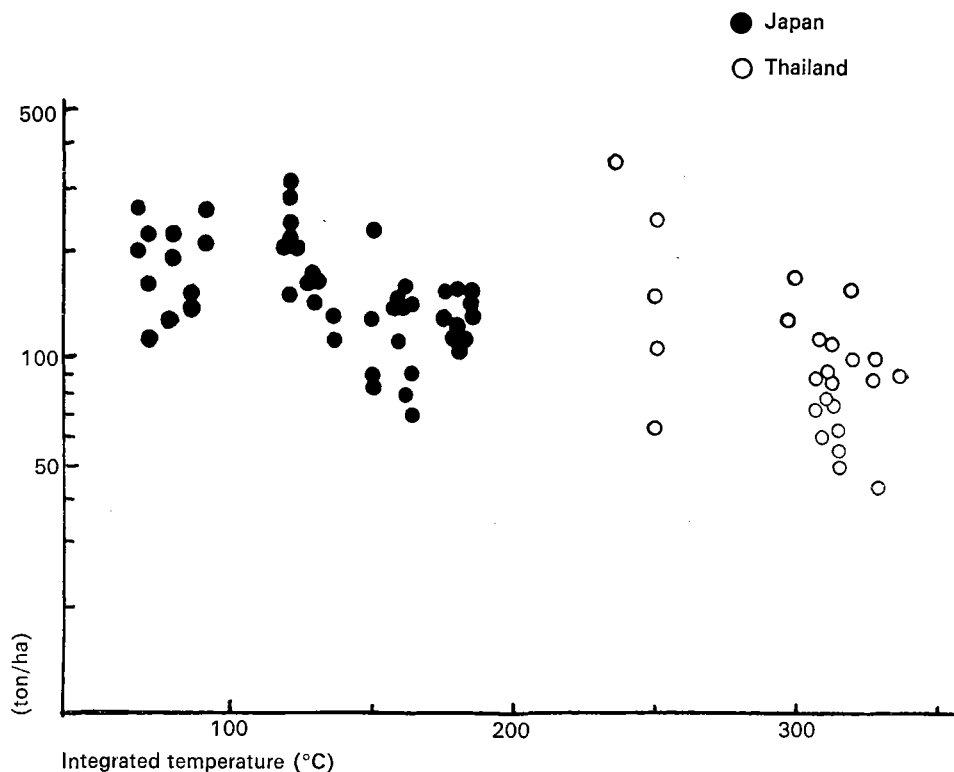


FIG. 3. Relationships between the amount of organic matter accumulated in soil (70 cm in depth, including A_0 layer) and the integrated temperature.

ACCUMULATION AND DISTRIBUTION IN FOREST ECOSYSTEMS

The circulation of carbon and nitrogen is an open system, and these elements are accumulated in the system with the growth of forest until the system attains a given steady state (Tsutsumi, 1963). If their accumulation in the soil at the steady state is smaller in the regions of higher temperature, there must be a general trend of the ratio of the two elements accumulated in the soils to the accumulation in the total system to decrease in lower latitudes, provided that other conditions are similar (Kira, Shidei, 1967).

In contrast, the accumulation of inorganic salts depends primarily on local conditions, such as parent material and topography, and it may not be possible to relate it to climatic conditions, such as temperature and moisture, as in the case of nitrogen and organic matter. Table 3 shows the accumulation and distribution of elements in parts of tree layers and soils of various types of forests in Japan and Thailand having similar above-ground biomass. The tendency of the accumulation of carbon and nitrogen, especially in the soil, to be smaller in regions of higher temperature was not clear in the materials in this Table. The variation by stand, especially in inorganic salts, is large. Organic matter ranged be-

tween 204 and 444 t/ha; for nitrogen, the range was 4.5-12.5 t/ha; for phosphorus, 32-306 kg/ha; for potassium, 361-1,005 kg/ha; for calcium, 425-5,642 kg/ha, and for magnesium; 241-1,880 kg/ha. As the above-ground biomass was around 100 t/ha for all the stands, most of the difference was due to the difference of accumulation in the soil, and the accumulation of inorganic salts depended rather on local conditions such as topography and parent materials than climate.

Except for the *Abies* forest which is a subarctic coniferous forest, the percentage of the A_0 -layer in the accumulation was small. The accumulation of nitrogen seemed to be largest in the soil, but it may be far smaller if only available nitrogen was determined. In contrast, the accumulation of phosphorus was smallest in the soil; most of the phosphorus was accumulated in the trees.

ANNUAL UPTAKE AND RETURN TO THE SOIL

Information on the circulation and balance of elements in forest ecosystems, such as absorption from the soil by trees, return to the soil by litter-fall and rain-wash, nitrogen fixation, import by rainfall, and export by

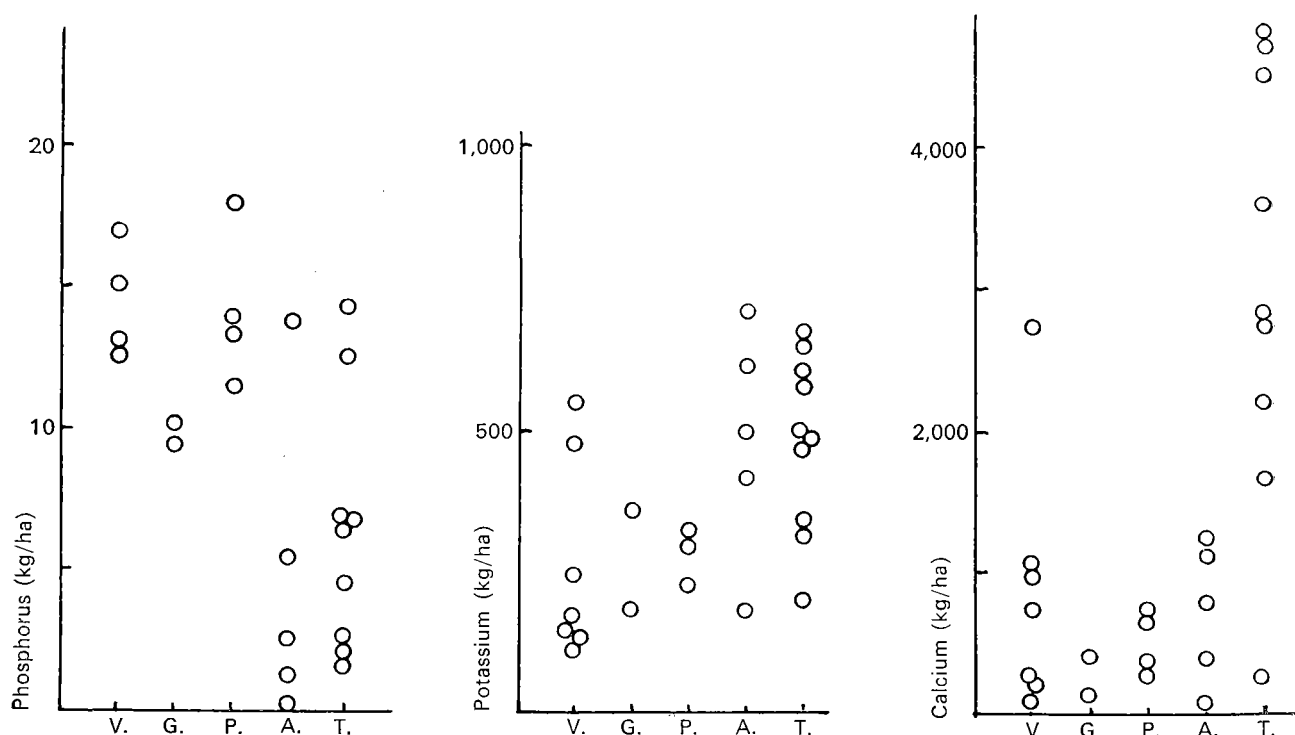


FIG. 4. Relationship between the amount of available nutrient elements in soil (70 cm in depth) and parent materials. V.: Volcanic ash G.: Granite P.: Palaeozoic A.: Andesite T.: Tuff

runoff, etc., is very limited and there are technical difficulties in their measurements.

On a miniature closed stand of 3-year-old trees of *Camptotheca acuminata* (a deciduous broad-leaved tree species), change of dry matter and nutrient elements throughout a growing season was studied by monthly sampling (Kawahara, Iwatsubo, Nishimura, Tsutsumi, 1968). Table 4 shows annual absorption and return of nutrient elements in this miniature stand. If A is the difference between nutrient elements in stems, branches and roots of trees at the end and the beginning of the growing season, B is nutrient elements in litter, and C is rain-wash which is the difference of nutrient elements in rainwater collected outside and under the stand, then $A+B+C$ is the annual absorption by trees, and $B+C$ is the annual return from the trees to the soil.

Annual absorption and return to the soil of mineral elements were also studied on natural forests of *Chamaecyparis obtusa* and of broad-leaved trees, (*Ilex pedunculosa*, *Clethra parviflora*, *Camelia japonica*, etc.) in the Kamigamo Experimental Forest of Kyoto University. The return of nutrient elements to the soil was measured by collection of litter and rainwater under and outside the forests (Iwatsubo, Nishida, Tsutsumi, 1969). The absorption of nutrient elements was estimated from growth of parts of trees and concentration of elements in each part. As the concentration of elements is not

uniform in the trunk, the estimation using the mean concentration of elements of the whole trunk is less accurate than the value of the miniature stand. Tables 5 and 6 shows annual absorption and return in these forests.

Dry-matter production was largest in the broad-leaved forest and smallest in the *Chamaecyparis* forest, and the miniature stand of *Camptotheca* was in between. However, absorption of nutrient elements was far larger in the *Camptotheca* stand than in the broad-leaved forest. This difference may be due to the concentration of elements in stems and branches, even if the difference in the method was taken into account. The higher rate of absorption and return of nutrient elements in the *Camptotheca* miniature stand compared with the broad-leaved forest, especially in relation to dry-matter production, may be attributed to the fact that it was composed of very young trees growing on nursery beds.

Leaching of nutrient elements from the canopy by rain was very small in the *Camptotheca* miniature stand. The percentage of rain-wash in total absorption of potassium, for example, was less than 10 per cent in the *Camptotheca* while it was about 30 per cent in the broad-leaved forest and about 40 per cent in the *Chamaecyparis* forest in Kamigamo. As far as these three stands are concerned, the rate of return was larger when the rate of absorption was larger, and the ratio of return to absorp-

TABLE 4. Annual uptake and return to soil: *Camptotheca acuminata* Decne, 3 years old

		Dry matter	Nitrogen	Phosphorus	Potassium	Calcium	Magnesium
Standing crop (in September) (g/m ²)	Leaves	415	9.05	1.25	8.01	2.86	4.48
	Branches	191	1.45	0.23	2.02	1.22	0.96
	Stems	880	4.74	0.88	6.71	4.84	2.02
	Roots	269	1.58	0.43	2.42	1.37	1.15
	Total	1 755	16.82	2.79	19.16	10.29	8.61
Annual uptake (g/m ²)	Non-pho. ¹	1 094	5.28	1.42	10.03	3.91	3.47
	Litter	600	6.49	1.11	7.99	7.45	5.32
	Rain-wash			0.07	1.98	0.52	0.01
	Total	1 694	12.77	2.60	20.00	11.88	8.80
Return to soil		600	6.49	1.18	9.97	7.97	5.33
Uptake/standing crop		0.97	0.76	0.93	1.04	1.15	1.02
Return/uptake		0.35	0.51	0.45	0.50	0.67	0.61

1. Non-photosynthetic organ (branches, stems and roots).

TABLE 5. Annual uptake and return to soil: broad-leaved natural forest at Kamigamo Experimental Station, Kyoto University

		Dry matter (ton/ha)	Nitrogen (kg/ha)	Phosphorus (kg/ha)	Potassium (kg/ha)	Calcium (kg/ha)	Magnesium (kg/ha)
Standing crop (in September)	Leaves	5.7	77	3.6	54	38	15
	Branches	23	81	5.8	59	78	20
	Stems	60	72	4.8	66	146	53
	Roots	38	82	4.5	71	81	34
	Total	127	312	18.7	250	343	122
Annual uptake	Non-pho. ¹	16.3	43.5	2.7	34.1	46.9	15.6
	Litter	5.1	40.2	1.8	34.6	41.6	5.9
	Rain-wash		3.0		29.9	7.0	4.8
	Total	21.4	86.7	4.5	98.6	95.5	26.3
Return to soil		5.1	43.2	1.8	64.5	48.6	10.7
Uptake/standing crop		0.17	0.28	0.24	0.39	0.28	0.22
Return/uptake		0.24	0.50	0.40	0.65	0.51	0.41

1. Non-photosynthetic organ (branches, stems and roots).

tion did not differ greatly. The ratio was about 50 per cent for nitrogen, 40-50 per cent for phosphorus, 50-70 per cent for potassium and calcium, and 40-60 per cent for magnesium. However, we can not establish a

general rule from these limited data. Detailed studies of the quantitative relations of dry-matter production and litter fall may be of especial importance.

TABLE 6. Annual uptake and return to soil: natural forest of *Chamaecyparis obtusa* at Kamigamo Experimental Station, Kyoto University

		Dry matter (ton/ha)	Nitrogen (kg/ha)	Phosphorus (kg/ha)	Potassium (kg/ha)	Calcium (kg/ha)	Magnesium (kg/ha)
Standing crop (in July)	Leaves	10	107	6.1	41	100	18
	Branches	13	40	2.6	17	62	6.2
	Stems	85	87	5.4	49	135	30
	Roots	30	46	2.3	17	50	10
	Total	138	280	16.4	124	347	64
Annual uptake	Non-pho. ¹	7.8	15.2	0.9	6.9	19.3	3.5
	Litter	3.0	14.3	0.9	5.7	35.2	3.6
	Rain-wash		2.4		8.5	7.2	2.2
	Total	10.8	31.9	1.8	21.1	61.7	9.3
Return to soil		3.0	16.7	0.9	14.2	42.4	5.8
Uptake/standing crop		0.08	0.11	0.11	0.17	0.18	0.15
Return/uptake		0.28	0.52	0.50	0.67	0.69	0.62

1. Non-photosynthetic organ (branches, stems and roots).

Résumé

Accumulation et circulation des éléments biogènes dans les écosystèmes forestiers (T. Tsutsumi)

L'accumulation et la circulation des éléments nutritifs sont étudiées dans divers types d'écosystèmes forestiers, s'étageant des forêts subarctiques du Japon aux forêts tropicales de la Thaïlande.

Accumulation dans les arbres

L'accumulation des éléments nutritifs dans les parties aériennes des arbres est en premier lieu fonction de la biomasse, bien que des variations du triple au quintuple ne soient pas rares pour une biomasse déterminée (fig. 1). Pour analyser les facteurs d'une telle variation, la spécificité et les relations quantitatives entre feuilles et organes ligneux ont été étudiées.

Il a été observé que la teneur en N des feuilles croît avec leur surface; comme, selon les espèces, la biomasse des feuilles est d'autant plus grande que celles-ci sont plus petites, une certaine compensation dans la quantité de N accumulé rend peu apparente la relation énoncée ci-dessus. Une telle compensation est toutefois moins nette pour P et K, et inexistante pour Ca (tableau 1).

Le cas de N est donc particulier.

La figure 2 montre que les variations régionales et individuelles entre peuplements d'une même espèce sont trop importantes, surtout en ce qui concerne les troncs et les branches, pour qu'on puisse reconnaître clairement les différences entre espèces.

De plus, il apparaît que des compensations dues aux poids relatifs des organes ou des différences dans les conditions du sol interviennent, qui font que les quantités accumulées dans un arbre entier ne diffèrent guère selon les espèces.

Ainsi, la spécificité ne paraît pas jouer un rôle important dans l'accumulation. Par contre, les conditions du sol et la topographie (tableau 2) semblent s'ajouter à l'importance primordiale de la biomasse.

Accumulation dans les sols

Contrairement à ce qu'on admet parfois, la quantité d'éléments nutritifs accumulés dans l'horizon holorganique A_0 est généralement bien moins importante que dans les arbres ou la fraction minérale du sol (tableau 3).

L'accumulation de C dans les sols minéraux dépend de l'apport et de la vitesse de décomposition de la litière et est généralement plus faible dans les conditions de température et d'humidité élevées des régions tropicales. Cependant, la topographie et les conditions hydriques du sol peuvent produire, pour une même température, de grandes différences dans la vitesse de décomposition de la matière organique; l'apport de litière est aussi plus élevé dans les tropiques; cela explique qu'un certain nombre de sols forestiers de Thaïlande contiennent autant de matière organique que les sols japonais.

Cependant, il y a une tendance à ce que l'accumulation de matière organique décroisse lorsque la "tempé-

rature intégrée" (somme des températures mensuelles moyennes au-dessus de 0 °C) croît (fig. 3).

L'accumulation de N dans le sol est en rapport direct avec celle de la matière organique; il en est de même en ce qui concerne P et les bases, mais, pour ces éléments, l'influence de la roche mère et de la topographie est plus importante (exemple de Ca dans un transect pratiqué dans une forêt de lauriers du sud du Japon, tableau 2).

Accumulation, distribution et cycle dans les écosystèmes forestiers

De la comparaison d'écosystèmes forestiers de types divers, mais de biomasse aérienne à peu près identique (100 t/ha) et s'échelonnant du nord au sud depuis la

forêt subarctique d'*Abies* jusqu'à la forêt tropicale thaïlandaise d'*evergreens*, il apparaît que l'accumulation de matière organique et d'éléments nutritifs varie fortement en fonction du type forestier et de la nature des roches mères; les différences se manifestent surtout au niveau du sol (fig. 3).

L'absorption annuelle des éléments nutritifs (somme des éléments retenus dans l'accroissement annuel et des éléments restitués par la litière et le pluviollessivage) a été comparée dans trois types d'écosystèmes: un peuplement "miniature" caducifolié de *Camptotheca acuminata* âgé de 3 ans (tableau 4), une forêt feuillue caducifoliée (tableau 5), une forêt de *Chamaecyparis obtusa* (tableau 6).

Cycle de la forêt caducifoliée

	N	P	K	Ca	Mg
Éléments retenus	43,5	2,7	34,1	46,9	15,6
Éléments restitués par litière	40,2	1,8	34,6	41,6	5,9
Éléments restitués par pluviollessivage	3,0	—	29,9	7,0	4,8
Éléments absorbés	86,7	4,5	98,6	95,5	26,3
Cycle de la forêt de <i>Chamaecyparis obtusa</i>					
Éléments retenus	15,2	0,9	6,9	19,3	3,5
Éléments restitués par litière	14,3	0,9	5,7	35,2	3,6
Éléments restitués par pluviollessivage	2,4	—	8,5	7,2	2,2
Éléments absorbés	31,9	1,8	21,1	61,7	9,3

On voit combien la différence est radicale.

Le rapport restitution/absorption dans la forêt caducifoliée est de 50% pour N, 40-50% pour P, 40-60% pour Mg, 50-70% pour K et Ca.

Le pluviollessivage intervient d'une manière importante dans la restitution de K et de Mg (tableau 5).

Bibliography / Bibliographie

- BRAY, J. R.; GORHAM, E. 1964. Litter production in forests of the world. *Adv. ecol. Res.*, vol. II, p. 101-59. New York, Academic Press.
- IWATSUBO, G.; NISHIDA, Y.; TSUTSUMI, T. 1969. Circulation of nutrient elements in the forest ecosystem. In: T. Kira (ed.), *Comparative studies on the productivity of the natural forests*, p. 75-8. Tokyo, Productivity of terrestrial communities, Section of the Japanese International Biological Programme (JIBP-PT-F).
- KAWAHARA, T.; IWATSUBO, G.; NISHIMURA, T.; TSUTSUMI, T. 1968. Movement of nutrients in a model stand of *Camptotheca acuminata* Decne. *J. Jap. Soc.*, vol. 50, no. 5, p. 125-34.
- KIRA, T.; SHIDEI, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, vol. 17, no. 2, p. 70-87.
- TADAKI, Y. 1966. Some discussions on the leaf biomass of forest stands and trees. *Bull. Gov. For. Exp. Sta.*, no. 184, p. 135-61.
- TSUTSUMI, T. 1963. Influence of the development of forest vegetation and clear cutting on some properties of forest soil (I). *Bull. Kyoto Univ. For.*, no. 34, p. 37-64.
- ; KAN, M.; CHOUB KHEMANARK. 1966. The amount of plant nutrients and their circulation in the forest soils in Thailand—Carbon and nitrogen contents and some physical properties of the forest soils. *Stheast Asian Studies*, vol. 4, no. 2, p. 327-66.
- ; —; —. 1967. The amount of plant nutrients and their circulation in the forest soils in Thailand—The amount of bases, phosphorus and their circulation. *Stheast Asian Studies*, vol. 4, no. 5, p. 897-928.
- ; KAWAHARA, T.; SHIDEI, T. 1968. The circulation of nutrients in forest ecosystem. (1) On the amount of nutrients contained in the above-ground parts of single tree and of stand. *J. Jap. For.*, vol. 50, no. 3, p. 66-74.

Nutrient-hydrologic cycle interaction in small forested watershed-ecosystems¹

G. E. Likens,² F. H. Bormann,³ R. S. Pierce,⁴ D. W. Fisher.⁵

CONTENTS

Introduction
The Hubbard Brook Ecosystem
Methods and procedures
Hydrologic budget
Chemical flux: precipitation chemistry
Chemical flux: stream-water chemistry
Nutrient budgets
Outputs of particulate matter
Summary and conclusions
Résumé
Bibliography / Bibliographie

INTRODUCTION

During the past decade ecologists have become increasingly interested in the flow of atoms and molecules through ecological systems, and in the role that these particular ecosystems play in the larger biogeochemical cycles of the earth. The ecosystem concept provides the theoretical framework for such research, which is related both to basic and to applied problems in ecology.

A vital characteristic of ecosystems is the continuous flow of nutrients and energy through the system. Thus in the broadest sense, ecosystems are open systems. Within the intrasystem cycle of an ecosystem, several workers (see, e.g., Ovington, 1965; Duvigneaud and Denaeyer-De Smet, 1964) have carefully evaluated the size and rates of exchange between various nutrient "pools" in forest ecosystems. However, measurements of the critical nutrient input-output relationships of ecosystems present major difficulties and only a few quantitative studies have been done (see Likens *et al.*, 1967).

Quantitative nutrient input-output budgets for a terrestrial ecosystem may be determined by measuring the meteorologic, geologic and biologic inputs and

1. This is contribution no. 22 of the Hubbard Brook Ecosystem Study. Financial support was provided by National Science Foundation Grants nos. GB1144, GB4169, GB6742, GB6757, GB14325 and GB14289. We acknowledge the contributions of N. M. Johnson and the technical assistance of J. S. Eaton to this study. Published as a contribution to the United States of America Programme of the International Biological Programme and the International Hydrological Decade. This work was done through the co-operation of the Northeastern Forest Experiment Station, Forest Service, United States Department of Agriculture, Upper Darby, Pennsylvania.
2. Section of Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, New York 14850.
3. School of Forestry, Yale University, New Haven, Conn.
4. Northeastern Forest Experiment Station, United States Forest Service, Durham, New Hampshire.
5. United States Geological Survey, Washington, D.C.

outputs for the ecosystem (Bormann and Likens, 1967). These fluxes are related primarily to the hydrologic cycle. As a consequence, measurement of nutrient input and output requires simultaneous measurement of hydrologic input and output. Obviously this may greatly complicate the quantitative determination. However if the ecosystem (a) is a watershed, (b) is underlain by a tight bedrock or other impermeable base and (c) has a uniform vegetation and geology, the nutrient inputs for elements without a prominent gaseous phase are simply those in precipitation (meteorologic) and the outputs are those in drainage waters (geologic).

Various watershed-ecosystems in the Hubbard Brook Experimental Forest¹ meet these specifications, and quantitative measurements of nutrient inputs and outputs have been done since 1963. The budgetary aspects of these studies will be reported here.

THE HUBBARD BROOK ECOSYSTEM

The Hubbard Brook Experimental Forest, West Thornton, New Hampshire, ranges in altitude from 229 to

1,006 m and covers 3,076 ha of rugged terrain (Fig. 1). The forest is characterized by uneven-aged, well-stocked, second-growth northern hardwoods with more coniferous species at higher elevations and on north-facing slopes. The major overstory tree species are sugar maple, *Acer saccharum*, beech, *Fagus grandifolia*, yellow birch, *Betula alleghaniensis*, and red spruce, *Picea rubens*, with some white birch, *Betula papyrifera* and balsam fir, *Abies balsamea*. The Experimental Forest was extensively cut about 1919, but no cutting or fire has occurred since. A detailed description of the tree vegetation and herbaceous flora are given by Bormann *et al.* (1970) and Siccama *et al.* (1970).

Bouldery glacial till covers most of the area and is generically similar to the bedrock lithologies, which are Littleton Formation sillimanite-zone gneiss and Kinsman quartz monzonite (Johnson *et al.*, 1968). Based upon the amount of available nutrients, weathering rates and vegetation analysis, the area is considered to

1. The Hubbard Brook Experimental Forest is maintained and operated by the Forest Service, United States Department of Agriculture.

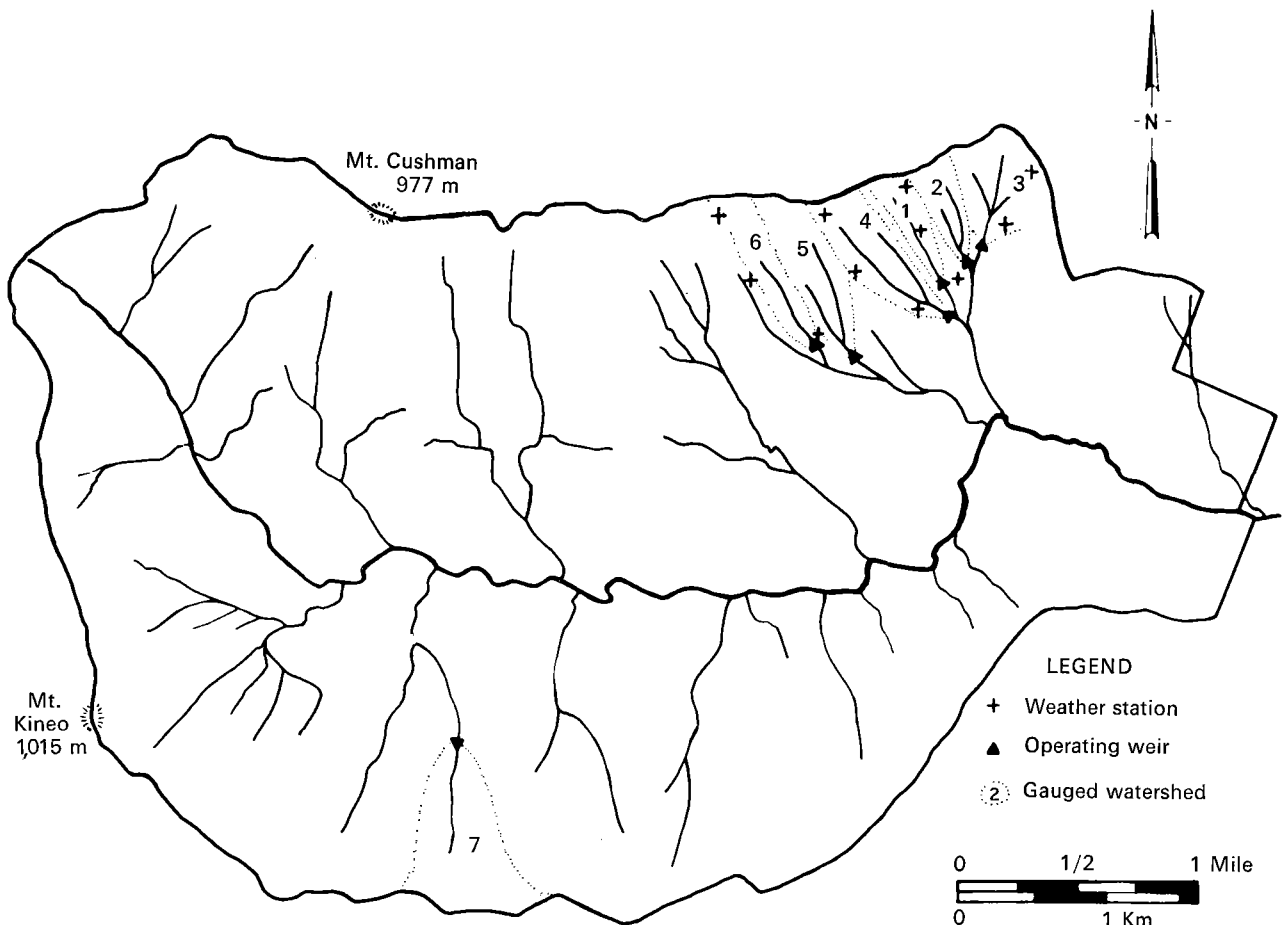


FIG. 1. Outline map of the Hubbard Brook Experimental Forest showing the gauged watersheds, weirs, weather stations and drainage streams tributary to Hubbard Brook.

be relatively oligotrophic (Likens *et al.*, 1967; Fisher *et al.*, 1968; Johnson *et al.*, 1968; Siccama *et al.*, 1970; and Bormann *et al.*, 1970).

Six small, well-defined watersheds have been selected for intensive study in the Hubbard Brook Experimental Forest (Bormann and Likens, 1967). These are all steep (average slope, 29 per cent), south-east-facing watersheds with similar vegetation, till and bedrock. These watershed-ecosystems range in size from 12 to 43 ha, and in altitude from 500 to 800 m. The climate is basically humid continental with a short, cool summer and a long, cold winter. Additional details concerning the topography, climate, geology and biology are given in Likens *et al.* (1967).

The forest on one watershed (no. 2), was experimentally cut during November and December 1965 and subsequent regrowth of the vegetation was inhibited by the application of herbicides. The results of this experimental study are beyond the scope of this paper, but are described by Bormann *et al.* (1968), Likens *et al.* (1969), Likens *et al.* (1970), Federer (1968), Hornbeck and Pierce (1969), Hornbeck *et al.* (1970), Pierce (1969) and Smith *et al.* (1968).

METHODS AND PROCEDURES

Precipitation is measured in the experimental watersheds with a network of precipitation gauges, approximately 1 for every 12.9 hectares. Streamflow is measured continuously at stream-gauging stations, which include a V-notch weir or a combination of V-notch weir and San Dimas flume anchored to the bedrock at the base of each watershed.

Weekly samples of precipitation and stream water are obtained from the experimental areas for chemical analysis. Rain and snow are collected in two types of plastic containers, (a) those continuously uncovered or (b) those uncovered only during periods of rain or snow. One-litre samples of stream water are collected in clean polyethylene bottles approximately 10 m above the gauging station. Chemical concentrations characterizing a period of time are reported as weighted averages, computed by dividing the total amount of precipitation or streamflow by the total amount of chemical in the precipitation or the stream water during the period. Details concerning the methods used in collecting samples of precipitation and stream water, analytical procedures, and measurement of various physical characteristics have been given by Bormann and Likens (1967), Likens *et al.* (1967) and Fisher *et al.* (1968). The calcium values from 1 June 1963 to 1 January 1966 have been increased to 1.6 times the original value to compensate for analytical interferences (see Likens *et al.*, 1967; Johnson *et al.*, 1968).

HYDROLOGIC BUDGET

Hydrologic records for the Hubbard Brook Experimental Forest have been maintained by the United States

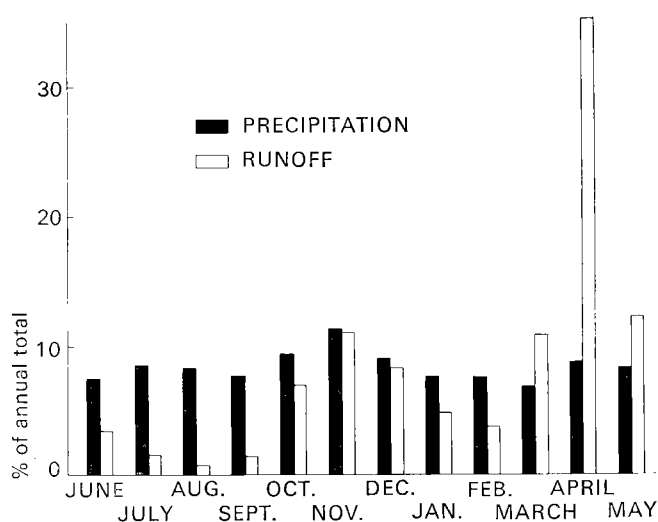


FIG. 2. Annual distribution of precipitation and runoff, 1955-69, for the Hubbard Brook Experimental Forest.

Forest Service since 1955. The average monthly input and output are shown in Fig. 2. Precipitation input (rain and snow) is relatively constant on a monthly basis throughout the year. Somewhat more precipitation falls in November and somewhat less falls in March, but no monthly value deviates widely from the monthly average of 10.3 cm. In contrast the runoff pattern is markedly bimodal. Most of the annual runoff (68 per cent) occurs during the snow-melt period of March, April and May. In fact over 35 per cent occurs in April. In contrast only 0.7 per cent of the annual runoff occurs in August.

An exceptionally dry annual cycle (1964-65) and a very wet annual cycle (1967-68) occurred since 1963 (Table 1). Such extremes in the hydrologic cycle provided a wide range of conditions for our evaluation of the hydrologic-nutrient cycle interaction in these forested watershed-ecosystems.

Since the geomorphic base of these ecosystems is watertight, annual evapotranspiration can be estimated as the difference between precipitation and runoff. The values given in Table 1 are based on averages from watershed 1 through 6, excluding watershed 2 following deforestation in 1965-66. Our studies in 1963-65 (Likens *et al.*, 1967) showed no significant difference in amount of precipitation collected at different elevations in the watersheds. Subsequent data indicate that there is generally little difference in the precipitation pattern with elevation, but one or two storms of high intensity may significantly alter the spatial distribution of precipitation within the area. Thus all values reported for precipitation (and precipitation chemistry) after 1964-65 have been based on Thiessen averages (see Thiessen, 1923) established for the area.

The effects of the drought year (1964-65) are obvious. Not only was the precipitation 28.2 cm less than the 1955-69 average, but the distribution of water in the

budget was altered. That is, the percentage lost as evapotranspiration was highest and the runoff was lowest of any year from 1963 to 1969. The wettest year (1967-68) had 18.6 cm more precipitation and a relatively low percentage of water loss as evapotranspiration, but the lowest evapotranspiration percentage occurred the following year (1968-69). Evapotranspiration losses varied by 1.3-fold, runoff losses by 1.9-fold and precipitation inputs by 1.5-fold during the period 1963-69.

CHEMICAL FLUX: PRECIPITATION CHEMISTRY

Sulphate and hydrogen ions are the most abundant constituents (in terms of chemical equivalents) in precipitation falling on the watersheds at Hubbard Brook. The

pH of rain and snow samples is frequently less than 4.0. Nitrate is next in abundance and significant amounts of ammonium, chloride, sodium and calcium are usually present. Lesser amounts of magnesium, potassium and aluminium are also found (Table 2).

The chemical input data represent bulk precipitation, i.e., a mixture of rain or snow and dry fallout (Whitehead and Feth, 1964), obtained from continuously uncovered collectors. Some of the cation data reported in Table 2 differ slightly from values reported earlier (Likens *et al.*, 1967; Johnson *et al.*, 1968). Previous values were averages for collectors continuously open and those that opened only during periods of precipitation.

The weighted concentrations of various cations and anions in precipitation are variable on a weekly basis (values occasionally may range over three orders of magnitude). Recurring seasonal features are not entirely

TABLE 1. Average hydrologic budgets for watersheds 1 through 6 of the Hubbard Brook Experimental Forest. Runoff from watershed 2 is not included in these results during 1965-69. Each water-year is 1 June to 31 May

Water (cm)	1963-64	1964-65	1965-66	1966-67	1967-68	1968-69	1963-69	1955-69 ¹
Precipitation	117.1	94.9	124.5	132.5	141.8	128.3	123.2	123.1
Runoff	67.7	48.8	72.7	80.6	91.2	86.9	74.7	73.0
Evapotranspiration (<i>P</i> minus <i>R</i>)	49.4	46.1	51.8	51.9	50.6	41.4	48.5	50.1
<i>Percentages of total</i>								
Precipitation	100	100	100	100	100	100	100	100
Runoff	57.8	51.4	58.4	60.8	64.3	67.7	60.6	59.3
Evapotranspiration	42.2	48.6	41.6	39.2	35.7	32.3	39.4	40.7

1. The number of watersheds included varied during the period.

TABLE 2. Weighted average concentrations of various ions in bulk precipitation on watersheds 1 through 6 of the Hubbard Brook Experimental Forest

	1963-64 (mg/l)	1964-65 (mg/l)	1965-66 (mg/l)	1966-67 (mg/l)	1967-68 (mg/l)	1968-69 (mg/l)	Weighted mean 1963-69 (mg/l)
Ca ⁺⁺	0.26	0.30	0.22	0.21	0.20	0.13	0.21
Mg ⁺⁺	0.06	0.12	0.05	0.03	0.05	0.03	0.06
K ⁺	0.21	0.19	0.05	0.05	0.05	0.05	0.09
Na ⁺	0.09	0.22	0.16	0.10	0.12	0.08	0.12
Al ⁺⁺⁺	—	... ¹	... ¹	... ¹	... ¹	... ¹	—
NH ₄ ⁺	—	0.21	0.21	0.18	0.22	0.24	0.22
H ⁺	—	—	0.07 ²	0.08 ²	0.07 ²	—	—
SO ₄ ⁼	—	3.1	3.3	3.1	3.3	2.4	3.1
NO ₃ ⁻	—	0.70	1.39 ³	1.49	1.56	1.18	1.31
Cl ⁻	—	—	0.21 ⁴	0.50 ⁵	0.35	0.50	0.42

1. Not determined, but very low.

2. Estimated from weekly measurements of pH.

3. Value of 1.41 reported by Fisher *et al.* (1968) and Likens *et al.*, 1970 based upon watershed area no. 6 only.

4. For the period September through August (Juang and Johnson, 1967).

5. Based on samples for 9 months. Samples collected from 1 September through 30 November were discarded because of contamination from plastic screens used on the collection apparatus (Juang and Johnson, 1967; Fisher *et al.*, 1968).

TABLE 3. Weighted monthly average concentrations for precipitation during 1963-69 for watershed 2 of the Hubbard Brook Experimental Forest

Month	Ca ⁺⁺ (mg/l)	Mg ⁺⁺ (mg/l)	K ⁺ (mg/l)	Na ⁺ (mg/l)	NH ₄ ⁺ (l) (mg/l)	NO ₃ ⁻ (l) (mg/l)	SO ₄ ⁻ (l) (mg/l)
June	0.21	0.07	0.15	0.08	0.19	0.98	3.8
July	0.24	0.07	0.12	0.09	0.27	1.47	5.0
August	0.18	0.04	0.07	0.07	0.20	1.21	3.9
September	0.14	0.05	0.06	0.10	0.15	0.99	3.0
October	0.31	0.10	0.14	0.26	0.19	1.23	2.5
November	0.17	0.08	0.14	0.15	0.19	1.47	2.1
December	0.07	0.02	0.06	0.06	0.13	1.26	1.6
January	0.10	0.02	0.04	0.13	0.21	2.03	2.3
February	0.16	0.05	0.04	0.13	0.13	0.95	1.2
March	0.30	0.04	0.06	0.15	0.29	1.98	3.2
April	0.30	0.06	0.07	0.10	0.27	1.61	3.0
May	0.33	0.06	0.12	0.12	0.33	1.65	4.2

1. Values for 1965-69.

obvious, although relatively lower values usually occur during winter, and the cations may reach maximum concentrations in the autumn (Table 3; Likens *et al.*, 1967; Fisher *et al.*, 1968). The year to year variation is much smaller (Table 2). For example, the average ammonium concentration was relatively quite constant from year to year. The concentrations for calcium, magnesium, potassium and sodium in precipitation were appreciably higher during the drought year, 1964-65.

The extensive area of unbroken forest surrounding Hubbard Brook greatly minimizes the sources (agricultural or road dust) of base metal ions in local precipitation. Nitrate and sulphate values in precipitation are presently (Table 2) somewhat higher than reported for the area in 1955-56 (Junge, 1958; Junge and Werby, 1958). These increases may reflect some measure of increased air pollution (Likens *et al.*, 1970).

CHEMICAL FLUX: STREAM-WATER CHEMISTRY

Over-all the weighted stream-water chemical concentrations for the Hubbard Brook watershed-ecosystems were relatively constant during an annual cycle even though the discharge of water ranged over four orders of magnitude (Likens *et al.*, 1967; Johnson *et al.*, 1969). Year to year variations in stream-water concentrations were also relatively small (Table 3) in comparison to yearly variations in the hydrologic cycle (Table 1). Sodium and silica concentrations showed some dilution, while hydrogen ion, aluminum and nitrate concentrations were increased with increased discharge (Johnson *et al.*, 1969). The maintenance of this relatively stable stream-water chemistry probably is due to (a) a maximum of water infiltration into the soil, rather than runoff

as overland flow (Pierce, 1966); (b) relative absence of soil frost during the winter (Hart *et al.*, 1962), and (c) the major portion (some 60 per cent, Table 1) of the incoming precipitation is lost as stream discharge. Thus, because most of the incoming precipitation percolates through the soil, it is possible for the various chemical equilibria to be reached rapidly through geologic and biologic processes as the water comes in contact with the soil materials.

Electrical conductivity is continuously measured and recorded for drainage water from one of the watershed-ecosystems. The conductivity averages about 20 μ mhos/cm² at 25° C and changes very little either on an hourly, daily or seasonal basis. This further demonstrates the relatively constant stream-water chemistry, and provides a monitor to identify any unusual events.

NUTRIENT BUDGETS

We are able to determine quantitative nutrient budgets for the Hubbard Brook watershed-ecosystems from the difference between the meteorologic input and the geologic output (Bormann and Likens, 1967). Input is therefore calculated as the product of the chemical concentration (mg/litre) times the volume (litres) of water as precipitation, and the output is the product of the volume (litres) of water draining the ecosystem times its chemical concentration (mg/litre). Also since we have measurements on six adjacent, similar watersheds, we can obtain estimates of the variability of these data for the area.

All calculations are made on a weekly basis for each watershed and the results are summed for each water-year, 1 June to 31 May (Table 4). Nutrient budgets for individual years differ appreciably. Nevertheless, these data show that there is a significant annual net loss of

TABLE 4. Weighted average concentrations of various ions in stream water from watersheds 1 through 6 of the Hubbard Brook Experimental Forest. Watershed 2 is not included in these results during 1965-69

	In \pm one standard deviation of the mean						Weighted mean 1963-69
	1963-64	1964-65	1965-66	1966-67	1967-68	1968-69	
Calcium	1.89 \pm .10	1.29 \pm .08	1.58 \pm .07	1.53 \pm .09	1.56 \pm .09	1.59 \pm .09	1.58
Magnesium	0.38 \pm .01	0.38 \pm .01	0.39 \pm .01	0.38 \pm .01	0.40 \pm .01	0.38 \pm .01	0.39
Potassium	0.26 \pm .01	0.22 \pm .01	0.19 \pm .01	0.21 \pm .01	0.25 \pm .01	0.26 \pm .02	0.23
Sodium	0.87 \pm .04	0.91 \pm .06	0.95 \pm .06	0.91 \pm .06	1.00 \pm .06	0.87 \pm .05	0.92
Aluminium	—	0.24 \pm .04	0.22 \pm .10	0.23 \pm .10	0.22 \pm .11	0.24 \pm .12	0.24
Ammonium ¹	—	0.05 \pm .006	0.12 \pm .003	0.05 \pm .008	0.03 \pm .002	0.02 \pm .006	0.05
Sulphate ¹	—	6.2 \pm .23	6.3 \pm .10	6.2 \pm .15	6.2 \pm .09	5.8 \pm .10	6.4
Nitrate ¹	—	1.13 \pm .15	0.86 \pm .01	0.79 \pm .09	1.35 \pm .05	1.34 \pm .03	1.14
Chloride ¹	—	0.55 \pm .005	0.56 \pm .004	0.56 \pm .02	0.57 \pm .005	0.57 \pm .001	0.64
Bicarbonate ²	—	—	1.6	2.0	1.8	1.4	1.9
Dissolved silica ¹	—	4.18 \pm .04	4.79 \pm .65	4.93 \pm .59	4.48 \pm .64	3.83 \pm .60	4.61

1. Based on watersheds 2, 4 and 6 only.

2. Based on watershed 4 only.

calcium, magnesium, sodium, sulphate, aluminium, and dissolved silica, and a net gain of ammonium and nitrate (gaseous exchanges are not considered) for the Hubbard Brook Ecosystem. Budgets for potassium and chloride are nearly balanced on a long-term basis. There was a net gain of potassium during 1963-65, and net losses during 1965-69. A small, but consistent, net loss of bicarbonate occurs from watershed 4 only. These budgets represent good averages, i.e. the average major cation budgets for the period 1963-69 are based on 30-32 watershed-years of data (number of watersheds times years of data available).

These nutrient budgets are strongly geared to the hydrologic cycle. Since the chemical concentrations are relatively constant in stream water, the gross export is directly related to the amount of runoff (Fig. 3). Hence the output of cations and anions is low during the summer months when runoff is small and high during periods of peak runoff, e.g. April and November (Likens *et al.*, 1967; Fisher *et al.*, 1968). Other biologic and geologic factors may alter this general relationship slightly (Johnson *et al.*, 1969).

Net losses of dissolved materials must be supplied from some source within the ecosystem. If the biotic portion of the ecosystem is in or near steady state, then the net losses of dissolved nutrients must come from the chemical weathering of primary and secondary minerals within the ecosystem (Bormann and Likens, 1967). Based on the species composition and structure of the vegetation (Bormann *et al.*, 1970; Siccama *et al.*, 1970), our study area may be considered as a nearly mature ecosystem. Thus weathering rates based upon nutrient budget calculations may be slightly underestimated. We have estimated that 800 ± 70 kg/ha of till and bedrock undergo chemical decomposition in the Hubbard Brook Ecosystem each year (Johnson *et al.*, 1968). At this rate some 11×10^6 kg/ha of bedrock and till would have been

completely weathered since the last glaciation, some 14,000 years ago.

The need for long-term records to accurately show the biogeochemical interrelationships of these smaller ecosystems to the larger biospheric cycles, is amply demonstrated by these data. Large differences in input and output of nutrients occur from year to year depending upon variations in the hydrologic cycle and in ionic concentrations for precipitation and stream water. For example these data showed that the potassium input exceeded the gross output during 1963-64 and 1964-65. However, during the last four years, gross output has exceeded the input (Table 4). The amount of precipitation and runoff for the area during 1963-64 and 1964-65 was appreciably less than that during the other four years of the study, or than the 14-year average (Table 1). Therefore firm conclusions, or more seriously land managerial applications, based on only the first two years of this study would be quite misleading, if not ecologically harmful.

OUTPUTS OF PARTICULATE MATTER

So far we have only considered the output of nutrients as dissolved substances. Through the processes of erosion and transport, organic and inorganic particulate matter also is carried out of the watershed-ecosystems by the stream water.

We estimate the particulate matter output from routine measurements of (a) the suspended and bed load that settles in the stilling basin upstream from the weir; (b) suspended or floating materials larger than 1 mm, collected with a 1-mm-mesh net below the V-notch at the weir; and (c) suspended and floating matter less than 1 mm but greater than 0.45μ , collected from

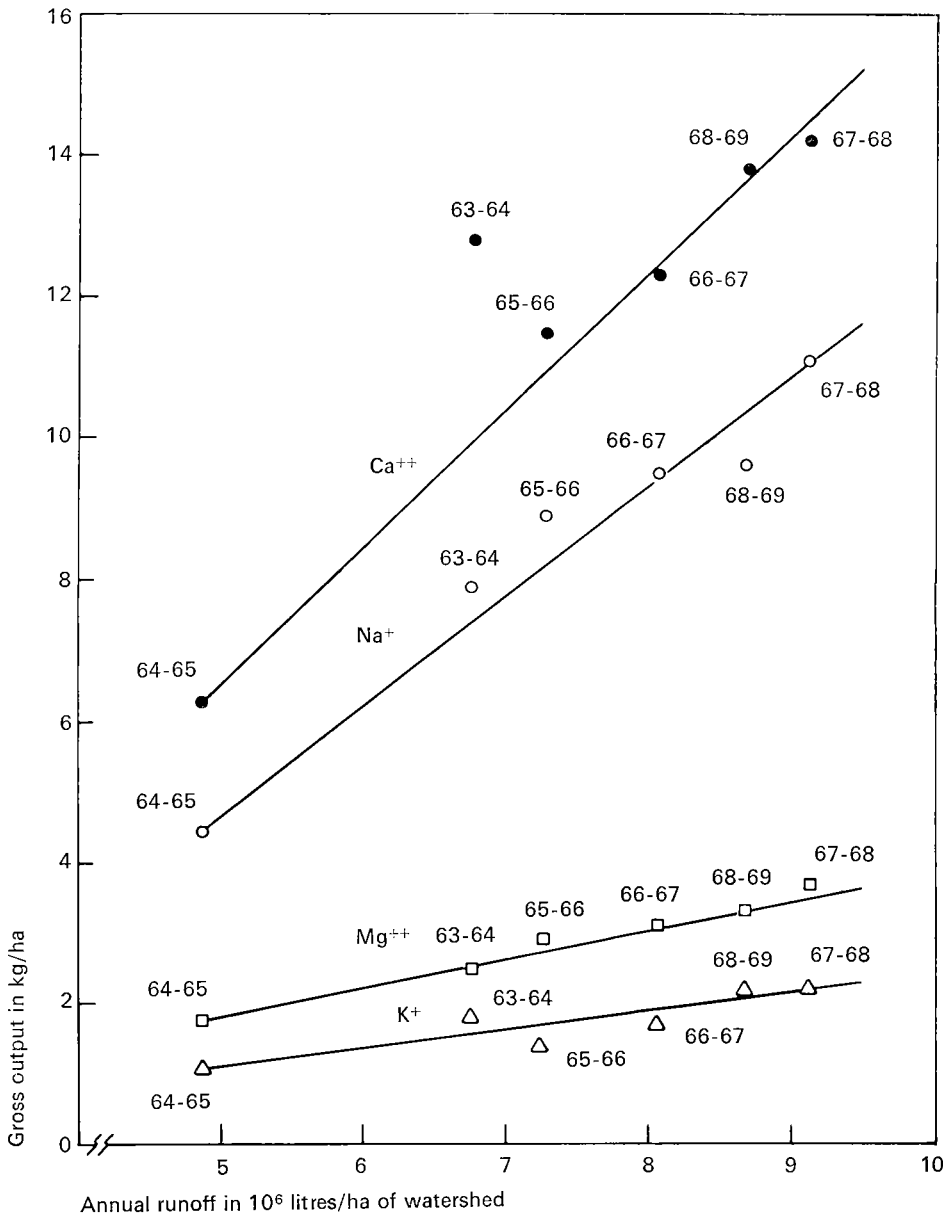


FIG. 3. Relationships between runoff and average gross cation output during 1963-69 for watersheds 1 through 6 of the Hubbard Brook Experimental Forest. The points represent averages for six watersheds; for each watershed runoff and cation output have been summed for water-years (1 June to 31 May).

sub-samples of the water passed through the 1-mm-mesh net.

The undisturbed Hubbard Brook watersheds lose about 25 kg/ha-yr, or about one-sixth of the total dissolved substance losses, as particulate matter (Bormann, Likens and Eaton, 1969). Considering the output of the major elements, except carbon, oxygen and hydrogen, about 90 per cent is exported in dissolved substances and 10 per cent in organic and inorganic particulate

matter (Table 5). In each individual case, except iron, the great bulk is exported as dissolved substance. Particulate matter losses also were directly related to the hydrologic cycle. The losses showed seasonal variations (with the maximum export during spring snow melt and subsequent high runoff). A single, large autumnal storm flushed 54 per cent of the total particulate matter output during a two-year period (Bormann, Likens and Eaton, 1969).

TABLE 5. Annual nutrient budgets for watersheds of the Hubbard Brook Experimental Forest. Averages for calcium, magnesium, potassium and sodium are based on watersheds 1 through 6. All other averages are based upon watersheds 2, 4 and 6. Runoff data from watershed 2 were not included after 1964-65. Error limits are one standard deviation of the mean.

	1963-64	1964-65	1965-66	1966-67	1967-68	1968-69	Mean 1963-69
<i>Calcium (kg/ha)</i>							
Input	3.0	2.8	2.7±.07	2.7±.03	2.8±.05	1.6±.02	2.6
Output	12.8±.8	6.3±.4	11.5±.6	12.3±.7	14.2±.7	13.8±1	11.8
Net	-9.8	-3.5	-8.8	-9.6	-11.4	-12.2	-9.2
<i>Magnesium (kg/ha)</i>							
Input	0.7	1.1	0.7±.02	0.5±.005	0.7±.013	0.3±.004	0.7
Output	2.5±.06	1.8±.09	2.9±.07	3.1±.08	3.7±.08	3.3±.12	2.9
Net	-1.8	-0.7	-2.2	-2.6	-3.0	-3.0	-2.2
<i>Potassium (kg/ha)</i>							
Input	2.5	1.8	0.6±.02	0.6±.008	0.7±.01	0.6±.009	1.1
Output	1.8±.1	1.1±.08	1.4±.09	1.7±.1	2.2±.15	2.2±.16	1.7
Net	+0.7	+0.7	-0.8	-1.1	-1.5	-1.6	-0.6
<i>Sodium (kg/ha)</i>							
Input	1.0	2.1	2.0±.04	1.3±.01	1.7±.03	1.1±.02	1.5
Output	5.9±.3	4.5±.3	6.9±.5	7.3±.6	9.1±.6	7.6±.6	6.9
Net	-4.9	-2.4	-4.9	-6.0	-7.4	-6.5	-5.4
<i>Aluminium (kg/ha)</i>							
Input	—	... ¹	... ¹	... ¹	... ¹	... ¹	... ¹
Output	—	1.2±.18	1.7±.75	1.9±.87	2.1±1.00	2.2±1.04	1.8
Net	—	—	-1.7	-1.9	-2.1	-2.2	-1.8
<i>Ammonium (kg/ha)</i>							
Input	—	2.1 ²	2.6±.06 ²	2.4±.04	3.2±.06	3.1±.07	2.7
Output	—	0.27±.03	0.92±.03	0.45±.07	0.24±.02	0.16±.06	0.4
Net	—	+1.83	+1.7	+2.0	+3.0	+2.9	+2.3
<i>Nitrate (kg/ha)</i>							
Input	—	6.7 ²	17.4±.3 ²	19.9±.2	22.3±.3	15.3±.3	16.3
Output	—	5.6±.4	6.5±.02	6.6±.4	12.7±.3	12.2±.4	8.7
Net	—	+1.1	+10.9	+13.3	+9.6	+3.1	+7.6
<i>Sulphate (kg/ha)</i>							
Input	—	30.0 ²	41.6±.3 ²	42.0±.3	46.7±.3	31.2±.3	38.3
Output	—	30.8±.4	47.8±.4	52.5±.4	58.5±.4	53.3±.3	48.6
Net	—	-0.8	-6.2	-10.5	-11.8	-22.1	-10.3
<i>Dissolved silica (kg/ha)</i>							
Input	—	... ¹	... ¹	... ¹	... ¹	... ¹	... ¹
Output	—	20.8±.1	36.1±4.8	41.6±4.8	42.1±5.7	35.0±6.0	35.1
Net	—	—	-36	-42	-42	-35	-35
<i>Bicarbonate (kg/ha)³</i>							
Input	—	—	... ¹	... ¹	... ¹	... ¹	... ¹
Output	—	—	12.0	16.8	16.5 ¹	13.1 ¹	14.6
Net	—	—	-12	-17	-17	-13	-14.6
<i>Chloride (kg/ha)</i>							
Input	—	—	2.6±.04	6.7±.12	5.0±.09	6.4±.05	5.2
Output	—	—	4.3±.05	4.8±.1	5.3±.01	5.2±.08	4.9
Net	—	—	-1.7	+1.9	-0.3	+1.2	+0.3

1. Not measured, but very small.

2. Values reported by Fisher *et al.* (1968) based upon watershed 6 only.

3. Watershed 4 only.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

1. The Hubbard Brook Experimental Forest received an average of 123.1 cm water as precipitation, lost 73.0 cm as runoff and 50.1 cm (by difference) as evapotranspiration during 1955-69.
2. Chemical equilibrium reactions in the soil effectively buffer and stabilize the chemical concentrations of drainage water. Chemical concentrations in stream water are relatively constant, whereas stream-water discharge varies by four orders of magnitude.

TABLE 6. Average annual gross losses of some elements as dissolved and particulate substances from watershed 6 during the period 1965-67 (modified from Bormann, Likens and Eaton, 1969)

Element	Particulate (kg/ha)	Dissolved (kg/ha)	Total (kg/ha)	Particulate (% of total)	Dissolved (% of total)
Aluminium	1.00	2.60	3.60	1.55	4.03
Calcium	0.25	10.55	10.80	0.39	16.35
Iron	0.50	... ¹	0.50	0.78	... ¹
Magnesium	0.17	2.80	2.97	0.26	4.34
Nitrogen	0.12	1.90	2.02	0.19	2.95
Potassium	0.33	1.50	1.83	0.51	2.33
Sodium	0.19	6.55	6.74	0.29	10.15
Silicon	3.69	15.92	19.61	5.72	24.63
Sulphur	0.02	16.42	16.44	0.03	25.45
TOTAL	6.27	58.24	64.51	9.72	90.28

1. Not measured, but very small.

3. The predictable stream-water chemistry, coupled with the relatively small losses of dissolved substances and particulate matter indicate that the Hubbard Brook watershed-ecosystems are highly integrated and quite stable.
4. Drought conditions were reflected in the nutrient budgets as well as in the hydrologic budgets.
5. Nutrient cycles for these forested watershed-ecosystems are strongly dependent upon the hydrologic cycle.
6. Nutrient budgets for the major dissolved substances were determined from the differences between input in precipitation and output in drainage water. Average net losses for 5 or 6 watershed-ecosystems during 1963-69 included: dissolved silica 35 kg/ha, sulphate 10.3 kg/ha, calcium 9.2 kg/ha, sodium 5.4 kg/ha, magnesium 2.2 kg/ha, aluminium 1.8 kg/ha, and potassium 0.6 kg/ha. These watershed-ecosystems accumulated (average net gain); nitrate 7.6 kg/ha, ammonium 2.3 kg/ha, and chloride 0.3 kg/ha. A net loss of 14.6 kg/ha in bicarbonate was found for watershed 4 only.
7. Assuming the biota and soils are near dynamic equilibrium the net losses are counterbalanced by chemical decomposition of bedrock and till. A weathering rate of 800 ± 70 kg/ha-yr has been calculated for the area.
8. Total particulate matter losses from the watershed-ecosystem amount to 25 kg/ha-yr or about one-sixth of the total gross dissolved substance losses.
9. Long-term records of nutrient inputs and outputs are required to accurately describe relationships between individual ecosystems and the larger biospheric cycles of the earth.

Résumé

Interaction entre le cycle hydrologique et le cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes de petits bassins boisés (G. E. Likens, F. H. Bormann, R. S. Pierce, D. W. Fisher)

Une caractéristique vitale des écosystèmes est le flux continu d'éléments nutritifs et d'énergie qui le traverse. En dehors du cycle fermé, intrasystémique, qui se développe au sein de la phytocénose (voir dans ce volume, DuVigneaud et Denacayer-De Smet), l'écosystème est ouvert sur l'extérieur, avec lequel il entretient d'importants rapports importation-exportation; la mesure de ces rapports présente de grandes difficultés et seulement quelques études quantitatives ont été réalisées jusqu'ici.

Les flux d'éléments nutritifs traversant l'écosystème

sont reliés principalement au cycle hydrologique, qui doit être mesuré en même temps.

Cela peut se faire si l'écosystème étudié correspond à un bassin reposant sur une roche mère solide ou sur une base imperméable et présente une végétation et une géologie uniformes: alors, les éléments importés se trouvent dans les précipitations et les éléments exportés dans les eaux de drainage.

Dans la Hubbard Brook Experimental Forest (fig. 1) existent divers écosystèmes de ce type, et la présente communication rapporte les bilans mesurés depuis 1963.

Six petits bassins de versants (de 12 à 43 ha), tous exposés sud-est, de pente moyenne de 29%, portant la même végétation établie sur même sol et même roche mère, ont été choisis entre les altitudes de 500 à 800 mètres.

La végétation est une forêt mixte où dominent *Acer saccharum*, *Fagus grandiflora*, *Betula alleghaniensis* et *Picea rubens*.

Les précipitations sont mesurées par des pluviomètres disséminés à raison de 1 par 12,9 ha; l'eau de drainage est mesurée de manière continue à la base de chaque bassin, où est établi un petit barrage avec entaille en V. Des échantillons d'eau sont prélevés chaque semaine pour analyse. On analyse à la fois les substances dissoutes et les matières organiques et inorganiques solides en suspension (matière particulaire).

Les résultats des recherches peuvent être résumés comme suit:

1. Pendant la période 1955-1969, la forêt expérimentée a reçu une moyenne de 123,1 cm d'eau de précipitation et en a perdu 73,0 cm par ruissellement (59,3%); la différence, 50,1 cm (40,7%) a été évapotranspirée (tableau 1). Le bilan d'eau annuel est représenté (fig. 2.) L'import d'eau par pluie ou neige est assez constant au cours de l'année; par contre, le patron de ruissellement est bimodal, 68% du ruissellement ayant lieu pendant la période de neige, 0,7% pendant le mois d'août.

2. Des réactions chimiques d'équilibre dans le sol tamponnent et stabilisent les concentrations chimiques de l'eau de drainage; ces concentrations sont dès lors relativement constantes (tableau 3) alors que les décharges d'eau de drainage varient dans la proportion de 1 à 4.

Cette stabilité chimique de l'eau de ruissellement, due probablement à un maximum de percolation à travers le sol combiné à des pertes relativement faibles de substances dissoutes ou de matière particulaire, indique que l'écosystème étudié est hautement intégré et très stable.

3. La sécheresse se reflète aussi bien dans les bilans des éléments nutritifs que dans les bilans hydrologiques (fig. 3). Les cycles d'éléments nutritifs dépendent donc fortement du cycle hydrologique.

4. Les bilans d'éléments nutritifs pour les substances majeures dissoutes (tableau 5) ont été déterminés par

les différences entre importations par les précipitations (tableau 2) et exportations dans l'eau de drainage (tableau 4). Le bilan est le suivant:

	Importation par précipitations (kg/ha)	Exportation brute dans l'eau de ruissellement (kg/ha)
Ca ⁺⁺	2,6	11,8
Mg ⁺⁺	0,7	2,9
K ⁺	1,1	1,7
Na ⁺	1,5	6,9
NH ₄ ⁺	2,7	0,4
NO ₃ ⁻	16,3	8,7
SO ₄ ⁼	38,3	48,6
Cl ⁻	5,2	4,9
Al ⁺⁺⁺	—	1,8
SiO ₂ dissout	—	35,1

C'est-à-dire que les pertes nettes moyennes annuelles pour 5-6 écosystèmes, pendant la période 1963-1969, ont été de: silice dissoute, 35,1 kg/ha; sulfate, 10,3; calcium, 9,2; sodium, 5,4; magnésium, 2,2; aluminium, 1,8; potassium, 0,6.

Les gains furent les suivants: nitrate, 7,6 kg/ha; ammonium, 2,3; chlorure, 0,3.

Une perte nette de 14,6 kg/ha de bicarbonate fut observée seulement pour le bassin n° 4.

5. Les biocénoses et sols étant proches de l'équilibre dynamique, on doit supposer que les pertes nettes sont compensées par la décomposition chimique de la roche mère. Une vitesse de décomposition de celle-ci de 800 (± 70) kg/ha/an a été calculée pour la zone étudiée.

6. Les pertes moyennes totales de matière particulaire s'élèvent, dans les bassins, à 25 kg/ha/an, soit un sixième des pertes totales en substances dissoutes.

7. Des enregistrements de longue durée de l'importation-exportation des éléments nutritifs sont nécessaires pour décrire avec précision les rapports entre les écosystèmes individuels et les cycles biosphériques plus larges du globe.

Bibliography / Bibliographie

- BORMANN, F. H.; LIKENS, G. E. 1967. Nutrient cycling. *Science*, vol. 155, p. 424-9.
- ; —; EATON, J. S. 1969. Biotic regulation of particulate and solution losses from a forested ecosystem. *BioScience*, vol. 19, no. 7, p. 600-10.
- ; —; FISHER, D. W.; PIERCE, R. S. 1968. Nutrient loss accelerated by clear-cutting of a forest ecosystem. *Science*, vol. 159, p. 882-4.
- ; SICCAMA, T.; LIKENS, G. E.; WHITTAKER, R. H. 1970. The Hubbard Brook Ecosystem Study: Dynamics of the tree vegetation. *Ecol. Monogr.* (In press.)
- DUVIGNEAUD, P.; DENAEYER-DE SMET, S. 1964. Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt. Vol. I: *Écosys-*

- tèmes et productivité. Recherches sur l'écosystème forêt*, chap. 6, p. 3-147. Bruxelles, Centre d'écologie générale.
- FEDERER, C. A. 1968. Radiation and snowmelt on a clear-cut watershed. *Proceedings of the Eastern Snow Conference*, p. 28-41. Boston, Mass.
- FISHER, D. W.; GAMBELL, A. W.; LIKENS, G. E.; BORMANN, F. H. 1968. Atmospheric contributions to water quality of streams in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Wat. Resour. Res.*, vol. 4, no. 5, p. 1115-26.
- HART, G.; LEONARD, R. E.; PIERCE, R. S. 1962. *Leaf fall, humus depth and soil forest in a northern hardwood forest*. Upper Darby, Pennsylvania, Northeast Forest Experiment Station. (Forest Research Note 131.)

- HORNBECK, J. W. and PIERCE, R. S. 1969. Changes in snow-melt runoff after forest clearing on a New England watershed. *Proceedings of the Eastern Snow Conference. Portland, Maine*, 1969, p. 104-12.
- ; —; FEDERER, C. A. Streamflow changes after forest clearing in New England. (In preparation.)
- JOHNSON, N. M.; LIKENS, G. E.; BORMANN, F. H.; PIERCE, R. S. 1968. Rate of chemical weathering of silicate minerals in New Hampshire. *Geochim. et cosmoch. Acta*, vol. 32, p. 531-45.
- ; —; BORMANN, F. H.; FISHER, D. W.; PIERCE, R. S. 1969. A working model for the variation in streamwater chemistry at the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Wat. Resour. Res.*, vol. 5, no. 6, p. 1353-63.
- JUNGE, C. E. 1958. The distribution of ammonia and nitrate in rain water over the United States. *Trans. Amer. geophys. Un.*, vol. 39, p. 241-8.
- ; WERBY, R. T. 1958. The concentration of chloride, sodium, potassium, calcium and sulphate in rain water over the United States. *J. Met.*, vol. 15, p. 417-25.
- LIKENS, G. E.; BORMANN, F. H.; JOHNSON, N. M. 1969. Nitrification: importance to nutrient losses from a cut-over ecosystem. *Science*, vol. 163, no. 3872, p. 1205-6.
- ; —; —; FISHER, D. W.; PIERCE, R. S. 1970. The effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem. *Ecol. Monogr.*, vol. 40, no. 1, p. 23-47.
- ; —; —; PIERCE, R. S. 1967. The calcium, magnesium, potassium and sodium budgets for a small forested ecosystem. *Ecology*, vol. 48, p. 772-85.
- OVINGTON, J. D. 1965. Organic production, turnover and mineral cycling in woodlands. *Biol. Rev.*, vol. 40, p. 245-336.
- PIERCE, R. S. 1966. Evidence of overland flow on forest watersheds. *Proceedings of the International Symposium on Forest Hydrology*, p. 247-53. London, Pergamon Press.
- , 1969. Forest transpiration reduction by clearcutting and chemical treatment. *Proceedings of the Northeastern Weed Control Conference*, vol. 23, p. 344-9.
- SICCAMA, T.; BORMANN, F. H.; LIKENS, G. E. 1970. The Hubbard Brook Ecosystem Study: Productivity, nutrients, and species relationships of the herbaceous layer. *Ecol. Monogr.* (In press.)
- SMITH, W.; BORMANN, F. H.; LIKENS, G. E. 1968. Response of chemo-autotrophic nitrifiers to forest cutting. *Soil science*, vol. 106, no. 6, p. 471-3.
- THIESSEN, A. H. 1923. Precipitation for large areas. *Mon. Weath. Rev.*, vol. 51, p. 348-53.
- WHITEHEAD, H. C.; FETH, J. G. 1964. Chemical composition of rain, dry fallout, and bulk precipitation at Menlo Park, California, 1957-1959. *J. geophys. Res.*, vol. 69, no. 16, p. 3319-33.

**VII Mathematical
models**

**VII Modèles
mathématiques**

Mathematical modelling for ecosystems analysis¹

H. Lieth

Department of Botany,
University of North Carolina,
Chapel Hill, N. C. 27514 (United States of America)

CONTENTS

Introduction
The strategy of constructing ecosystem models
The step-by-step development of a computer model
The mathematical expressions in the model set and their meaning
Simulation models and analogue computing
Résumé
Bibliography/Bibliographie

INTRODUCTION

The original design of the International Biological Programme included two main tasks in the PT section: quantitative evaluation of the primary productivity and analysis of the material and energy flux through the different types of ecosystems to be studied. These tasks have been readily accepted by many working groups in all continents. Many of us have reached the point where some difficulty is experienced in digesting the amount of data already generated. It appears more and more clearly that new measures must be adopted in the analysis of these data pools so as to achieve the ultimate goal of the IBP: the understanding and logical management of the various ecosystems.

To understand any system means that one is able to transfer its variables and properties into a generalized form so that it gains an abstract image which, in its ideal form, may fit several or all concrete cases in the "real world". This abstract image is commonly called a model. The process of constructing the model is referred to as modelling.

Models, in the widest sense, are abstract descriptions of the real world. This may be and has been done in the form of descriptions (word models), tables, statistics and balances (tabular models), graphs and maps (graphic models), and mathematical formulations. If we apply this concept of a model we see that the construction of models is no new invention in ecology. Models have been constructed in many ways and for every purpose. What is new at this time is only the heavy reliance on quantitative evaluations, which calls for an increased use of mathematical forms of interpretation, and the increased utilization of high-speed digital computers, simulators, and analogue computers, all of which call for numerical

1. Dedicated to Professor Dr. J. Straub in honour of his sixtieth birthday.

formulations of processes. Many of these were, in the classical sense, not really ready for such treatment, but the computer needs to be addressed in mathematical terms, and for that purpose even a crude formulation serves the preliminary purpose.

This paper tries to bridge the gap between the very valid classical approaches and schools of thought and the new style of modelling. New tools require new skills and, in sciences, usually new philosophies. We now have a new tool that helps us to re-evaluate the goal of the early ecologists, who had a much more wholistic approach to ecology than the vast majority of the leading scientists during the era of factorial analysts.

Again, a bridge is necessary between the factorial analysts, whose work and data input is essential for proper modelling, and the systems analysts, who try to put the work of many individual factorial analyses into a wholistic view and treatment. One cannot live without the other when a complete system is to be understood. There is little doubt that we need the wholistic systems approach if we hope ever to understand the interaction of the what, how, when, and where of an ecosystem; why is an ecosystem stable or unstable, while surviving or dying? Time is running short. We need to predict in a reliable manner the reactions of biota sets towards environmental changes. Without the data pool generated by the many co-ordinated study groups of the International Biological Programme, without adequate systems modelling and the use of computer and simulating machines, we can hardly envisage how we will ever master this task.

This paper is intended to explain the logical development of ecological models. It needs to be understood in the context of this entire symposium volume, which displays models and modelling in various forms. Within the context of all the other papers, this one on modelling tries to explain how and why we approach ecological systems through mathematically based modelling.

The description of the whole process cannot be expected to be adequately covered in a short paper like this. We can cover only a few basic items. More adequate information may be obtained from the books and papers cited in the bibliography.

THE STRATEGY OF CONSTRUCTING ECOSYSTEM MODELS

The great number of compartments, factors and partially independent biota interacting make it necessary to structure the model into several hierarchical levels. Furthermore, it will be necessary to develop a set of models that should correspond with each other, but not necessarily use the same mathematical forms of expression.

Based upon ecological experiences of the past, the model set needs to include the following properties of ecosystems:

TABLE I. Properties of ecosystems to be modelled

-
- A. The biota of the system
 - B. The structure of biota and system
 - C. The evolution of biota and system
 - D. The abiotic environmental forces and their influence on the species
 - E. The interference among the biota
 - F. The flow of energy and material
-

This list comprises all the approaches which we usually distinguish as subdivisions in ecology. So far, each field has its own techniques and traditional ways of expressing results—their models, so to speak. The task for the modeller is to translate all the available information from each area into a form in which it can be combined into one operational unit. As far as modelling is concerned, we can find attempts for abstractions in each of the six subheadings. The forms of the conventional abstractions vary with the needs and goals in each field, as follows.

The biota list is either presented as a description, a table, or is treated in groups of system portions in classification or ordination techniques. See Whittaker (1962), McIntosh (1967, 1968), Lieth (1968), Lieth and Moore (1969).

The structure of biota and systems is mostly abstracted in graphical forms, presented as descriptions, or elaborated in maps. The newest attempts at pattern analysis are still in the initial stages. (See Patil, Pielou and Waters, eds., *Yale Symposium on Statistical Ecology* (1969).

The evolutionary aspects are normally treated in verbal descriptions or diagrammatic form. The evolution of systems or subsystems is frequently treated numerically, usually by calculating diversity indices. (See Brookhaven Symposium No. 22, Woodwell and Smith, eds., 1969.)

The abiotic environmental forces are treated in many different mathematical forms. Numerical algebraic interpretations are very common in describing the quantitative level of environmental forces as well as the quantitative response of biota. We shall explain this further in the section on mathematical expressions in the model set.

The interference among biota includes predation, competition, allelopathy, commensalism, parasitism and symbiosis. Sophisticated models are available to explain population fluctuations arising from the above-mentioned situation categories. Among the volumes cited in the literature, those of Watt (1964, 1968), Holling (1964), Goodall (1969), Van Dyne (1969), and deWitt and Brouwer (1968) give good introductions.

The flow of energy and material is the central theme of IBP. The results are presented either in the form of balances or numerical equations describing various states of equilibria, or as rates of flow. There is a large

volume of literature available about the mathematical modelling of the abiotic energy input into the biosphere. The biological energy transfer is in such a state of development that generalizable results can be expected in the near future. The same is true for the material flow in an ecosystem, and the biogeochemical cycle of organic material, and mineral nutrients. (See Reichle, 1970, ed., Nixon and Odum, 1970.)

Energy and material flow being the focal point of the IBP, it seems to be convenient to use them as a basis for model construction for the entire ecosystem. Ecological logic tells us that in no other group listed in Table 1 can we expect more generalities in all the different biomes of the world. Experience tells us that we need information from all other groups listed in Table 1 to elaborate a model for energy and material flow. Furthermore, it is obvious that the level of energy and material flow is needed to construct the biosphere model, one of the major problems to be overcome before we can solve a number of management problems.

All these reasons suggest that we start an ecosystems model set with energy and material flow as base line. For the IBP this is essential. For ecology in general, however, it is not necessary. One could just as well start with species lists or diversity or structure. For example, this has been done for the phytogeographic maps which are on a global scale, largely based on physiognomic features, which means that they represent a structural model more than anything else. It is interesting to note that the subdivisions of modelling efforts for energy and material flow in IBP, the biomes, are based on this structural model.

From Table 1 it also becomes clear that the modelling of an ecosystem needs to be a team effort and requires input from a great number of field specialists.

The organization and co-ordination of all these workers to achieve the goal of any specific ecosystem model greatly exceeds the task of co-ordinating the originally planned IBP stations. It will probably take longer to obtain results, but then, with a computer model available for the ecosystems, we can expect to solve common environmental management problems in a much shorter time.

THE STEP-BY-STEP DEVELOPMENT OF A COMPUTER MODEL

As we pointed out, the ultimate goal of our modelling effort is the development of a model set that accepts a given limited number of data points and, correctly programmed, answers our questions while considering all the hundreds of statements, functions and interactions which we have built into the model. If this goal is attained, we will be in a position to answer ecosystems questions which at present require over 5 years on our IBP sites within, probably, 5 months or 5 weeks or in

an even shorter time once this has become a routine operation.

In order to develop such a model we must solve the problem of how to connect the areas mentioned in Table 1 in spite of their different mathematical expressions. At the right point of the computing procedure, functions need to interact with matrices, keywords and symbols and all of these need to interact with numerical data, etc. This task can only be accomplished if we first construct computer flow charts (which do not necessarily coincide with charts that demonstrate energy or material flow). If we can divide the total computing task in such a manner, we arrive at boxes fairly independent from other parts of the model. For each such box we can define the input and output points and the pathways to other related model parts.

Figure 1 shows a simplified model developed for discussion within the United States IBP Analysis of Ecosystems Programme (Ellis, 1969). In this box model the extremely numerous individual parts of the ecosystem are reduced to a manageable number of boxes (see Lieth, 1969, for a more detailed box model). Each box represents a subsystem in itself, but material flow, in this case C, N and P, are considered to interact in the direction of the numbered arrows. These arrows represent transfer processes which are handled independently. Even such a reduced ecosystem contains more than thirty transfer functions which need separate study for each substance in question. An estimate of the task

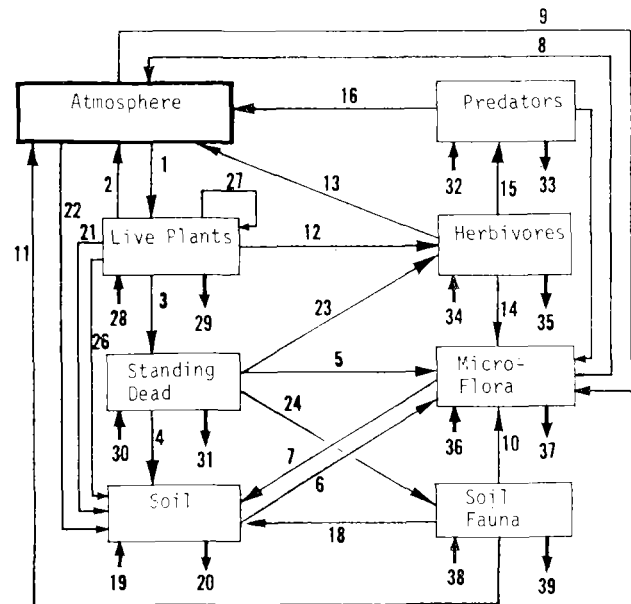


FIG. 1. Generalized flow model for material (C, N, P) through the biotic compartments of an ecosystem, including the input/output points to and from atmosphere soil. The blocks are logical summation points between which transfer rates can be elaborated, demonstrated by the numbered arrows. Figure taken from Ellis (1969).

before us only for C, N, P, energy, water and some other elements would total 15×30 , or 450, transfer functions for the generalized model. If we include biota in 5 of the 8 boxes, we shall be faced with an increase of 50-500 units per box. This would increase our task to the level of 10^5 transfer functions to be calculated. Necessary restrictions must therefore be made for the first modelling efforts and the dominant or otherwise important species are to be selected as keytype model components.

As soon as we have a feasible box model we can try to interconnect the individual boxes with each other and other parts of the systems model. One feasible way to do this is to construct an information system. Figure 2 shows an example of such a system, also taken from Ellis (1969). The figure demonstrates how variables and functions can be connected through a matrix (see figure legend for further explanation).

In the conventional ecological analyses, box models

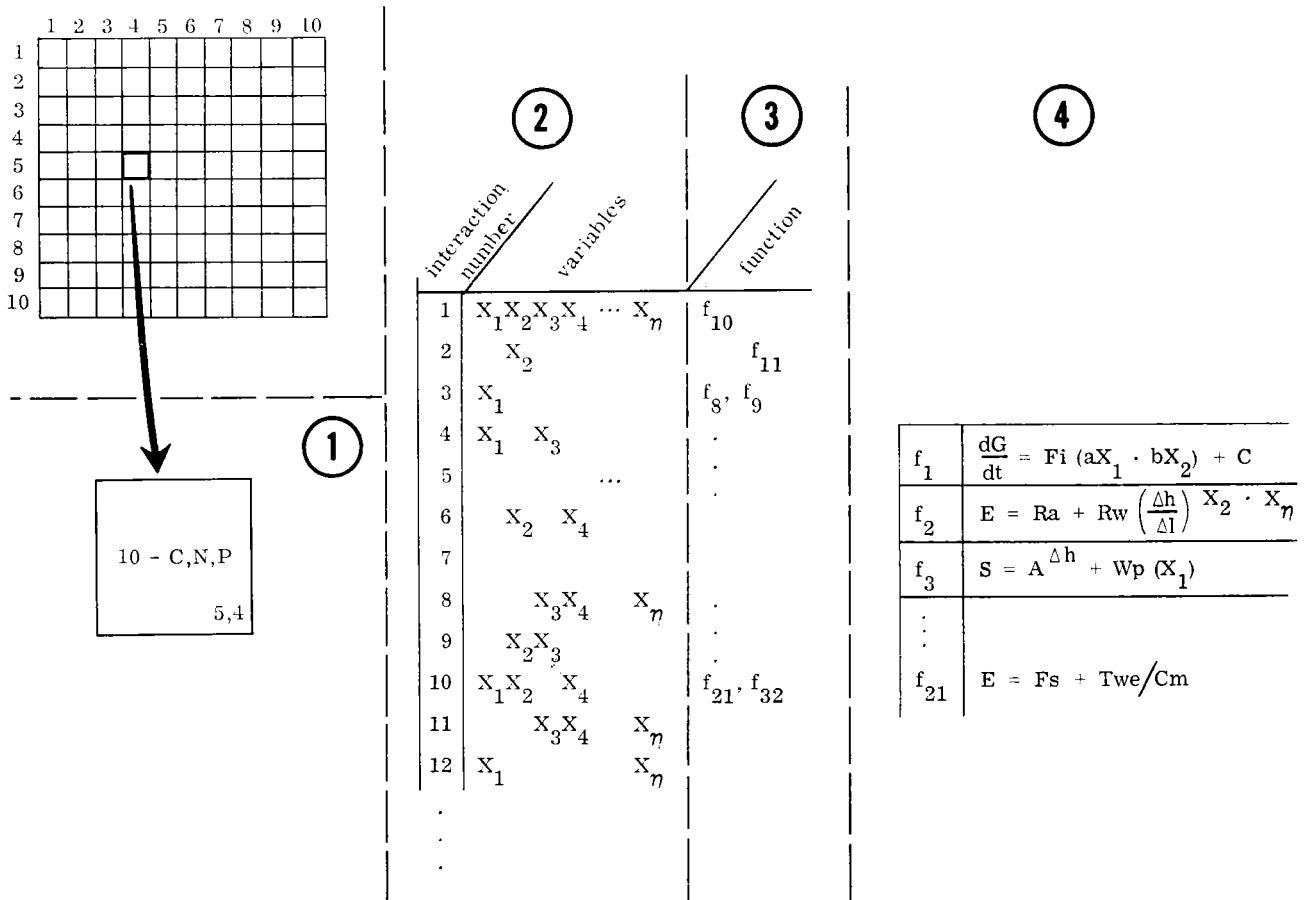


FIG. 2. Example of an information system. In this system one would have access to the data gathered on any of the components, interactions or material transferred, by identifying the cell of the matrix that indicates one of the items is appropriate to that cell (shown in part 1 of the figures as "5, 4"). A code, such as the cell number and a five-digit group, would show which of (1) carbon, (2) nitrogen, (3) phosphorous, (4) energy, and (5) water are involved with the interaction. Another matrix (shown as part 2 of the figure) would provide a list of the variables associated with the interaction being investigated, depicted in the figure by subscripted Xs. The actual functions available to describe the interactions quantitatively are labelled and appended to the list of variables (part 3 of the figure). The function label refers to a dictionary of functions, as in part 4 of the figure.

Using the fictitious matrices and lists of the figure, the sequence would be as follows. The interaction numbered 10 is noted in cell 5, 4 of the matrix. The materials transferred are noted C, N, P. The code 05 04 12300 would identify the cell and the materials transferred. The interaction numbered 10 is found in the second matrix, and X^1, X^2 and X^y are variables noted to be associated with this interaction. The functions 21 and 32 are listed as appropriate for describing the interaction. Going to the dictionary of functions (part 4), each of the functions is described explicitly.

Thus a programme can be written that can read the code consisting of the block number in the matrix, the element(s) of concern, a reference to a second matrix and interactions, and a list of functions, labeled for identification to output any combination desired of an element, its measures, where it is computed or transferred, etc. Each field of the code has the appropriate instructions for storing information available. Figure and legend taken from Ellis (1969).

are a common method of clarifying interactions or complex factorial responses. I refer to my own reaction scheme of the trampling effect upon grasslands only to demonstrate the wide utilization of this method (Lieth, 1954). The information system is a new invention which is suitable for computer purposes.

THE MATHEMATICAL EXPRESSIONS
IN THE MODEL SET
AND THEIR MEANING

When we evaluate the last steps in Figure 2 we can see that it is necessary to express reactions, transfer and sensitivity of the individual components of each ecosystem in algebraic functions. A wide variety of modelling of the productivity of photosynthetic systems was presented at the IBP/PP meeting in Trebon 1969.

For the understanding of an ecosystem, it is sensible to distinguish two basic attempts at mathematical functions. In one case we gather a reasonable number of empirical data points and calculate from these through least square or other adequate regression techniques a mathematical function that best describes the position of the data points in an x, y co-ordinate system. This process is generally referred to as curve fitting or empirical modelling.

The other approach employs basic assumptions and known concepts of biological or physico-chemical reactions to develop functional models without knowing any data point, and then seeing what agreement exists between empirical data and theoretical assumptions. This model development is called theoretical modelling or functional modelling. Bertalanffy (1951) has developed a number of such models. Ideally, the second approach is preferable, but in most cases it is impractical because of the unwieldy number of semi-independent variables inherent in each ecosystem. After a considerable time of empirical modelling it will be possible to shift more and more towards functional modelling.

At the moment, the use of curve-fitting procedures is necessary in conjunction with the use of high-speed digital computers. The computer calculates only when it is presented with a mathematical function. This requires, therefore, the extensive use of mathematical equations that may or may not have biological meaning, but provide us with the possibility of undertaking simulation studies on systems of which we understand, in part, the functional aspects.

In a number of cases such relations are directly useful for productivity work, e. g., the allometric growth proportions of trunk, leaves and roots (called dimension analysis by Dr. Whittaker). This method is widely used to calculate total primary productivity values. Examples

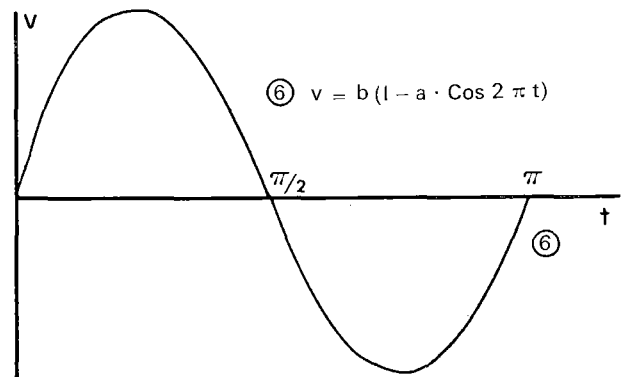
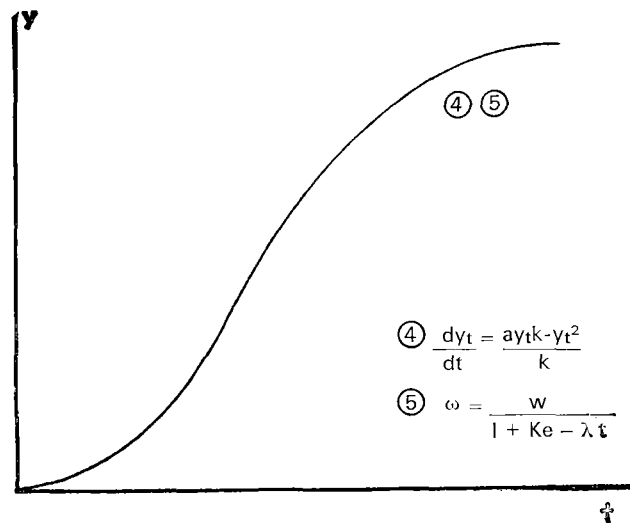
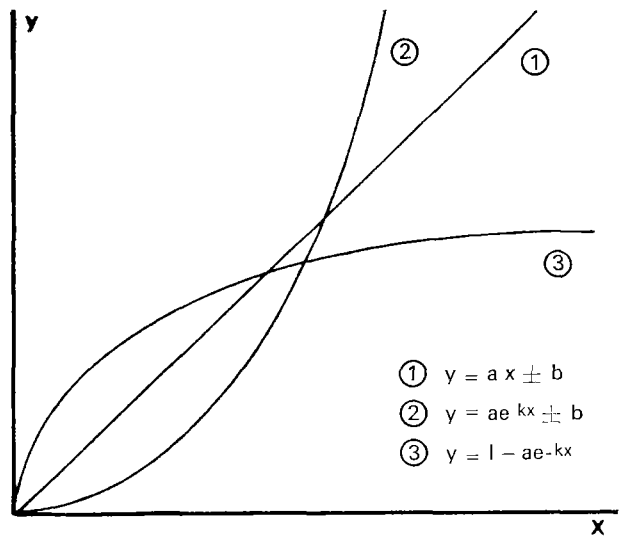


FIG. 3. Curve shapes described by equations (1) to (6). The encircled numbers refer to the equations in the text.

were demonstrated by Dr. Satoo and Dr. Kira during this symposium.

In spite of being empirically gained, most data-fitting algebraic functions already have some functional meaning. Let us explain this along with the listing of the major curve shapes that appear in ecosystems analyses.

We will start with the simplest form, the linear regression

$$y = ax \pm b, \tag{1}$$

where x and y are variables and a and b constants.

This form is found in cases where output or sensitivity of subsystems is proportional to input or force. The function is usually valid only within the finite limits of x_1 to x_n .

The majority of biological reactions, however, behave in a nonlinear manner. The form can be exponential or logarithmic, the latter represented by the curve type

$$y = ae^{kx} \pm b, \tag{2}$$

where x and y are variables; a , b and k are constants; and e is the base of natural logarithms.

This curve type is encountered by epidemic or epizotic diseases. It usually indicates that a given system or subsystem collapses.

The negative exponential function or saturation curve can be represented by the formula

$$y = 1 - ae^{-kx}. \tag{3}$$

This form is the normal response curve of biota against environmental forces between minimum and optimum. It also describes limited population growth and many other biological processes. The curve reaches a saturation level which indicates equilibrium, i. e., homeostatic systems.

The two formulas described above very often exist only in a finite distance x_1 to x_n . Much more common over the entire range of any given biological process is the sigmoid curve form or logistic curve, demonstrated in its classical differential form as:

$$\frac{dy_t}{dt} = \frac{ay_t k - y_t^2}{k}, \tag{4}$$

or in the form frequently used today (Koyama and Kira 1956, Olsen 1963):

$$\omega = \frac{w}{1 + Ke - \lambda t}. \tag{5}$$

This curve demonstrates the development of biological processes in time, thus t in eqs. (4) and (5) is a time unit; y or w , the biological reagent; a , K and λ , constants which however frequently become functions of their own and then complicate the theoretical evaluation of the equations.

In many cases we encounter the biological processes as periodic events. This is mostly triggered by the seasonal changes of solar radiation. These processes follow the sinusoidal alteration in a somewhat modified form, but they can be generally expressed by the equation

$$v = b(1 - a \cdot \cos 2\pi t). \tag{6}$$

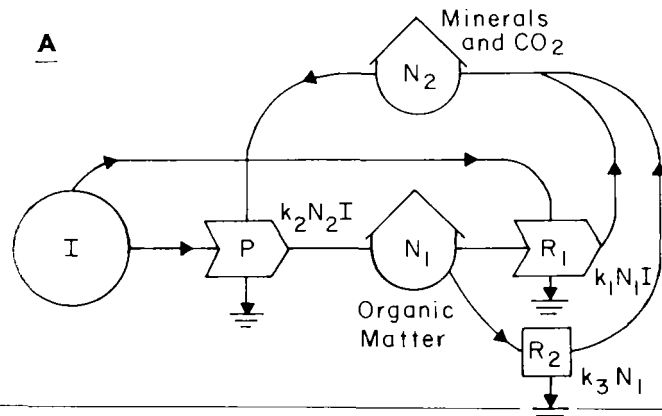
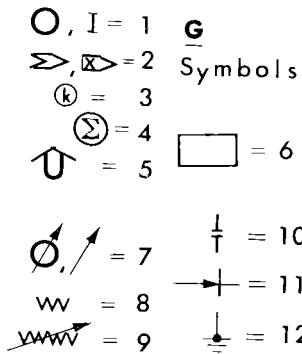
The v and t are variables, t being a time unit, and b and a constants. This curve appears frequently in population fluctuations and all biological events that can be encountered in ecosystems of the temperate zones of the earth.

A number of other curves could be presented which are useful for computer modelling. But, in one form or another, most of them can be idealistically reduced to the five curve forms given in this summary. Logically one could even reduce the number to two forms, the logistic curve and the periodic function. The logistic curve includes, in its lower section, the exponential form; in its middle section the linear form; and in its upper section the negative exponential. Figure 3 demonstrates the forms of the curves for the equations mentioned from (1) to (6). This symposium volume contains a number of papers that make extensive use of mathematical formulations for different parts of the ecosystem. More information can also be gained from the general literature cited.

SIMULATION MODELS AND ANALOGUE COMPUTING

As we pointed out, the aim of a systems analysis of any ecosystem is to develop a computer model that enables us to calculate all the consequences that may arise from

FIG. 4. Demonstration of the sequential construction of models and their testing against the real world. The subject modelled was the over-all photosynthesis and respiration of a small ecosystem, an experimental brine system. A: Construction of a flow model (box model) using the symbols of Odum (1960). B: Left—The flow equations for the computer, P—photosynthesis, R—respiration, N and K—rates of change, I—source; Right—The analogue computer model. C: A simple analogue circuit to simulate storage and release of matter with the charge of an electric capacitor. Energy input was simulated by a selenium cell and a photoconductor for photosynthesis and respiration. D: The time curve of the charge of N_1 measured against ground as indicated in the circuit of C. This curve appears on the oscilloscope of the analogue computer. E: Continuous diurnal curve of dissolved oxygen in a 6 per cent salt microcosm with a healthy blue-green algal mat and moderate nutrient levels. Patterns were normal with a square wave light input from 6 a.m. to 6 p.m. F: Continuous diurnal curve of dissolved oxygen in a 13 per cent salt microcosm with a yellowed blue-green algal mat and very low nutrient levels. Abnormal patterns were apparent with a square wave light input from 6 a.m. to 9 p.m. G: Symbols, 1—source, 2—multiplier, 3—transfer points, resistances, 4—summing points, 5—storage compartment, 6—integrator, 7—measure point, instrument, 8—resistance, 9—variable resistance, 10—capacitor, condenser, 11—diode, 12—ground. Figure constructed from Nixon and Odum (1970).



$$P = k_2 N_2 I$$

$$R_1 = k_1 N_1 I$$

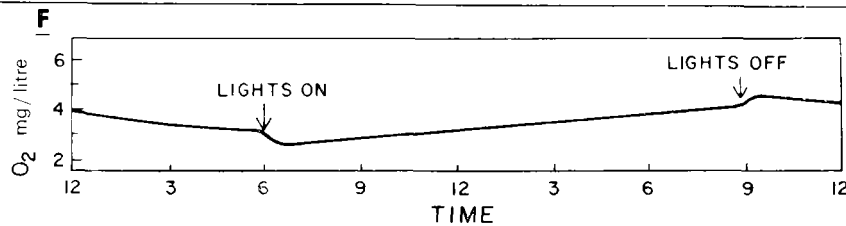
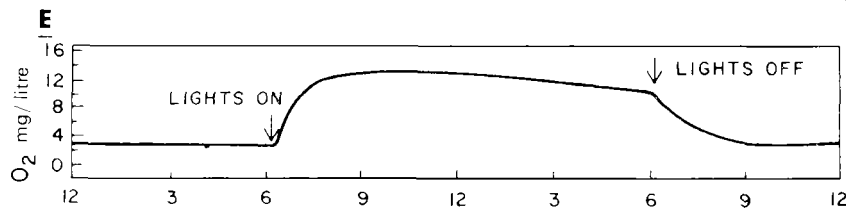
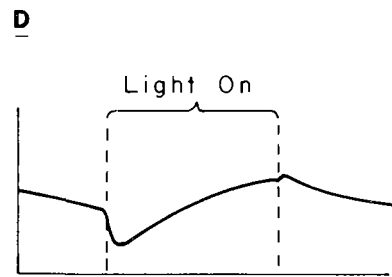
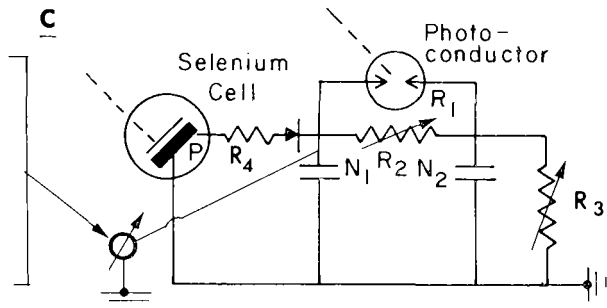
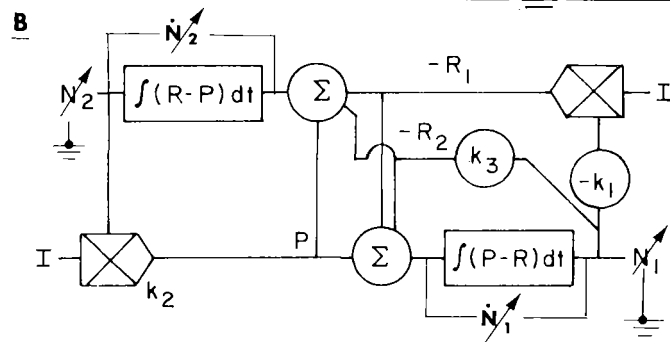
$$\dot{N}_1 = P - R_1$$

$$N_1 = \int \dot{N}_1 dt$$

$$R_2 = k_3 N_1$$

$$\dot{N}_2 = R_2 - P$$

$$N_2 = \int \dot{N}_2 dt$$



altering certain conditions. If we have built such a model we can try it by changing arbitrarily certain numbers, data points or statements according to hypothetical logic. From the flow charts and "real life" experience we can locate possible sensitivities of systems and simulate with the hypothetical data what is likely to happen if such conditions occur. Such simulation models can be tried with high-speed digital computers with a fairly large number of variables. For a smaller number of variables, analogue computers are available with which certain conditions of the ecosystems such as transfer, resistance, multiplying, storage, etc., are simulated by appropriate electronic circuits. Different transfer and other functions can be combined and the

results are shown as deviation of curves on an oscilloscope. This device can be utilized for a great variety of problems. Figure 4 shows as an example the progressive model building of a brine ecosystem as developed by Nixon and Odum (1970).

This example shows how we proceed from a simplified box model to computer simulation. The ecosystem we have used here is of course very small, and has only a few compartments. In addition, we have restricted our attention to production and decomposition. Even in the most complicated systems we will use much the same procedure, but we will include more variables and more species, and we will use bigger computers.

Résumé

Modèles mathématiques dans l'analyse des écosystèmes (H. Lieth)

L'écologie moderne étudie de plus en plus les relations de cause à effet par leur expression quantitative, c'est-à-dire mathématique. L'analyse aboutit presque toujours à des systèmes complexes de flux, de transferts et d'interactions (fig. 1 et 2).

Les facteurs de l'environnement s'interprètent assez aisément à l'aide de lois physiques et chimiques, lois qui s'expriment au moyen de relations mathématiques. La traduction des phénomènes biologiques est moins avancée; le plus souvent, on est obligé de s'en tenir à des textes, à des tables, à des figures schématiques. L'expression se limite fréquemment à l'établissement de courbes.

Un petit nombre de formes équationnelles reviennent constamment: la régression linéaire ($y = ax \pm b$), la fonction exponentielle ou logarithmique ($y = ae^{kx} \pm b$), la fonction exponentielle négative ($y = l - ae^{-kx}$) qui suggère généralement un niveau de saturation, la courbe sigmoïde ou logistique sous diverses formes qui font intervenir la variable "temps" [$dy_i/dt = (ay_i^k - y_i^2)/k$], la courbe sinusoïdale ($v = b(l - a \cdot \cos 2\pi t)$) qui s'utilise pour représenter des processus liés au rythme nyctéméral de la radiation solaire. Les relations allométriques

sont particulièrement développées dans l'interprétation de la productivité (fig. 3).

La réduction des phénomènes à des expressions mathématiques présente le grand avantage de permettre l'utilisation généralisée des ordinateurs capables d'intégrer tous les paramètres impliqués. Elle permet, d'autre part, d'entreprendre des recherches sur des modèles analogiques. Dans ce domaine, qui est en voie de développement, il est permis de concevoir l'approche analytique de tout système complexe.

Néanmoins, l'interprétation passe d'abord par la délimitation de sous-systèmes fonctionnels au sein du système total. Chacun d'eux, qui forme une sous-unité fonctionnelle, doit être vu sous un schéma logique de fonctionnement. Il doit faire l'objet d'un modèle construit sur un ensemble de fonctions mathématiques (transferts, résistance, effets multiplicatifs, mémoire).

Lorsque tout le système est traduit en simulation électronique, on peut alors calculer tous les effets en faisant varier les causes et leur intensité. On peut tester des hypothèses suggérées par des observations de faits. Les résultats se lisent sur l'oscilloscope. La figure 4 donne des exemples simples de modèles simulant des flux, la photosynthèse, la respiration, des mises en réserve.

Bibliography / Bibliographie

- BELLMAN, R.; DACIWADA, H.; KALABA, R. 1966. Inverse problems in ecology. *J. theoret. Biol.*, vol. 11, p. 164-7.
BERTALLANFFY, L. 1951. *Theoretische Biologie*, vol. 2 (2nd ed.). Berne, Franke. 418 p.

- BLEDSON, L. J.; VAN DYNE, G. M. 1968. Evaluation of a digital computer method for analysis of compartmental models of ecological systems. U.S. Atomic Energy Commission Document, ORNL-RM-2414. 64 p. + ev.

- DAVIDSON, R. S.; CLYMER, A. B. 1966. The desirability and applicability of simulating ecosystems. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, vol. 128, p. 790-4.
- ELLIS, R. H. 1969. *A planning and analysis research project for the Analysis of Ecosystems Program, IBP*. 39 p. + appendices. Mimeographed at Travelers Research Corp., Hartford, Conn.
- GARFINKEL, D. 1962. Digital computer simulation of ecological systems. *Nature, Lond.*, vol. 194, p. 856-7.
- ; SACK, R. 1964. Digital computer simulation of an ecological system, based on a modified mass action law. *Ecology*, vol. 45, p. 502-7.
- GOODALL, D. W. 1969. Simulating the grazing situation. In: F. Heimetz (ed.), *Concepts and models of biomathematics: simulation techniques and methods*, p. 211-36. New York, Marcel Dikker.
- GORE, A. J. P.; OLSON, J. S. 1968. Preliminary models for accumulation of organic matter in an Eriophorum/Calluna ecosystem. *Aquila Ser. Bot.*, vol. 6, p. 297-313.
- GURLAND, J. 1964. *Stochastic models in medicine and biology*. Madison, University of Wisconsin Press.
- HOLLING, C. S. 1964. The analysis of complex population processes. *Canad. Ent.*, vol. 96, p. 335-47.
- INTERNATIONAL BIOLOGICAL PROGRAMME. 1969. *Productivity of photosynthetic systems, models and methods. Trebon IBP/PP Technical Meeting, Sept. 1969. Preliminary texts of invited papers*. Prague, Czechoslovak Academy of Science. 219 p.
- KING, C. E. and PAULIK, G. J. 1967. Dynamic models and the simulation of ecological systems. *J. theoret. Biol.*, vol. 16, p. 251-67.
- KOYAMA, H. and KIRA, T. 1956. Intraspecific competition among higher plants VIII. *J. Inst. Polyt., Osaka. Series D*, vol. 7, p. 73-94.
- LEVINS, R. 1966. The strategy of model building in ecology. *Amer. Scient.*, vol. 54, p. 421-31.
- LIETH, H. 1954. Die Porenvolumina der Grünlandböden und ihre Beziehungen zur Bewirtschaftung und zum Pflanzenbestand. *Z. Acker- u. Pfl. Bau.*, vol. 98, p. 453-60.
- , 1968. Continuity and discontinuity in ecological gradients and plant communities. *Bot. Rev.*, vol. 34, no. 3, p. 291-302.
- , 1970. El análisis de un ecosistema como fue propuesto en el PBI discutido con datos colectados en lugares tropicales. In: J. M. Idrobo, (ed.), *Simposio de biología tropical amazónica*, vol. 2, p. 437-83. Bogotá, Florencia y Leticia.
- ; MOORE, G. 1969. Computerized clustering of species in phytosociological tables and its utilization for field-work. Proceedings of the International Symposium on Statistical Ecology, Yale University. (In press.)
- MCINTOSH, R. P. 1967. The continuum concept of vegetation. *Bot. Rev.*, vol. 33, no. 2, p. 130-87.
- , 1968. Reply to commentary on the continuum concept of vegetation. *Bot. Rev.*, vol. 34, no. 3, p. 315-32.
- NEEL, R. B.; OLSON, J. S. 1962. Use of analog computers for simulating the movement of isotopes in ecological systems. U.S. Atomic Energy Commission Document ORNL-3172.
- NIXON, S.; ODUM, H. T. 1970. A model for photoregeneration in brines. *Environmental Science and Engineering Notes*, vol. 7, no. 1. Chapel Hill, School of Public Health, University of North Carolina.
- ODUM, H. T. 1960. Ecological potential and analogue circuits for the ecosystem. *Amer. Scient.*, vol. 48, p. 1-8.
- OLSON, J. S. 1963. Analog computer models for movement of nuclides through ecosystems. In: V. Schultz, and A. W. Klement, (eds.), *Radioecology*. New York, Reinhold. 746 p.
- PATIL, F. P.; PIELOU, E. C.; WATERS, W. E. (eds.). 1969. *Statistical ecology*. Based on the proceedings of the International Symposium on Statistical Ecology, Yale University, vols. 1, 2, and 3. (In press.)
- PATTEN, B. C. 1970. *Ecological systems research*. New York, Academic Press.
- PATTEN, B. C.; VAN DYNE, G. M. 1968. Factorial productivity experiments in a shallow estuary: energetics of individual plankton species in mixed populations. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 13, p. 309-29.
- PENNYCUICK, C. J.; COMPTON, R. M.; BECKINGHAM, L. 1968. A computer model for simulating the growth of a population or two interacting populations. *J. theoret. Biol.*, vol. 18, p. 316-29.
- REICHLE, D. E., (ed.) 1970. *Ecological studies. Analysis of temperate forest ecosystems*. Vol. 1. New York, Heidelberg, Berlin, Springer. 304 p.
- SCHULTZ, V. 1969. *A bibliography of selected publications on population dynamics, and mathematics and statistics in ecology*. Proceedings of the International Symposium on Statistical Ecology, Yale University.
- VAN DYNE, G. M. 1969. *Analysis of structure and function of grassland ecosystems. A progress report and continuation proposal*. Denver, Natural Resources Laboratory, University of Colorado. 700 p.
- (ed.) 1969. *The ecosystem concept in natural resource management*. New York, Academic Press. 383 p.
- WATT, K. E. F. 1964. The use of mathematics and computers to determine optimal strategy and tactics for a given insect pest control problem. *Canad. Ent.*, vol. 96, p. 202-20.
- , 1966. *Systems analysis in ecology*. New York, Academic Press. 276 p.
- , 1968. *Ecology and resource management—a quantitative approach*. New York, McGraw-Hill. 450 p.
- WHITAKER, R. H. 1962. Classification of natural communities. *Bot. Rev.*, vol. 28, p. 1-240.
- WIT, C. T. de; BROUWER, R. 1968. Über ein dynamisches Modell des vegetativen Wachstums von Pflanzenbeständen. *Angew. Bot.*, vol. 42, no. 1.
- WOO, K. B., BOERSMA, L. and STONE, L. N. 1966. Dynamic simulation model of the transpiration process. *Wat. Resour. Res.*, vol. 2, p. 85-97.
- WOODWELL, G. M.; SMITH, H. H. 1969. *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symposia in Biology, no. 22, 241 p.

**VIII Data extension
Cartography**

**VIII Extension des
résultats
La cartographie**

Trois problèmes posés par l'extension des observations relatives à la production d'un écosystème forestier

M. Godron,
Centre d'études phytosociologiques et écologiques,
B. P. 1018, Montpellier (France)

SOMMAIRE

Hétérogénéité de l'écosystème observé
Extension à l'ensemble de la "station"
Extension à d'autres écosystèmes forestiers dans une
"région"
Summary
Bibliographie/Bibliography

L'extension des observations recueillies dans un écosystème particulier pose trois problèmes qu'il est utile d'examiner l'un après l'autre. Le premier concerne l'hétérogénéité de l'écosystème où sont effectuées les observations; le second fait intervenir les variables écologiques dont l'ensemble permet de caractériser la "station" où sont installés les appareils de mesure; le troisième apparaît quand on veut extrapoler les résultats des mesures à l'ensemble d'une région, en augmentant ce qu'on peut appeler le "champ" des observations par analogie avec le champ d'un instrument d'optique.

HÉTÉROGÉNÉITÉ DE L'ÉCOSYSTÈME OBSERVÉ

Certaines observations peuvent être valables pour la totalité de l'écosystème, mais la plupart d'entre elles concernent seulement une petite fraction du volume occupé par l'ensemble de l'écosystème où sont entreprises les mesures de production et de productivité.

Pour interpoler et extrapoler les résultats des mesures physiques et chimiques à l'ensemble de l'écosystème, plusieurs méthodes mathématiques peuvent être utilisées, mais il est également utile d'évaluer aussi précisément que possible l'hétérogénéité biologique de l'écosystème. Les indices de diversité (cf. Margalef, 1957; Pielou, 1966) sont une première approche, qui tient compte de la répartition des individus entre les espèces qui composent la flore et la faune. En forêt, il est possible de calculer en outre plusieurs indices d'hétérogénéité "structurale" qui tiennent compte de la position des masses végétales appartenant aux diverses espèces. En effet, les critères d'hétérogénéité appliqués aux fréquences observées sur un ensemble de segments contigus (hétérogénéité "générale", "distances binaires" entre segments, "domaine" occupé par une espèce, relation entre la taille des segments et le nombre d'espèces, test

du nombre de groupes de présences, liaisons interspécifiques) peuvent être transposés à des surfaces ou à des volumes (cf. Godron, 1966).

Rappelons que:

L'hétérogénéité "générale" est liée à la quantité d'information apportée par la connaissance du nombre de

présences de chaque espèce, soit $\log_2 \frac{2^S - 1}{C_{SE}}$, en appe-

lant S le nombre de points, de segments, de carrés ou de cubes examinés, et E le nombre de présences de l'espèce;

Les "distances binaires" permettent de déterminer les endroits où l'hétérogénéité est maximale, c'est-à-dire les limites qui séparent de petites zones plus homogènes;

Le test du nombre de groupes de présences appliqué à une ligne de segments, de carrés ou de cubes permet de savoir quelles sont les espèces dont la distribution est contagieuse ou, au contraire, trop régulière, le long de cette ligne;

Les liaisons interspécifiques - qui conduisent à déterminer les groupes d'espèces co-indicatrices, et les espèces qui ont des exigences écologiques opposées (Godron *et al.*, 1969) - ouvrent la voie à la connaissance de sous-ensembles écologiques à l'intérieur de l'écosystème étudié.

EXTENSION A L'ENSEMBLE DE LA "STATION"

Le mot de station est pris ici dans le sens classique de "surface où les conditions écologiques sont homogènes, caractérisée par une végétation uniforme" (cf. Jaccard, 1902; Pavillard, 1935; Duchaufour, 1962; Godron *et al.*, 1968). Le problème de l'extension des résultats à l'ensemble de la station consiste alors à savoir à partir de quelle limite les conditions écologiques varient sensiblement. Autrement dit, il faut déterminer les seuils écologiques, à partir desquels le milieu change. Sur le plan théorique, pour les partisans du continuum, cette question est souvent sans objet; pratiquement, il est pourtant nécessaire de savoir jusqu'où s'étend le "milieu" dont la production et la productivité sont examinées, ne serait-ce que pour estimer par exemple la production totale de la sapinière boréale à bouleau blanc.

Le problème revient à déterminer les variables écologiques majeures dont les seuils sont des valeurs "cri-

tiques". La meilleure solution nous semble être de faire suffisamment d'observations écologiques et floristiques autour de l'écosystème étudié, pour mettre en évidence ces valeurs critiques. Plusieurs méthodes d'analyse multivariable semblent pouvoir rendre de grands services pour résoudre ce problème, et il est souhaitable qu'au moins un essai soit entrepris dans une "station" dont la production a une grande importance économique.

EXTENSION A D'AUTRES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS DANS UNE "RÉGION"

Il n'est évidemment pas possible d'extrapoler directement les résultats obtenus dans un écosystème à l'ensemble des écosystèmes d'une région. La méthode indirecte qui semble pouvoir rendre le plus de services consiste à comparer la production et les variables écologiques dans un ensemble de "placettes" réparties dans toute la région, en utilisant si possible une méthode d'échantillonnage progressif (Godron, 1968).

Les relations entre la production et les variables écologiques peuvent être précisées grâce à plusieurs méthodes d'analyse multivariable.

Tomassone *et al.* ont ainsi examiné le cas du pin sylvestre en Sologne. Plusieurs méthodes furent utilisées: l'analyse des composantes principales, les régressions progressives (surtout les régressions orthogonales) et l'analyse discriminante. Les résultats ont permis de trier les variables influençant le plus l'indice de productivité choisi.

L'analyse des composantes principales a, en particulier, fait apparaître dans les deux premières composantes les critères phyto-écologiques qui avaient été utilisés pour cartographier les milieux forestiers en Sologne (Godron *et al.*, 1964).

Les cas où de telles liaisons existent entre les variables qui déterminent la production et les groupes d'espèces indicatrices ne devraient pas être exceptionnels; il serait même souhaitable que la cartographie phyto-écologique soit systématiquement couplée avec les mesures de production et de productivité. Du point de vue méthodologique, une récente étude de l'ensemble de la Tunisie du Nord montre que ces deux approches sont bien complémentaires et s'éclairent mutuellement.

Plus généralement, les résultats relatifs à la production et à la productivité des écosystèmes forestiers auront un intérêt d'autant plus grand que la classification des écosystèmes aura elle-même progressé.

Summary

Three problems posed by the development of observations concerning the production of a forest ecosystem (M. Godron)

The development of the observations made in a particular laboratory poses three successive problems:

1. The ecosystem observed is never perfectly homogeneous. For applying the results of the observations, by interpolation or extrapolation to the whole of the ecosystem, an evaluation of the latter's heterogeneity is useful. This may be based on several criteria: "general" heterogeneity, binary "distances" between presences-absences, "domains" occupied by the species, size number relations of species, number of groups test, interspecies tie-ups, etc. (Godron, 1966).
2. Application to the whole of the "station" brings into play ecological criteria, whose synthesized effect can be clarified by analysis of the principal components.
3. It is obviously not possible to extrapolate the results obtained in one ecosystem directly to all the eco-

systems in a region. The indirect method, which seems likely to be the most potentially useful, consists in comparing production and the ecological variables in a collection of "plots" distributed throughout the whole region, using sequential sampling if possible (Godron, 1968). The relations between production and the ecological variables can be determined by any of several methods of multivariate analysis (Tomassone *et al.*, in press).

The cases where there are connexions established between the variables which determine production and the groups of index species should not be the exception; it would even be desirable to co-ordinate phyto-ecological cartography systematically with the measurement of production and productivity.

More generally, the results regarding the production and the productivity of forest ecosystems will be of proportionately greater interest according as progress is made in the actual classification of the ecosystems.

Bibliographie / Bibliography

- DECOURT, N.; *et al.* 1969. Comparaison de diverses méthodes d'interprétation statistique de liaison entre le milieu et la production du pin sylvestre en Sologne. *Ann. Sci. forest.*, vol. 26, n° 4, p. 413-443.
- DUCHAUFOUR, Ph. 1962. Écologie et pédologie. L'utilisation de la végétation pour la cartographie des stations en forêt. *Bull. tech. Ing.*, n° 172, p. 727-734. Paris, Ministère de l'Agriculture.
- GODRON, M. 1966. Essai d'application de quelques éléments simples de la théorie de l'information à l'étude de la structure et de l'homogénéité de la végétation. Thèse de doctor-ingénieur, Montpellier. 67 p. (Multigraphié.)
- , 1968. Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. (Recouvrement, information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques, échantillonnage.) *Oecol. Plant.* III, p. 185-212.
- ; *et al.* 1964. Notice détaillée. Carte phyto-écologique et carte de l'occupation des terres de Sologne. Paris, Centre national de la recherche scientifique. 192 p., 12 cartes.
- ; *et al.* 1968. *Relevé méthodique de la végétation et du milieu. Code et transcription sur cartes perforées.* Paris, Centre national de la recherche scientifique. 292 p.
- ; *et al.* 1969. Sur l'interprétation des matrices de coefficients de corrélation en phytosociologie. *Oecol. Plant.* IV, p. 15-26.
- JACCARD, P. 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. vaud. Sci. Nat.*, vol. 38, n° 144, p. 122-123.
- MARGALEF, R. 1957. La teoría de la información en ecología. *Mem. R. Acad. Barcelona*, n° 32, p. 373-449.
- PAVILLARD, J. 1935. *Éléments de sociologie végétale.* Paris, Hermann. 102 p.
- PIÉLOU, E. C. 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. theoret. Biol.*, n° 10, p. 370-383.

Réflexions sur la cartographie des écosystèmes

P. Rey,

professeur à la Faculté des sciences de Toulouse,
directeur du Service de la carte de la végétation au Centre
national de la recherche scientifique (France)

SOMMAIRE

- Cartographie analytique des écosystèmes
 - Cartographie de l'environnement
 - Cartographie biologique
 - Cartographie des productions
- Recherche de synthèses cartographiques
 - Synthèses bioclimatiques
 - Synthèses géomorphologiques et édaphiques
 - Synthèses phytogéographiques
- Vers une cartographie intégrale des écosystèmes
 - Synthèses cartographiques successives
 - Expressions mathématiques et cartographie automatique
 - Cartographie globale
- Summary
- Bibliographie/Bibliography

La notion d'écosystème a été proposée à l'attention des naturalistes depuis plus de trente ans, mais on doit constater qu'aucune véritable réalisation cartographique n'est encore intervenue dans ce domaine.

Sans doute, le concept lui-même est-il entaché d'une certaine faiblesse géographique, car il n'admet pas d'échelle: de la souche d'arbre pourrissant en forêt à l'immensité océanique, tout, en effet, est écosystème, et cette difficulté de localisation spatiale et temporelle explique peut-être, dans une large mesure, l'absence de documents vraiment écosystématiques dans l'arsenal, cependant déjà si complet, de la cartographie thématique.

La difficulté essentielle n'en est pas moins ailleurs: elle réside dans cette prétentieuse gageure de vouloir représenter sur le plan de la carte la trace d'une multiplicité de phénomènes d'ordres divers concourant dans l'espace et le temps à la définition et à l'activité des écosystèmes.

Faute de mieux, c'est actuellement la cartographie botanique, sous certains de ses aspects, qui semble représenter la meilleure approche d'une telle description, dans la mesure où elle intègre la plupart des relations entre la vie et le milieu, et constitue le cadre concret dans lequel évoluent la plupart des partenaires d'un écosystème (tout au moins terrestre).

Ce n'est là, cependant, qu'une approche, peut-être commode et efficace, mais en tout cas incomplète, car il y manque l'essentiel, c'est-à-dire la mise en évidence cartographique des relations énergétiques entre le soleil et les différents niveaux de productivité.

Il est possible qu'une telle prétention de cartographie globale dépasse encore longtemps nos moyens: il n'en paraît pas moins intéressant de tenter de définir, au vu d'une très riche collection de cartes analytiques et de nombreux essais de cartes synthétiques, les axes selon lesquels il conviendrait d'orienter les efforts — qui restent à faire — de cartographie intégrale.

CARTOGRAPHIE ANALYTIQUE DES ÉCOSYSTÈMES

Le nombre de cartes élémentaires susceptibles d'exprimer la signification géographique des facteurs et fonctions de l'écosystème n'admet pas de limite, d'autant plus que ce mode d'expression représente en fait une solution de facilité et qu'il est toujours loisible à quiconque de réaliser une carte de plus, pour peu que le phénomène considéré admette l'expression cartographique.

Il serait illusoire ici de vouloir proposer une liste de cartes utiles à la connaissance des écosystèmes; on peut seulement en évoquer les grandes tendances, en retenant, le cas échéant, les démonstrations qu'elles apportent sur le chemin des synthèses cherchées.

CARTOGRAPHIE DE L'ENVIRONNEMENT

Dans ce domaine, qui concerne à la fois le cadre géographique et topographique, l'ambiance climatique et le support édaphique des écosystèmes, les documents cartographiques disponibles sont généralement nombreux.

Le cadre géographique

Support indispensable à toute entreprise cartographique, le fonds topographique impose son échelle à l'expression de thèmes retenus, commandant ainsi le mode même de leur expression.

Le choix de l'échelle est donc primordial: il résulte d'un compromis entre la rapidité de variation du phénomène à décrire, la connaissance qu'on en a acquise ou qu'il est possible d'en acquérir dans des limites convenables de temps, de moyens et de crédits, et la collection de fonds topographiques disponibles.

Il convient d'adopter ici une discipline pragmatique: l'acte cartographique est un acte concret, impliquant des contingences pratiques; à quelques exceptions près (généralement relatives à des expressions à grande ou très grande échelle), vouloir aborder une cartographie systématique des écosystèmes sans fonds topographique préexistant relève de l'utopie. Tout au moins est-il indispensable de disposer des photographies aériennes permettant l'esquisse d'un "fonds expédié".

Il ne faut d'ailleurs pas exagérer l'importance de la précision absolue du fonds topographique d'une carte thématique: dans la majorité des cas, l'"information" du fonds topographique est beaucoup plus ancienne que l'information thématique: tout l'art du cartographe thématicien consiste le plus souvent à adapter une vérité thématique récente sur un fonds topographique plus ancien (notion de "distorsion thématique"). La remarquable carte botanique de De Candolle, 1804, et plusieurs feuilles de l'actuelle carte de la végétation de la France au 1/200 000 en sont l'exemple.

L'ambiance climatique

C'est à ce titre que la documentation paraît être la plus abondante, car l'information y est pratiquement illimitée. Encore faut-il distinguer deux groupes fondamentaux de réalisations: les cartes à petite et moyenne échelle, exploitant une documentation météorologique assez dense, largement interpolée selon diverses méthodes de gradients; les cartes à grande et très grande échelle, exploitant les résultats d'observations ponctuelles, généralement liées à des programmes modernes de recherche sur les écosystèmes.

Le premier groupe — le plus important — fourmille d'exemples divers intéressant toutes les variables du climat, qu'il s'agisse des facteurs bruts (températures, précipitations, nébulosité, etc.), ou de variables dérivées obtenues par combinaison plus ou moins complexe des premiers, sous forme d'indices, de coefficients, de rapports. Dans ce domaine, l'imagination des auteurs a été particulièrement fertile, contribuant à esquisser des synthèses climatiques, au moins partielles, susceptibles de participer à une intégration plus efficace des facteurs du milieu.

Une conséquence importante de ces efforts réside dans l'acquisition d'une certaine logique cartographique propre à exprimer, par un symbolisme suggestif, l'efficacité écologique du climat. Plusieurs auteurs, et notamment Gaussen, se sont plus particulièrement attachés à définir les règles d'une expression chromatique logique donnant aux cartes ainsi réalisées de remarquables caractères de lisibilité et d'exploitation.

Le support édaphique

La situation est ici très différente, bien qu'encore une fois dominée par les questions d'échelle.

L'aspect géologique est surtout traité à petite et moyenne échelle, l'aspect édaphique et morphologique généralement à moyenne échelle, l'aspect pédologique, initialement à grande et très grande échelle, assorti de synthèses à petite, voire très petite, échelle.

Si les deux premiers aspects ne soulèvent pas de difficulté particulière d'expression, car ils concernent essentiellement des faits concrets, le troisième reste fortement influencé par l'interprétation qu'il convient de donner à l'évolution des faits pédologiques: la complexité des phénomènes, la variation verticale et horizontale de leurs structures, leur évolution dans le temps, leur origine et leur devenir, leur signification écologique actuelle ou passée restent encore autant d'écueils à une expression cartographique intégrale, si bien que la cartographie pédologique, suivant un processus homologue de la cartographie botanique, témoigne d'autant de méthodologies d'expression que d'options hiérarchiques dans le choix des phénomènes à représenter.

Il n'en reste pas moins que ces diverses approches ont, comme dans le cas du climat, contribué à dégager des principes de représentation logique et d'utilisation rai-

sonnée de la couleur, ainsi qu'à envisager un renouvellement profond des techniques d'impression (telle la carte pédologique au 1/20 000 du département de l'Aisne, réalisée par sélection trichrome).

CARTOGRAPHIE BIOLOGIQUE

Des trois niveaux trophiques d'un écosystème (producteur, consommateur, décomposeur), seul le premier a fait l'objet d'une masse considérable de réalisations cartographiques; le second a conduit à quelques essais, d'ordre essentiellement chorologique; le champ d'expression du troisième est pratiquement inexistant.

La cartographie des producteurs

Le caractère de stabilité relative de l'implantation des végétaux sur le terrain a bien évidemment favorisé la richesse de la production phytocartographique, qui se signale par une très grande diversité d'expression méthodologique selon l'importance hiérarchique accordée par les auteurs aux différents aspects complémentaires du problème.

La géographie botanique intègre, en effet, à la fois l'aspect floristique de la répartition des espèces végétales, l'aspect sociologique de leurs modalités de groupement, l'aspect physiognomique des paysages végétaux qu'elles constituent, l'aspect dynamique de l'évolution de ces groupements dans le temps, l'aspect écologique des correspondances qui les lient au milieu, l'aspect économique de leurs relations avec l'homme, notamment aux niveaux agronomique et forestier.

Toutes les cartes géobotaniques prétendent exprimer, à des degrés divers, suivant des hiérarchies différentes, l'ensemble de ces préoccupations et, si l'usage a prévalu de désigner sous le nom de cartes phytosociologiques celles dont la conception et la légende se réclament de la pensée et du langage phytosociologiques, et cartes phytogéographiques les autres, on tend à constater aujourd'hui que cette diversité d'expression, trop souvent stigmatisée par des divergences d'écoles, poursuit en fait la même finalité.

L'ensemble de ces travaux constitue de toute manière la base fondamentale de la représentation cartographique des écosystèmes, et l'expérience acquise par la phytogéographie dans la recherche de solutions expressives doit utilement contribuer à la définition d'une charte de cartographie écosystématique intégrale.

La cartographie des consommateurs

Par leur mobilité, leur diversité spécifique, la complexité de leurs relations, les populations animales opposent des difficultés évidentes à la recherche de leurs modalités de groupement et surtout de l'exploitation cartographique de celles-ci. Il est donc bien normal que la phytogéographie ait devancé la zoogéographie.

La cartographie zoologique exploite ainsi, pour l'essentiel jusqu'à l'époque moderne, le seul aspect faunistique du problème, dont l'expression cartographique normale est l'expression chorologique.

La documentation correspondante, d'ailleurs très riche et très diverse, consiste principalement en cartes, à toutes échelles, de répartition d'espèces et de groupes, à partir desquelles ont pu être établies des synthèses cartographiques successives (divisions chorologiques de l'espace géographique en ensembles hiérarchisés, homologues des divisions botaniques: empires, provinces, régions, etc.).

En complément de cette information fondamentale, des tendances modernes se font jour, notamment dans le cadre de la zoosociologie, dans celui des migrations saisonnières d'espèces, dans celui de l'écologie animale, comme dans la cartographie des biomes, concept susceptible de faciliter l'intégration des deux niveaux trophiques intéressés.

Des réflexions du même ordre peuvent s'appliquer aux consommateurs végétaux et notamment aux cryptogames parasites. Ici encore, seul le niveau chorologique a fait actuellement l'objet de réalisations cartographiques, assorties plus récemment d'exploitation écologique (Dupias), mais les véritables synthèses cartographiques restent à élaborer.

La cartographie des décomposeurs

Exception faite de plusieurs essais de cartographie indirecte — telle, par exemple, l'expression des différents types d'humus — cet aspect fondamental de l'activité d'un écosystème n'a pas encore donné lieu à une exploration cartographique.

Il semble, cependant, que rien ne s'y oppose, tant à grande échelle au niveau d'écosystèmes parfaitement connus ou supportant un dispositif expérimental important, qu'à plus petite échelle pour l'expression, par exemple, des variations de l'activité microbiologique selon les sols et les climats.

CARTOGRAPHIE DES PRODUCTIONS

C'est à dessein que nous évoquerons brièvement sous ce titre les réalisations cartographiques traduisant, au moins dans certains de leurs aspects, les résultats de la productivité des écosystèmes.

Il s'agit donc notamment et presque exclusivement: (a) de l'ensemble des cartes agronomiques et forestières exprimant les résultats concrets de la productivité primaire; (b) de quelques cartes de production animale, relatives surtout à des animaux d'élevage.

Dans la plupart de ces réalisations, c'est le souci d'expression économique qui commande la rédaction, conçue d'ailleurs, assez souvent, sous forme de cartogrammes plutôt que de cartes véritables.

Ici encore, certaines formules d'expression graphique (choix des couleurs, hiérarchie des symboles) méritent

d'être retenues, mais il reste nécessaire de constater que de telles cartes n'expriment que de façon indirecte la notion de productivité.

RECHERCHE DE SYNTHÈSES CARTOGRAPHIQUES

La richesse particulière de la cartographie analytique dans certains domaines a conduit à de nombreux essais de cartographie synthétique, et les résultats qu'ils ont permis d'acquérir fournissent une base intéressante.

Trois domaines ont été, à ce jour, plus spécialement exploités: la bioclimatologie, la géomorphologie, la phytogéographie.

SYNTHÈSES BIOCLIMATIQUES

Les réalisations sont ici de plusieurs types.

Synthèses indirectes théoriques

C'est le domaine le plus généralement exploité: il consiste à traiter l'expression géographique de synthèses préalables numériques (rapports, indices, coefficients) ou graphiques (climatogrammes, diagrammes ombrothermiques, etc.), supposées traduire des relations bioclimatiques efficaces, les preuves de cette efficacité étant généralement recherchées par les auteurs dans une correspondance aussi satisfaisante que possible entre les cartes ainsi obtenues et des cartes phytogéographiques, considérées comme le test réel à appliquer.

Malgré un certain risque de "raisonnement circulaire", ces méthodes ont donné des résultats intéressants, notamment selon les écoles de Troll et de Gaussen, celle-ci ayant plus particulièrement contribué à définir des règles d'expression cartographique logique par l'emploi d'un symbolisme chromatique et graphique cohérent.

Synthèses indirectes réelles

Il s'agit ici de la représentation cartographique des effets réels du climat sur la vie: l'expression la plus heureuse en est sans doute la cartographie phénologique.

Ici encore, l'interprétation de telles cartes doit être prudente, car les variables climatiques ne sont sans doute pas les seules en cause dans l'explication géographique des faits phénologiques. On doit, cependant, accorder une grande attention à ce type de cartes, car, du point de vue des écosystèmes, elles constituent l'une des meilleures approches actuelles de l'aspect énergétique des phénomènes à représenter.

En tout état de cause, devant l'évolution moderne de la recherche dans ce domaine, il semble qu'on doive faire à cette méthodologie une place de plus en plus importante.

Synthèses directes

Le problème est plus délicat, et les réalisations plus rares et plus nouvelles, mais c'est encore l'aspect énergétique qui en guide l'élaboration.

Nous voudrions évoquer ici quelques essais de cartographie de l'ensoleillement ou de son inverse, le "Beschattung" (terme qui ne paraît pas avoir d'équivalent en français et pourrait susciter le néologisme "enombrement"!).

A partir d'abaques exprimant les variations de trajectoire du soleil, selon les latitudes et les dates, il est possible de construire des graphiques ou "héliogrammes" exprimant en tout lieu — dans les conditions théoriques d'un terrain horizontal (héliogramme de base) ou les conditions réelles de ce lieu (héliogramme réel) — les variations quantitatives (durée, heures) et qualitatives (direction, incidence) de l'éclairement, de l'insolation et de l'ombre.

La synthèse cartographique en est assez délicate, mais d'intéressants résultats ont pu être obtenus (Bohm).

Une autre méthode d'approche, mise au point au Service de la carte de la végétation, CNRS, consiste à photographier selon un axe zénithal un modèle cartographique en relief, éclairé par un faisceau lumineux fixé sur un dispositif expérimental propre à reconstituer la trajectoire solaire. Il suffit de réaliser la superposition des images obtenues, de deux heures en deux heures, le long des trajectoires remarquables du soleil (par exemple, pour nos latitudes: solstices d'hiver et d'été et équinoxes) pour obtenir, moyennant une transcription graphique appropriée, une reconstitution synthétique objective des conditions réelles d'ensoleillement.

SYNTHÈSES GÉOMORPHOLOGIQUES ET ÉDAPHIQUES

Toujours sous l'aspect d'une meilleure approche de l'expression énergétique des écosystèmes, on peut retenir, en ce qui concerne le sol, plusieurs essais intéressants.

Cartographie géomorphologique générale

Plusieurs groupes de chercheurs, et plus spécialement les écoles françaises de géographie, sont parvenus à l'élaboration de chartes cohérentes, traduisant les divers types de forme de relief, et suggérant, par des synthèses graphiques heureuses, l'interprétation de leur genèse et leur signification, notamment écologique.

De telles cartes doivent retenir l'attention, car — bien mieux que la traditionnelle expression cartographique du modelé par des courbes de niveau ou des hachures plus ou moins assorties d'estompage, positif ou négatif (l'estompage traditionnel, qui suppose un éclairage venu du nord-ouest, étant un non-sens écologique) — elles peuvent fournir une base raisonnable à l'interprétation de l'efficacité écologique des principaux facteurs du milieu, notamment de la température et de l'eau.

Encore devra-t-on introduire quelque nuance dans cette interprétation, car la signification biogéographique de tel ou tel fait géomorphologique est profondément différente selon qu'il s'agit de milieux de faible relief ou de milieux de montagne: dans les premiers, la variation géomorphologique est déterminante au premier chef; dans les seconds, elle est toujours subordonnée à des déterminants d'ordre supérieur (altitude, exposition, climat).

Cartographie de la pente et de l'orientation

Bien que relevant du domaine précédent, ces deux variables méritent une mention particulière dans la mesure où, plus que toute autre, elles constituent précisément des supports d'énergie. Associées aux recherches évoquées ci-dessus à propos de l'ensoleillement, ces réalisations (où encore certaines écoles françaises de géographie ont pris une large part) devraient contribuer à la mise en évidence de facettes d'égale valeur énergétique, susceptibles de permettre de très grands progrès à la cartographie intégrale des écosystèmes.

Cartographie de l'eau

Complément indispensable à la connaissance énergétique, les conditions de distribution et de circulation du facteur biologique essentiel qu'est l'eau n'ont peut-être pas fait encore l'objet de réalisations synthétiques suffisamment élaborées.

Nous ne disposons, en effet, dans ce domaine, que de cartes, d'inspiration géologique ou hydrodynamique, exprimant l'extension, le volume et les variations saisonnières des nappes, en liaison avec les structures-magasins, et de quelques réalisations concernant l'évapotranspiration. Avec toutes les réserves dont on doit entourer la possibilité d'extrapolation géographique de ce concept, il y a sans doute là l'espoir d'une cartographie de bilans, qui, pratiquement, reste à faire, mais dont l'intérêt est indiscutable, notamment en ce qui concerne l'expression des déséquilibres et des zones de pollution.

SYNTHÈSES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

A proprement parler, beaucoup de réalisations disponibles de ce domaine, et évoquées à la page 585, sont déjà des synthèses souvent hautement élaborées. Aussi bien doit-on se borner ici à dégager les tendances récentes à une intégration plus profonde, que les diverses écoles de phytogéographie, profitant de l'avance acquise, s'emploient à exploiter, dans un effort convergent.

Des notions assez récentes, telles que les groupes écologiques, le degré d'artificialisation (ou pression humaine), les zones d'égale potentialité, ont très largement contribué à éclairer un débat trop longtemps polarisé sur ses extrêmes: la phytosociologie et la phytogéographie.

Il n'est pas ici la place d'entreprendre une analyse détaillée de cette évolution, mais il est indispensable de l'évoquer et réconfortant d'y voir une très sérieuse garantie du succès de l'intégration idéale recherchée.

VERS UNE CARTOGRAPHIE INTÉGRALE DES ÉCOSYSTÈMES

Sans sous-estimer les difficultés d'une telle entreprise et en restreignant volontairement l'exposé à l'évocation de grands axes prospectifs, il paraît utile de concentrer l'attention sur trois faisceaux de recherche, le premier d'ordre méthodologique, le second d'ordre mathématique, le troisième d'ordre global.

SYNTHÈSES CARTOGRAPHIQUES SUCCESSIVES

Proposée par Gaussen dès 1926, cette méthode a connu, au Service de la carte de la végétation, CNRS, quelques développements dont les résultats ont été très largement évoqués à l'occasion de la conférence internationale que l'Unesco a organisé en septembre 1964, à Toulouse, et dont les Actes ont paru sous le titre: *Exploration aérienne et études intégrées*. On trouvera dans cet ouvrage l'exposé détaillé d'une méthodologie dont il suffira ici de résumer l'essentiel.

Chaque facteur élémentaire (ou groupe de facteurs), ou facteur synthétique intermédiaire, fait l'objet d'une carte. La superposition de plusieurs cartes, sous réserve de l'emploi pour chacune d'elles d'un symbolisme et d'une logique chromatique homologues, fournit une image synthétique parfois confuse et peu esthétique, mais toujours propre à révéler si l'association des facteurs qu'elles représentent témoigne d'une signification géographique.

En d'autres termes, et à condition de disposer de moyens techniques d'impression permettant des essais multiples aux moindres frais, il est possible, par cette méthode, de déceler par l'image cartographique les combinaisons de facteurs qui expliquent un paysage — c'est-à-dire une juxtaposition significative d'écosystèmes — dans l'ordre hiérarchique qui lie précisément les facteurs déterminants.

Cette méthode de synthèse factorielle graphique permet ainsi: (a) de sélectionner et de classer les facteurs déterminants; (b) d'éliminer les facteurs inefficaces (chaque fois que la superposition des cartes analytiques correspondantes détruit la synthèse optique en cours d'élaboration); (c) de fournir une base de zonage intégré, car l'ensemble des superpositions conduit à une image intégrale suggérant une division du territoire en zones d'égale valeur par rapport aux variables considérées.

Telle est, semble-t-il, dans l'état actuel de ces recherches, l'une des méthodes les plus efficaces pour mettre en évidence des limites de zones acceptant un même modèle biogéographique, au sens mathématique du terme. Sans doute y a-t-il là une possibilité intéres-

sante de guider les recherches relevant de l'approche suivante de l'intégration.

EXPRESSIONS MATHÉMATIQUES
ET CARTOGRAPHIE AUTOMATIQUE

A partir de trois sources principales d'information, plus ou moins combinées entre elles, les relevés directs sur le terrain, les observations acquises par photo-interprétation, l'analyse systématique des cartes biogéographiques, il est possible d'acquérir, pour chaque point d'un territoire, une mesure de la valeur de chacune des variables (géographiques, écologiques, biologiques) susceptibles de participer à l'intégration.

Par des méthodes mathématiques appropriées d'analyse factorielle, et notamment le recours à des matrices de corrélations, on pourra établir des modèles susceptibles d'exprimer, au niveau local, puis au niveau régional (ou l'inverse), la probabilité des relations déterminantes du paysage (voir travaux de Godron, Poissonnet, Phipps *et al.*).

Il est bien évident que le zonage préalable, évoqué page 587, pourra largement faciliter, sous réserve de vérification, les opérations mécanographiques et notamment l'élaboration des programmes.

De tels modèles pourront donner lieu, d'autre part, à une exploitation systématique dans le cadre de la cartographie automatique, dont nous nous bornerons ici, pour l'instant, à évoquer les perspectives.

CARTOGRAPHIE GLOBALE

Dans un ultime effort de synthèse, il n'est pas sans intérêt d'évoquer la possibilité d'une cartographie intégrale, rassemblant sur le même document les résultats des intégrations partielles obtenues aux différents niveaux d'approche.

Cette prétention suppose qu'à chacun de ces niveaux un effort suffisant de décantation puisse s'opérer de manière à ne retenir, dans l'expression des résultats, que les enchaînements de variables les plus significatives du niveau considéré.

Cela suppose aussi qu'un même symbolisme graphique et chromatique inspire les diverses réalisations complémentaires, dont la superposition doit donner l'image intégrale souhaitée.

Sous cette double réserve, on peut concevoir un ensemble cartographique alliant l'essentiel des aspects géomorphologique, bioclimatique, édaphopédologique, phytogéographique et zoogéographique, énergétique, propres à une définition complète des écosystèmes. Moyennant un double effort, d'ordre scientifique pour le choix des critères à retenir, d'ordre technique pour leur expression graphique, il n'est pas illusoire d'espérer d'heureuses conclusions dans ce domaine.

Une concertation paraît indispensable pour formuler, à ce niveau, les règles d'une expression cartographique harmonieuse des écosystèmes mondiaux.

Summary

Reflections on the mapping of ecosystems (P. Rey)

The concept of the ecosystem suffers from a certain geographical weakness, since it cannot be reduced to scales. The chief difficulty, however, lies in the audacious claim to represent on a map a profusion of phenomena of various kinds that contribute in space and in time to the functioning of the ecosystem.

At present, botanical cartography seems to provide the best approach to such a description, inasmuch as it comprises most of the interrelations between life and the environment, and forms the concrete framework within which most of the partners or components of an ecosystem (at least, a terrestrial one) evolve.

It is not too early, however, to envisage an overall cartography that would bring out the energy relationships between the sun and various trophic levels.

ANALYTIC CARTOGRAPHY
OF ECOSYSTEMS

There is no limit to the number of elementary maps that can express the geographical significance of the features

and functions of the ecosystem. It is possible to outline the main trends only.

ENVIRONMENTAL CARTOGRAPHY

In this field, which encompasses the geographical and topographical framework and the climatic and edaphic factors of ecosystems, there are generally a good number of cartographic documents available.

The geographical framework is the *sine qua non* of all cartographic operations. The topography necessarily sets the scale for the expression of the themes adopted. Aerial photographs are generally found to be essential.

Climatic features. It is in this connexion that the greatest wealth of documentation is available since there is almost no limit to the information to be obtained.

Two basic groups of maps must be distinguished:

- (a) small and medium scale maps, making use of fairly abundant meteorological data, mostly intercalated according to various scaling methods;
- (b) large and very-large scale maps drawing upon the results of pin-point observations, generally in connexion with modern research programmes on ecosystems.

The climatic and edaphic approaches require a certain *cartographic logic* capable of expressing, through a meaningful symbolism, the ecological efficiency of the factors concerned. Several authors, Gaussen in particular, have sought to define the rules of a logical, chromatic form of expression which would make such maps remarkably easy to read and use (rational use of colour and drastic renovation of printing techniques).

The edaphic foundation. Here the situation is quite different, although questions of scale once again predominate.

The *geological* aspect is treated primarily on a small or medium scale, the *edaphic* and *morphological* aspects generally on a medium scale, the pedological aspect, initially on a large or very large scale, in conjunction with syntheses on a small and even very small scale. This last aspect is greatly influenced by the proper interpretation to be given to the evolution of pedological factors and their present or past ecological significance, and this constitutes a major stumbling-block to integral mapping.

BIOLOGICAL CARTOGRAPHY

A review of the cartography of the various trophic levels of ecosystems is practicable.

Cartography of producers. The relative stability that characterizes the vegetation cover has obviously encouraged the production of a large number of geobotanical maps. Botanical geography comprehensively covers the *floristic* aspect of the distribution of plant species, the *sociological* aspect of their modes of grouping, the *physiognomic* aspect of the plant landscapes that they form, the *dynamic* aspect of the development of these groupings in time, the *ecological* aspect of equivalences which relate them to the environment, the *economic* aspect of their interrelationships with man, in particular at the agricultural and forestry levels.

All geobotanical maps, whether they be phytosociological or phytogeographical, are intended to express, in varying degrees and according to different hierarchies, all these factors. They are in any case the cornerstone of a cartographic representation of ecosystems.

Cartography of consumers. Their mobility and the complexity of their interrelations make animal populations difficult to map. Thus, till modern times, zoological cartography has in the main covered only the *faunistic* aspect of the matter, expressed normally in *chorological* terms. To supplement this basic information, modern trends are emerging, particularly in the fields of zoosociology, of seasonal migrations of species, of animal ecology as also in that of the cartography of *biomes*, a concept that is likely to facilitate integration of the two trophic levels concerned. Similar considerations may be applied to plant consumers and particularly to parasitic cryptogams.

Cartography of decomposers: Except for several attempts at indirect cartography—such as the mapping

of the different kinds of humus—this basic aspect of the functioning of the ecosystem has yet to be mapped. There appear, however, to be no obstacles in the way.

CARTOGRAPHY OF PRODUCTIONS

This concerns almost wholly:

- (a) all agricultural and silvicultural maps expressing the concrete results of primary productivity;
- (b) a few animal breeding maps, relating above all to livestock.

In most of these maps, the concern has been predominantly to express the *economic* features involved, with the result that such maps translate only indirectly the concept of productivity.

PURSUIT OF CARTOGRAPHIC SYNTHESSES

BIOCLIMATIC SYNTHESSES

Theoretical indirect syntheses. These consist in mapping a set of data which translate effective bioclimatic relations between such maps and phytogeographical maps, considered as the real factor to be elucidated. Despite a certain risk of reasoning in a circle, the Gaussen school has made a special contribution towards defining the rules of logical cartographic expression by using a coherent graphic and chromatic symbolism.

Real indirect syntheses. These involve mapping the *real* effects of climate upon life; the most successful is undoubtedly *phenological* cartography. Allowing for the need for a degree of caution in interpreting them, phenological maps are one of the best present-day approaches to the *energy* aspect of the phenomena to be represented.

Direct syntheses: Here the problem is more recent and more knotty, and concerns essentially the energy factor. Bohm has made some tentative maps of insolation and its converse, shadowing (“Beschattung”).

It is possible to construct, on the basis of charts showing the variations in the sun’s trajectory, according to latitudes and times of the year, graphs or “heliograms” that express universally—in the theoretical conditions of a horizontal area (standard heliogram) or in the actual conditions prevailing there (real heliogram)—the quantitative fluctuations (duration, hours) and qualitative variations (direction, incidence) of illumination, insolation and shadow.

Another method of approach, devised at the *Service de la Carte de la Végétation de la France* (CNRS), consists in photographing along a zenithal axis a cartographic surface relief, illuminated by a pencil of rays focused on an experimental device capable of reproducing the sun’s trajectory. By superimposing the images obtained, every two hours, along the sun’s visible trajectories (for example, for our latitudes, winter and summer solstices and equinoxes), and by transcribing these onto an

appropriate graph, an objective synthetic reproduction of the real conditions of insolation is obtained.

GEOMORPHOLOGICAL AND EDAPHIC SYNTHESSES

General geomorphological cartography. Well prepared geomorphological maps can provide a reasonable basis for interpreting the ecological *efficiency* of the main features of the environment, in particular temperature and water distribution.

Slope and orientation cartography. These two variables are *energy supports*. In conjunction with insolation they should help to bring to light *areas of equal energy value* whereby the comprehensive mapping of ecosystems could be greatly advanced.

Cartography of water distribution. The conditions of distribution and flow of that vital biological factor—water—have not yet perhaps been explored by sufficiently circumstantial synthetic maps. It is to be hoped that the mapping of *water balances*—still in its early days—will be successfully completed; the value of such cartography is undeniable, particularly for showing imbalances and pollution zones.

PHYTOGEOGRAPHIC SYNTHESSES

Fairly recent concepts, for example, ecological groups the *degree of artificialization* (or human impact), zones of *equal potentiality*, hold out fair promise that the ideal integration sought after can be achieved.

TOWARDS AN INTEGRAL CARTOGRAPHY OF ECOSYSTEMS

Without underestimating the difficulties of such an undertaking, it seems useful to focus attention on three spheres of investigation, the first methodological, the second mathematical and the third comprehensive.

SUCCESSIVE CARTOGRAPHIC SYNTHESSES

The gist of this method, propounded as early as 1926 by Gaussen, is as follows: each factor is mapped singly; by superimposing several maps, using for each a uniform chromatic logic and symbolism, a synthetic image is obtained that will reveal whether the association of the factors represented has a *geographical significance*.

In other words, it is possible to distinguish, by means of cartographical images, the combinations of factors

that “explain” a landscape—that is, a significant juxtaposition of ecosystems—in the hierarchy linking those very determining factors.

This method of *factor synthesis* by graphs thus makes it possible:

- (a) to isolate and classify the determining factors;
- (b) to eliminate irrelevant factors;
- (c) to provide a basis for *integrated zoning* (division of the territory into *zones of equal value* in relation to the variables involved), furnishing a *biogeographical model* (in the mathematical sense of the term).

MATHEMATICAL EXPRESSIONS AND AUTOMATIC CARTOGRAPHY

From three main sources of information, taken more or less in conjunction, (direct on the site surveys, data gained from photo-interpretation, systematic analysis of biogeographical maps) it is possible to obtain for each point of a territory a measurement of the value of each of the variables (geographical, ecological, biological) that may be included in the synthesis. By appropriate mathematical methods of factorial analysis, especially by the use of correlation matrices, models could be made capable of expressing at the local and subsequently at the regional level (or the reverse), the probability of the determining relationships of the area. (cf. the work of Godron, Poissonnet, Phipps and others). The zoning referred to above could considerably facilitate automatic calculation operations, especially the drawing up of programmes. Such models could also be used systematically in the field of automatic cartography.

COMPREHENSIVE CARTOGRAPHY

By essaying a final synthesis, in which only the most significant concatenations of variables are retained and the graphic and chromatic symbols brought into uniformity, a comprehensive cartography could conceivably be elaborated that assembled in a single document the results of the partial integrations obtained at the various levels of approach. Such a mapping system would ally the main geomorphological, bioclimatic, edaphopedological, phyto and zoogeographical as well as energy features required to give a complete definition of ecosystems. A happy outcome may properly be hoped for in this area, given a twofold effort—scientific in the selection of the needed criteria, technical in the matter of translating them into graphic terms.

Concerted action appears to be essential in order to formulate at this level the rules of a balanced mapping of the world's ecosystems.

Bibliographie / Bibliography

- BOHM, H. 1966. Die geländeklimatische Bedeutung des Bergschattens und der Exposition für das Gefüge der Natur- und Kulturlandschaft. *Erdkunde*, vol. 20, n° 2, p. 81-93.
- CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE. SERVICE DE LA CARTE DE LA VÉGÉTATION. 1969. *Les bases biogéographiques de l'aménagement de la haute vallée de l'Adour*. Toulouse, Centre national de la recherche scientifique. 140 p., atlas. (Mémoire n° 1.)
- DUPIAS, G. 1967. Observations sur la biogéographie des urédinées et ses apports à la systématique. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, t. 103, fasc. 3-4, p. 632-662.
- GAUSSEN, H. 1954. *Expression des milieux par des formules écologiques. Leur représentation cartographique. Colloque sur les régions écologiques du globe, Paris, 1954.*
- . 1958. L'emploi des couleurs en cartographie. *Bull. Serv. Carte phytogéogr.*, série A, *Carte de la végétation*, t. 3, fasc.1, p. 5-50.
- . 1963. Les cartes bioclimatiques et de la végétation. Principes directeurs et emploi de la couleur. *Sci. du sol.*, n° 1, p. 117-129.
- PHIPPS, M. 1963. Sur un test statistique applicable à la cartographie quantitative. *C. R. Acad. Sci., Paris*, vol. 256, p. 580-583.
- . 1968. Recherche de la structure d'un paysage local par les méthodes d'analyse multivariable. *C. R. Acad. Sci., Paris*, vol. 266, p. 224-227.
- . 1969. Recherches sur la distribution géographique de l'utilisation du sol: structure locale, modèle biogéographique, structure régionale. Thèse, Faculté des sciences de Toulouse.
- REY, P. 1954. *Recensement cartographique des milieux et analyse écologique des cartes de la végétation. Colloque sur les régions écologiques du globe, Paris, 1954*, p. 169-180.
- . 1964. Prospective d'un aménagement des ressources naturelles. *Aportación de las investigaciones ecológicas y agrícolas a la lucha del mundo contra el hambre*. Madrid, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC). (En français.)
- . 1966. Analyse et synthèse chromatiques en cartographie biogéographique. *Bull. Com. franc. Cartogr.*, n° 30, p. 142-146.
- . 1968. Photographie aérienne et végétation. *Exploration aérienne et études intégrées. Actes de la Conférence de Toulouse*, p. 187-207. Paris, Unesco. (Recherches sur les ressources naturelles, VI.)
- TROLL, C. 1968. Die Internationale Weltkarte 1:1 Million als Grundlage einer systematischen geographischen Aufnahme der Erde. *Die Erde*, n° 1, p. 5-13.
- UNESCO. 1968. *Exploration aérienne et études intégrées. Actes de la Conférence de Toulouse*. Paris, Unesco. 375 p. (Recherches sur les ressources naturelles, VI.)

Discussion on cartography and data extension

Discussion sur la cartographie et l'extension des résultats

Bien qu'initialement, la cartographie ait été exclue du PBI, la discussion qui suit les exposés d'Ozenda et de Godron et le texte de Rey montrent à quel point les participants au colloque en mesurent l'importance.

BOUCHÉ demande que soit précisée l'utilisation des données ayant servi à l'élaboration des cartes; il est nécessaire de connaître les coordonnées des sites étudiés, l'information recueillie en ces sites et leur technique d'acquisition.

LAHDEOJA. Do the current researches within the IBP give us enough data for construction of a world map of productivity. If not, what should be done?

RODIN. From my point of view, the main problems are:

1. Phytocenological mapping on a big scale (1:1,000,000 to 1:500,000).
2. About the legend for productivity maps. What is necessary for mapping?
Phytomass?
Animal increment?
Litter fall?
Timber production?
Fruit production?
Elements (P, N, K...) cycling?
Water balance?, etc....

DUVIGNEAUD. Il convient de se référer à la remarquable synthèse présentée par Rey.

Des cartes de végétation à grande échelle (jusqu'à 1/20 000) basées sur des territoires écologiques au sens de Gaussen et de Galoux, sur des groupes écosociologiques de plantes au sens de Duvigneaud et Schönhar, et sur les concepts associés d'association stationnelle et d'association régionale utilisés par Gradmann-Schlenker (Schlenker n'a pas pu participer au présent

colloque) constituent une approche intéressante d'une cartographie de la productivité forestière. Il y a déjà un demi-siècle, Cajander a exprimé la productivité des forêts de Finlande en fonction de "types forestiers" basés sur la composition floristique de la strate du sol.

ELLENBERG. Je suis d'accord avec Duvigneaud. Il est nécessaire cependant de distinguer clairement entre de simples cartes de végétation et des cartes de productivité.

OZENDA. C'est une précaution fondamentale que d'indiquer clairement, sur une éventuelle carte de productivité, la méthode qui a servi à l'établir (représentation de facteurs écologiques directement mesurés, ou bien transcription d'une carte de végétation préexistante)—selon le souci exprimé par divers collègues. Je voudrais indiquer à ce sujet qu'un colloque sur la cartographie des groupements végétaux, tenu à Toulouse en 1960, a formulé un ensemble de recommandations concernant la présentation de la légende des cartes.

D'autre part, en ce qui concerne les deux premières remarques qui ont suivi mon exposé (à savoir qu'il existait déjà en Belgique et en Allemagne des cartes pouvant donner la productivité forestière), je voudrais ajouter: (a) que j'ai bien précisé que je me plaçais dans le cadre de la représentation cartographique à moyenne échelle (de l'ordre du 1/50 000) et que je ne traitais pas la question des grandes échelles (1/1 000, 1/5 000) qui posent des problèmes techniques un peu différents; (b) qu'il existe — je suis bien d'accord là-dessus — des documents pouvant permettre de passer rapidement à la cartographie de la productivité, mais que précisément ce passage n'est pas fait et que je le crois possible dès maintenant.

ELLENBERG takes the opportunity to announce the existence of a *world classification of vegetation* prepared by Unesco.

IX Integrated projects IX Projets intégrés

Répartition de la matière organique, productivité et cycles des éléments minéraux dans des écosystèmes de climat méditerranéen

P. Lossaint et M. Rapp,
Centre d'études phytosociologiques et écologiques du CNRS,
Section d'écopédologie¹, Montpellier (France)

SOMMAIRE

- Introduction
- Programme général des recherches entreprises
- Description sommaire des stations et du climat régional
- La forêt de *Quercus ilex*
 - Estimation de la biomasse et de la minéralomasse d'un peuplement
 - Retombées de litières
 - Stock de litière immobilisée à la surface du sol
 - Réserve organo-minérale du sol
 - Apports au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie
 - Répartition de la matière organique dans l'écosystème chêne vert du Rouquet
 - Cycle biogéochimique des éléments biogènes
 - Conclusions
- La garrigue à *Quercus coccifera*
 - Biomasse aérienne
 - Retombées de litières
 - Réserve organo-minérale du sol
 - Apports d'origine extérieure
 - Cycle biogéochimique
 - Conclusions
- Summary
- Discussion
- Bibliographie/Bibliography

INTRODUCTION

Quand on compulse la littérature sur la productivité des écosystèmes forestiers et, de façon plus générale, sur leur fonctionnement, on est frappé par l'absence totale de données sur les groupements ligneux des régions à climat du type méditerranéen.

Ainsi, il ressort de l'inventaire des travaux sur la dynamique de la matière organique et des éléments minéraux de Rodin et Bazilevich (1967) qu'il n'existait à cette date aucun travail sur les groupements végétaux du bassin méditerranéen.

Pourtant ces derniers présentent une certaine unité et constituent un secteur de transition entre le domaine franchement tempéré et le domaine tropical. Ainsi, l'essence principale, *Quercus ilex* L. (fig. 3), est représentée sur l'ensemble du pourtour méditerranéen; il en est de même de son espèce de remplacement, *Quercus coccifera* L. (fig. 7), qui est l'élément largement dominant de la garrigue, et de *Pinus halepensis* Mill. qu'on rencontre très fréquemment à l'état de peuplements naturels ou de plantations.

De plus, il existe, en dehors du bassin méditerranéen proprement dit, d'autres régions du globe dominées par ce même type de climat et possédant une végétation morphologiquement et physiologiquement semblable: la Californie, l'Australie du Sud et du Sud-Ouest, l'Afrique du Sud et le Chili central. Dans ces différentes régions, ces formations arbustives xérophytiques à feuillage persistant sont appelées respectivement: *chaparral*, *mallee* et *fynbosch*.

Le terme général de *matorral* a été proposé par Sauvage (1961) pour désigner l'ensemble de ces formations ligneuses basses, parfois arborées, primaires ou secondaires.

1. Ces recherches entrent dans le cadre des travaux de la Recherche coopérative sur programme n° 40 du CNRS et du programme français du PBI.

Dans l'étage méditerranéen subhumide du midi de la France, tel qu'il a été défini par Emberger (1955), les trois types de formation cités sont bien représentés. C'est dans ces groupements qu'ont été effectuées les observations dont il est fait part ici (fig. 1).

Nous incluons volontairement la formation arbustive à *Quercus coccifera* parce qu'elle constitue l'espèce principale de remplacement du *Quercus ilex*, qui est (avec *Quercus lanuginosa* Lamk.) l'essence climax. Son étude permet une comparaison intéressante de l'évolution de la productivité à la suite de la dégradation.

Nous rappellerons brièvement dans ce qui va suivre l'ensemble du programme de recherches mis en route sur les écosystèmes méditerranéens, ainsi que les caractéristiques essentielles des stations d'études, avant d'exposer les premiers résultats obtenus dans les écosystèmes dominés par les trois espèces ligneuses évoquées.

Ces premières conclusions, portant sur la dynamique des substances, concernent quatre années complètes d'observations, de juin 1965 à mai 1969. Elles font l'objet d'un mémoire plus détaillé publié par les soins du Centre national de la recherche scientifique (Rapp, 1970).

PROGRAMME GÉNÉRAL DES RECHERCHES ENTREPRISES

Ce programme a déjà été exposé (P. Lossaint, 1967; P. Lossaint et M. Rapp, 1967).

Il s'agit d'un projet de recherches intégrées visant à étudier tous les aspects des rapports qui existent entre la couverture végétale et le sol: la dynamique thermique et hydrique, les transformations qui s'effectuent dans le sol sous l'influence de la microflore et de la microfaune, la répartition quantitative et la dynamique de la matière organique, les cycles des éléments minéraux.

Les études sont faites sur une séquence (fig. 1) comprenant la forêt de chêne vert (*Q. ilex*) climax et ses deux faciès de dégradation principaux, la garrigue arbustive à *Q. coccifera* et la pelouse rase à *Brachypodium ramosum*, ainsi que sur les peuplements à *Pinus halepensis* et la forêt de *Quercus lanuginosa* Lamk. qui fait suite à *Quercus ilex* vers les régions septentrionales plus humides. Sept stations expérimentales fonctionnent actuellement.

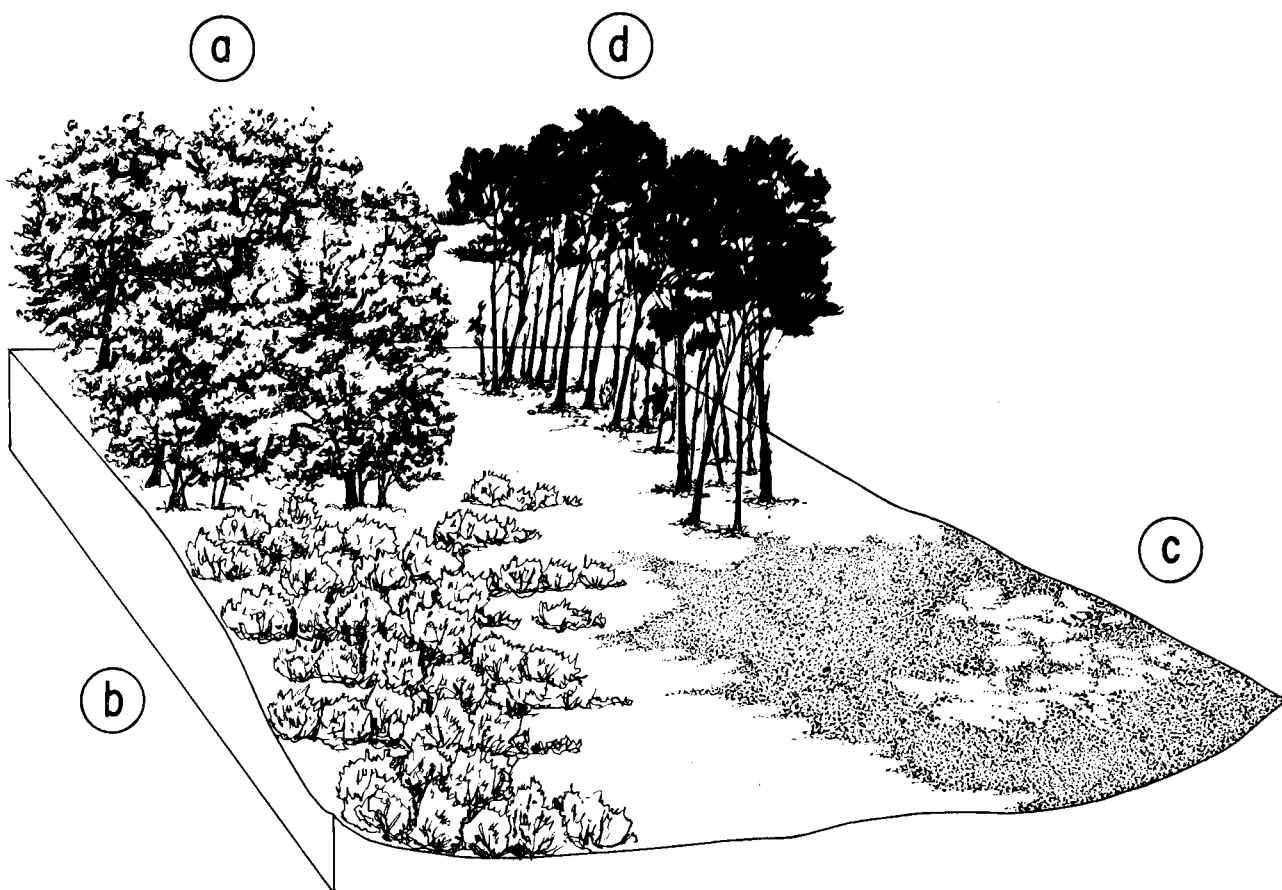


FIG. 1. Représentation schématique des principaux types de formation végétale du Midi méditerranéen français: (a) forêt de *Quercus ilex*; (b) garrigue à *Quercus coccifera*; (c) pelouse à *Brachypodium ramosum*; (d) bois de *Pinus halepensis*.

Nous ne traiterons ici que de la matière organique et des éléments minéraux en essayant de faire une synthèse des résultats obtenus à ce jour en ce qui concerne les écosystèmes à *Quercus ilex* et *Quercus coccifera*.

DESCRIPTION SOMMAIRE DES STATIONS ET DU CLIMAT RÉGIONAL

Les stations de *Quercus ilex* ont déjà été décrites par P. Lossaint (1967), celles de *Quercus coccifera* et celle de *Pinus halepensis* par M. Rapp (1969 et 1967a).

Rappelons qu'elles sont implantées aux environs de Montpellier, dans le midi de la France, à une quinzaine de kilomètres de la côte méditerranéenne (fig. 2).

On trouvera résumées au tableau 1 les principales

caractéristiques géographiques, édaphiques, phyto-écologiques et dendrométriques des peuplements.

Le climat de la région est de type méditerranéen sub-humide (*sensu* Emberger, 1955). Température moyenne annuelle, 14,4°C; moyenne des minimums du mois le plus froid (février), +1,08; moyenne des maximums du mois le plus chaud (juillet), +31,44; nombre de jours de gelée par an (sur 28 ans), 40; précipitations moyennes annuelles, 770 mm. Formule pluviothermique d'Emberger: 80. Le déficit hydrique calculé d'après Turc s'étend d'avril à septembre.

LA FORÊT DE *QUERCUS ILEX* (fig. 3)

L'étude a porté sur les étapes suivantes des cycles biogéochimiques: la biomasse et la minéralomasse, la productivité, le retour au sol de matière organique et d'élé-

TABLEAU 1. Caractères des stations.

	<i>Quercus ilex</i>		<i>Quercus coccifera</i>		<i>Pinus halepensis</i>
	Rouquet	Madelaine	Puech du Juge	Grabels	Grabels
Localisation géographique	1,61 G Long., 48,56 G Lat. N	1,61 G Long., 48,56 G Lat. N	1,61 G Long., 48,56 G Lat. N	1,61 G Long., 48,56 G Lat. N	1,61 G Long., 48,56 G Lat. N
Altitude	185 mètres	10 mètres	130 mètres	100 mètres	100 mètres
Pente	2%	2%	10%	20%	20%
Exposition			Ouest	Est	Est
Sol	Sol rouge méditerranéen brunifié; pH (H ₂ O) 7,5-7,8. Texture limono-argileuse en surface, plus argileuse en profondeur. Complexe saturé; pas de calcaire actif; C/N 14-15	Rendzine forestière sur colluvion frais, bien aéré, biologiquement très actif; pH (H ₂ O) 7,6-8. Limono-argileux. Complexe saturé; 15-20% de CaCO ₃ ; 4-9% CaCO ₃ actif; C/N 10,6	Sol brun calcaire sur roche mère calcaire; pH 7,8-7,9. Texture limono-argileuse, plus argileuse en profondeur. Complexe saturé; calcaire actif, 2 à 4%; C/N 10,8	Sol brun calcaire sur grèze d'origine périglaciaire; pH 8. Texture argilo-limoneuse en surface, plus limoneuse en profondeur. Complexe saturé; 1,5 à 2,5% de calcaire actif; C/N, 11,5 en surface	Sol brun calcaire sur grèze d'origine périglaciaire; pH 8. Texture argilo-limoneuse en surface, plus limoneuse en profondeur. Complexe saturé; 1,5 à 2,5% de calcaire actif; C/N, 11,5 en surface
Roche mère	Calcaire	Calcaire	Calcaire	Calcaire	Calcaire
Végétation	<i>Quercetum ilicis galloprovinciale</i> , variante sèche, futaie sur souche. 75% de recouvrement. Sous-bois herbacé peu dense	<i>Quercetum ilicis galloprovinciale</i> , variante fraîche, futaie. 60% de recouvrement. Sous-bois dense à <i>Hedera helix</i>	<i>Quercetum cocciferae</i> s/ass. du <i>Coccifetum brachypodiotesum</i> . Rejets de souches	<i>Quercetum cocciferae</i> s/ass. du <i>Coccifetum brachypodiotesum</i> . Rejet de souches	Espèces de la pelouse et du <i>Quercion ilicis</i>
Caractères dendrométriques	1 440 pieds/ha. Surface terrière totale, 38,80 m ² /ha. Hauteur moyenne, 11 mètres	527 pieds/ha. Surface terrière totale, 34,11 m ² /ha. Hauteur, 15 mètres	Garrigue dense de chêne kermès; recouvrement, 75%. Hauteur, 0,80 à 1 mètre	Garrigue dense de chêne kermès; recouvrement, 85%. Hauteur, 1 à 1,25 mètre	660 pieds/ha. Surface terrière, 24,6 m ² /ha
Age des peuplements	Environ 150 ans	N.d.	17 ans	> 30 ans	70 ans

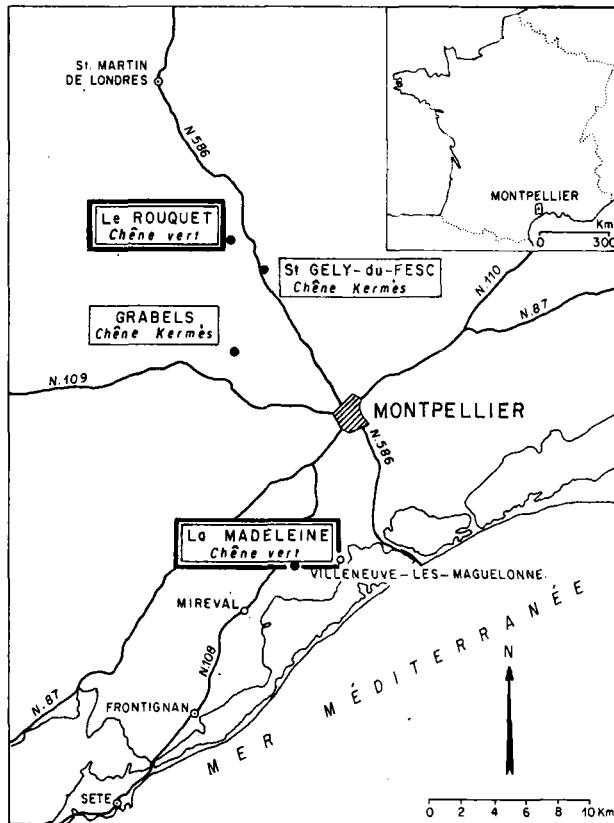


FIG. 2. Plan de situation des stations expérimentales.

ments biogènes par la litière, leur stockage temporaire dans la couche holorganique et leur libération progressive pendant la décomposition, le stock organo-minéral du sol et enfin les apports par les précipitations et le pluviollessivage.

ESTIMATION DE LA BIOMASSE
ET DE LA MINÉRALOMASSE D'UN PEUPEMENT
(LE ROUQUET)

Méthode

Ne disposant que d'un nombre très réduit d'arbres à abattre, nous n'avions le choix qu'entre deux méthodes d'estimation de la biomasse du peuplement et de sélection d'individus représentatifs: (a) sélectionner un seul arbre possédant les caractéristiques dendrométriques moyennes du peuplement (méthode utilisée par Miller, 1963); (b) choisir un représentant de chaque catégorie dendrométrique ou type morphologique d'arbre. C'est cette deuxième méthode que nous avons utilisée, en nous basant sur la morphologie des individus.

En effet, l'ensemble du peuplement, qui est assez dense, comporte, dans toutes les classes de diamètre, trois types d'individu: des arbres vigoureux, à couronne

bien développée, sans branches gourmandes le long du tronc; des arbres sénescents, à couronne atrophiée, au tronc peuplé de nombreuses branches gourmandes; des arbres presque dépéris, où pratiquement seules ces dernières branches sont encore actives.

Deux individus répondant aux deux premières catégories et ayant une circonférence et une hauteur correspondant aux valeurs moyennes du peuplement ont été sélectionnés à proximité de l'aire d'observation.

A partir de ces deux individus, on procède ensuite en deux étapes, selon un schéma utilisé par Whittaker (1965) et Attiwil (1966): détermination de la biomasse des branches par rapport à leur circonférence; mise en relation de ces biomasses de branches avec le diamètre du tronc à 1,30 mètre sur les sujets restés sur pied.

Mesures effectuées sur les arbres abattus. Dans les détails, la procédure a été la suivante: mensuration et numération du tronc et des branches; coupe progressive des branches; détermination des diamètres et du poids frais, effeuillage; séchage à 75°, détermination du poids sec des pousses d'un an et de deux ans, des feuilles, du bois; débitage du tronc, détermination du volume et de la densité moyenne du bois fort, qui est de 0,80-0,85; à partir des données recueillies on a établi la corrélation entre les diamètres des branches et leur biomasse totale ainsi que fractionnelle (bois, pousses, feuilles).

L'équation des droites de régression est du type:
 $\log y = a + b \log x$.

x = circonférence de chaque branche; y = biomasse; a = constante; b = coefficient de régression.

On arrive ainsi aux résultats suivants pour un arbre: feuilles, 5,55 kg; pousses, 1,94 kg; rameaux, 22,53 kg; branches¹, 17,59 kg; tronc, 145,31 kg; surface foliaire de l'arbre, 40 m².

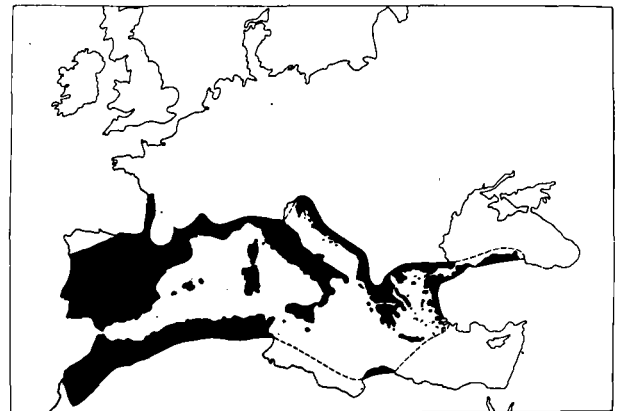


FIG. 3. Aire de répartition de *Quercus ilex*. (D'après Rikli, 1943.)

1. Les branches sont des ramifications partant du tronc et ne portant pas directement des feuilles.

Généralisation au peuplement entier. Il s'agissait de mettre en corrélation les résultats obtenus sur les deux arbres abattus avec un paramètre plus simple, telle la circonférence à 1,30 mètre ou la surface terrière.

On a procédé aux opérations suivantes:

Choix d'un arbre se situant au milieu de chacune des 15 parcelles de 100 m² formant l'aire expérimentale; sur ces 15 arbres on mesure toutes les circonférences des branches à leur insertion ainsi que celle du tronc à 1,30 mètre.

Calcul de leur poids et du poids des éléments les constituant à partir des corrélations obtenues sur les deux arbres témoins.

Mise en corrélation des biomasses ainsi établies avec la circonférence du tronc à 1,30 mètre. Ces nouvelles corrélations permettent de calculer directement la biomasse globale ou fractionnée du peuplement à partir de la surface terrière des individus qui le constituent.

Résultats

Biomasse aérienne du peuplement (fig. 4). Calculée sur les 216 arbres de la zone d'observation, et extrapolée à l'hectare, elle s'établit à 269 tonnes de matière végétale

(matière organique et minérale), dont 262 tonnes sont constituées de matériel pérenne, 7 de feuilles.

De façon plus détaillée, on peut la décomposer en: bois fort (diamètre supérieur à 7 cm), 235 t/ha; bois des branches et des rameaux, 27 t/ha (25 t/ha de branches au sens strict, 2 t/ha de pousses de 1 et 2 ans); feuilles, 7 t/ha (4,5 t/ha de feuilles de 1^{re} année, 2,5 t/ha de feuilles de 2^e année).

La minéralomasse du peuplement étant de l'ordre de 5600 kg/ha, dont 4500 kg/ha contenus dans le bois fort, les résultats concernant réellement la matière organique changent peu, sauf pour cette dernière fraction, qui ne renfermerait en réalité que 230 t/ha de matière organique.

L'indice foliaire pour le groupement est de 4 à 5.

La biomasse racinaire est impossible à déterminer dans le sol extrêmement rocheux, caillouteux et, de ce fait, hétérogène de la station. En se basant sur quelques données qu'on trouve dans la littérature (Rodin et Bazilevich, 1967; Miller, 1963; Ovington et Madgwick, 1959; Rennie, 1955; Duvigneaud, 1967), on peut l'évaluer aux alentours de 40 à 50 t/ha, avec une marge d'imprécision assez importante.

Minéralomasse du peuplement (fig. 4). Elle s'élève à 5 698 kg/ha d'éléments dosés (Na, K, Ca, Mg, P, N, Fe,

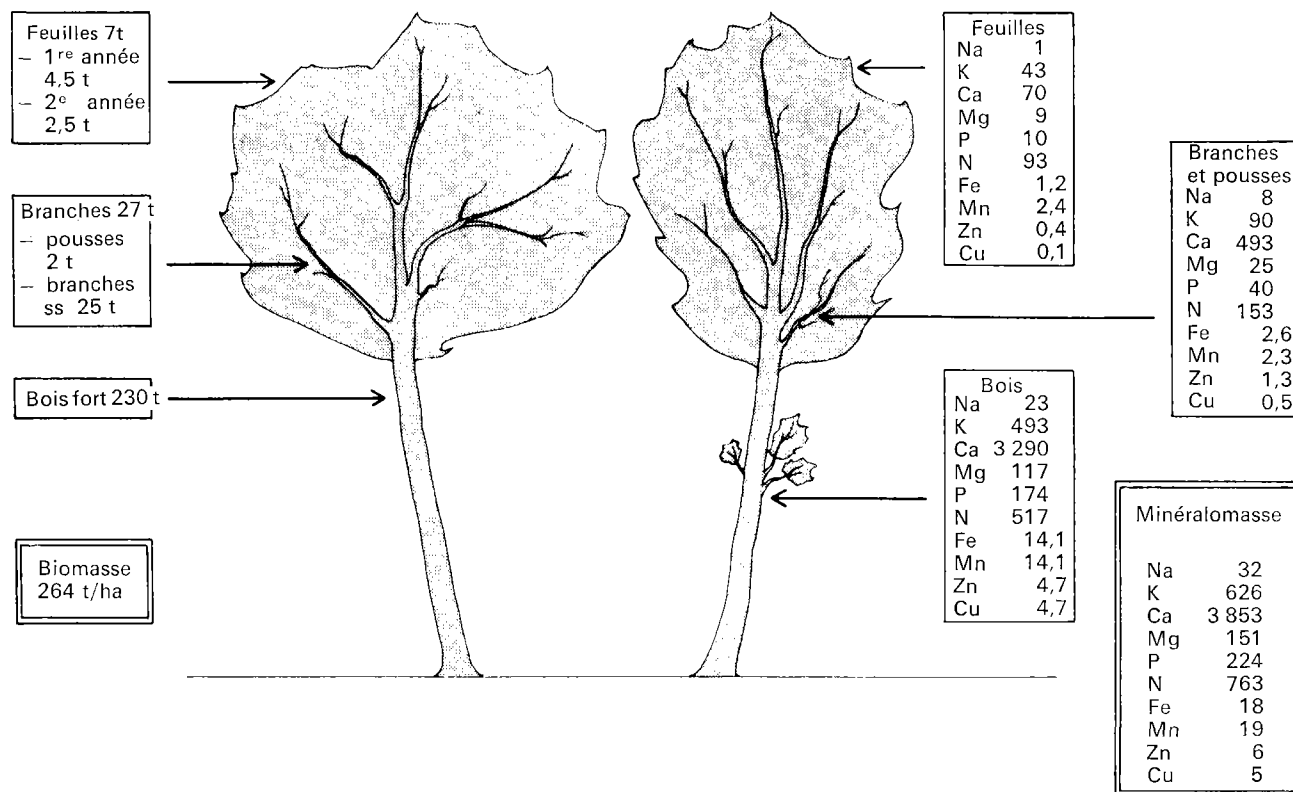


FIG. 4. Biomasse et minéralomasse aérienne du peuplement à *Quercus ilex* du Rouquet. Résultats exprimés en tonnes (biomasse) ou en kilogrammes (minéralomasse) par hectare.

TABLEAU 2. Minéralomasse de la station du Rouquet (kg/ha).

	Feuilles	Pousses	Branches	Bois tronc	Total
Na	1,0	0,2	7,5	23,5	32
K	43	10	80	493	626
Ca	70	36	457	3 290	3 853
Mg	9	3	22	117	151
P	10	2	38	174	224
N	93	18	135	517	763
Fe	1,2	0,4	2,2	14,1	18
Mn	2,4	0,3	2,0	14,1	19
Zn	0,4	0,1	1,2	4,7	6
Cu	0,1	Tr.	0,5	4,7	5
TOTAL	231	70	745	4 652	5 698

Mn, Zn, Cu), se décomposant en 5 467 kg/ha contenus dans les parties pérennes et 231 kg/ha dans les feuilles (tableau 2).

Le calcium, qui constitue 68% de cette minéralomasse, vient largement en tête, suivi de l'azote (13%), du potassium (11%), du phosphore (4%) et du magnésium (3%). Les autres éléments dosés représentent moins de 1,5% du total.

Le bois fort en contient 82%, les branches 13%, les pousses et les feuilles respectivement 1 et 4%.

D'après notre évaluation du poids des racines et de leur composition chimique, elles contiendraient 1600 kg/ha d'éléments biogènes répartis selon la même hiérarchie que dans la minéralomasse épigée:

Ca > N > K > P > Mg > Fe > Na > Mn > Zn > Cu

Mais ces valeurs ne représentent, pour les raisons déjà signalées, qu'une simple estimation.

Productivité de la station

Nous donnons ces résultats sous toutes réserves. En effet, on ne dispose à l'heure actuelle d'aucune donnée précise sur le rythme de croissance annuelle du chêne vert. Les cernes sont extrêmement serrés et il existe une incertitude quant à la relation entre leur nombre et l'âge des arbres.

Ce dernier a été évalué par plusieurs observateurs à environ 150 ans.

La production annuelle moyenne serait alors de $260/150 = 1,7$ t/ha de matériel fortement lignifié (troncs, branches), auquel il faut ajouter 0,9 t/ha de pousses et 3,9 t/ha de litière annuelle, soit une productivité primaire nette moyenne de 6,5 t/ha et un accroissement annuel moyen de 2,6 t/ha.

D'une manière plus analytique, on peut déterminer la production des dix dernières années par comptage des cernes du tronc, et par calcul de l'augmentation de volume du tronc et des branches (Duvigneaud, 1967). On obtient de cette façon un accroissement annuel moyen en

volume de 1,05% pour le peuplement, ce qui correspond à un accroissement en poids de 0,86%. L'accroissement annuel serait donc de $\frac{260 \times 0,86}{100} = 2,2$ t/ha,

plus 0,9 t/ha de pousses de première année.

La production primaire nette serait donc selon cette deuxième méthode de $2,2 + 0,9 + 3,9 = 7$ t/ha/an, soit une différence de 0,5 t/ha en plus par rapport à la première estimation.

Cette production s'accompagne d'une immobilisation annuelle de 69,9 kg/ha d'éléments majeurs et de 0,8 kg/ha d'oligo-éléments. Si l'on prend chaque élément séparément, on assiste à une fixation annuelle de: 42,7 kg/ha de calcium; 13,2 d'azote; 8,9 de potassium; 2,6 de phosphore; 2,2 de magnésium; 0,3 de fer, de manganèse ou de sodium; 0,1 de zinc ou de cuivre.

Ces valeurs ont été obtenues par la première méthode de détermination de l'accroissement annuel. Elles correspondent à une fixation annuelle moyenne pendant toute la durée de vie du peuplement.

On peut donc conclure provisoirement que l'écosystème chêne vert du Rouquet a une production primaire nette de 6,5 à 7,0 t/ha/an et un accroissement annuel de 2,6 à 3,1 t/ha, ce dernier s'accompagnant d'une fixation de 70,7 kg/ha d'éléments biogènes dosés.

RETOMBÉES DE LITIÈRES

Les observations ont été effectuées pendant quatre années consécutives (1965-1969) simultanément sur deux peuplements des environs de Montpellier: le Rouquet et la Madeleine (voir tableau 3).

Méthode

Selon les années, 8 à 20 collecteurs, ayant chacun une surface d'un quart de mètre carré, ont été placés au hasard sous les arbres de chaque station.

TABLEAU 3. Retombée de litière de 1965 à 1969 dans les deux stations de chêne vert (kg/ha/an).

Station	Période	Feuilles	Bois	Inflorescences et fruits	Total
Rouquet	VI-65/V-66	3 444,4	688,8	525,3	4 658,5
	VI-66/V-67	1 579,3	779,5	750,5	3 109,3
	VI-66/V-68	2 673,3	1 207,9	326,8	4 208,4
	VI-68/V-69	2 087,4	524,2	780,5	3 392,1
	Moyenne	2 446,2	800,1	595,8	3 842,1
Madeleine	II-65/I-66 ^a	2 535,3	1 683,7	5 627,6	9 846,6
	II-66/I-67	1 702,2	1 389,5	1 801,2	4 892,9
	II-67/I-68	3 980,5	1 803,4	2 854,5	8 638,0
	II-68/I-69	2 675,1	1 107,2	832,9	4 615,2
	Moyenne	2 723,3	1 495,8	2 779,0	6 998,2

a. Invasion de chenilles.

Tous les mois, la litière était récoltée, triée en feuilles, bois, inflorescences et fruits, séchée et pesée.

On a étudié statistiquement les coefficients de corrélation entre les différents pièges, ainsi que les poids moyens mensuels récoltés par le dispositif, l'erreur standard et le coefficient de variation entre les paniers. Cette étude révèle que le dispositif de collecte est très satisfaisant (Rapp, 1969b).

Résultats

Les conclusions auxquelles nous aboutissons sont les suivantes: en ce qui concerne la rythmicité mensuelle des retombées, on observe une chute maximale pendant les mois d'avril, mai et juin, période qui coïncide avec la poussée des nouvelles feuilles. Un deuxième maximum se situe certaines années en automne et semble correspondre à une deuxième poussée des nouvelles feuilles. Cette chute à la fin du printemps, à la veille de la période estivale, caractérisée par sa sécheresse, a été signalée pour d'autres espèces à feuilles persistantes par Kira et Schidei (1967) et par Miller (1963); pour les observations de ce dernier auteur il y a lieu de tenir compte de l'inversion des saisons dans l'hémisphère austral.

Pendant les quatre années d'observation on a constaté un cycle bisannuel d'importance des retombées. C'est ainsi qu'on peut distinguer une alternance d'années à fortes retombées et d'années à faibles retombées. De plus on observe un décalage entre les deux stations étudiées.

Les feuilles ont une durée de vie moyenne de 2, voire 3 ans. Les feuilles tombant pendant l'année A correspondent par conséquent à leur formation pendant l'année A-2, voire A-3.

La fraction "inflorescences et fruits" est significativement mieux représentée pendant les années à chute de litière faible.

La figure 5 montre la quantité mensuelle de litière produite en totalité ainsi que par fraction (feuilles, bois, inflorescences).

Quantitativement, nous avons, sur 4 ans, une production moyenne de 3 842 kg/ha/an de litière totale au Rouquet et de 6 998 à la Madeleine.

Pour la première station, la chute annuelle moyenne calculée sur 2 ans est assez régulière puisqu'elle est de 3,88 t/ha/an de 1965 à 1967 et de 3,80 t/ha/an de 1967 à 1969.

Dans la seconde station, les retombées sont beaucoup plus irrégulières pendant la période d'observation. Les écarts plus importants semblent dus essentiellement à une invasion de chenilles défoliatrices de *Lymantria dispar* L. en mai et juin 1965, c'est-à-dire, au début des observations.

Au Rouquet, les feuilles représentent en moyenne 64% de la litière totale, le bois 21% et les inflorescences 15%. Cette dernière fraction monte à 24% pendant les années à forte production d'inflorescences.

A la Madeleine, les proportions sont de 52, 22 et 26% au cours des deux dernières années d'observations (les deux premières étant perturbées par l'attaque parasitaire).

En conclusion, le chêne vert produit en moyenne entre 3,8 et 7 t/ha/an de litière totale. Il existe donc une grande variabilité stationnelle causée par des facteurs sylvicoles, microclimatiques et édaphiques. Les valeurs trouvées sont dans la même gamme que celles indiquées par Kira et Schidei (1967) et Miller (1963) pour d'autres espèces à feuilles persistantes.

Apport d'éléments minéraux

Au cours des quatre années d'observations, nous avons déterminé un retour annuel moyen de 126 kg/ha d'éléments biogènes, dont 121 kg d'éléments majeurs et 5 kg d'oligo-éléments (tableau 4).

Les écarts absolus de la moyenne sur quatre ans sont de 27%. Si, en tenant compte de la rythmicité des retombées, on établit les moyennes sur deux années consécutives, on obtient les valeurs suivantes:

$$1965/67 \quad \frac{154,4 + 93,4}{2} = 123,9$$

$$1967/69 \quad \frac{127,4 + 110,1}{2} = 118,7$$

Dans ce cas, les écarts absolus entre la moyenne de quatre ans et la moyenne de deux années consécutives ne sont plus que de 2%.

L'ordre d'importance des différents éléments dans la litière est la même que dans la biomasse, sauf en ce qui concerne le magnésium, le cuivre et le zinc, qui sont mieux représentés dans la litière, où l'on a la succession:

Ca > N > K > Mg > P > Cu > Zn > Na—Fe—Mn

STOCK DE LITIÈRE IMMOBILISÉE A LA SURFACE DU SOL

Méthode de détermination

On a prélevé 40 échantillons de litière d'un quart de mètre carré chacun, à l'intérieur du périmètre d'expérimentation et aux alentours.

Ces échantillons ont été triés et subdivisés en 4 ou 5 fractions selon leur état de décomposition, séchés et pesés.

Résultats

Masse de litière immobilisée au Rouquet. Exprimé à l'hectare, le stock représente 11,4 t \pm 5,7% de litière, se décomposant en 5 tonnes de feuilles encore intactes, 2,5 tonnes de feuilles en voie de décomposition plus ou moins avancée et 3,9 tonnes de bois. Ces chiffres représentent la matière organique pure.

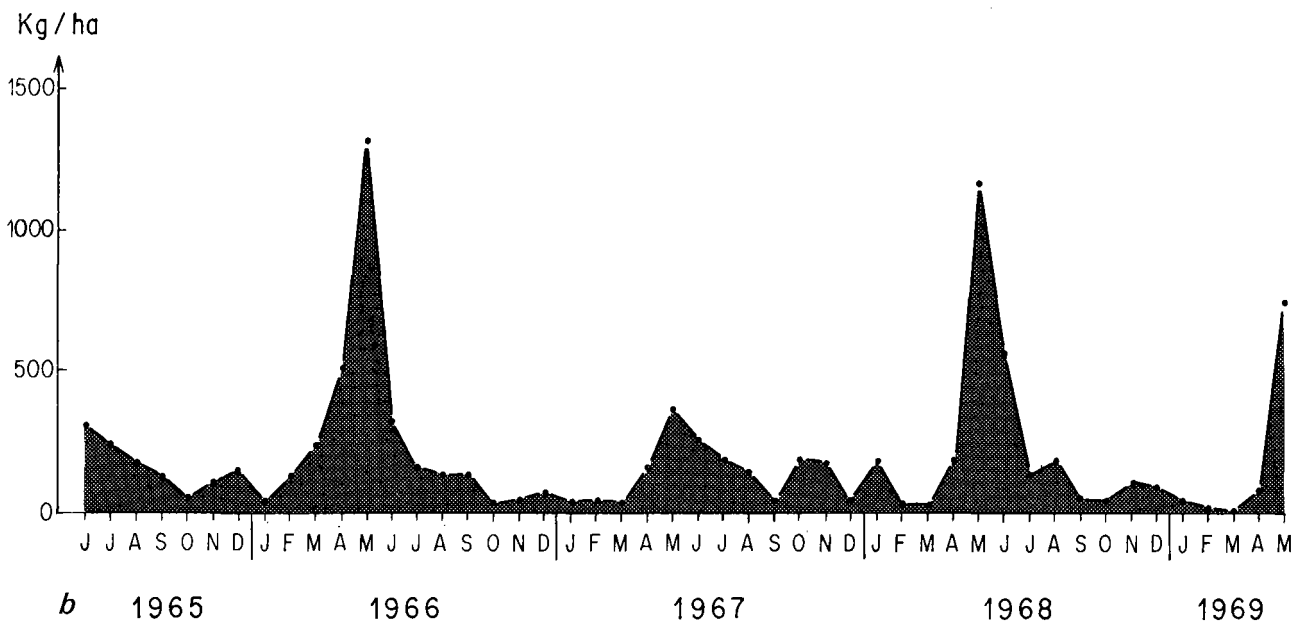
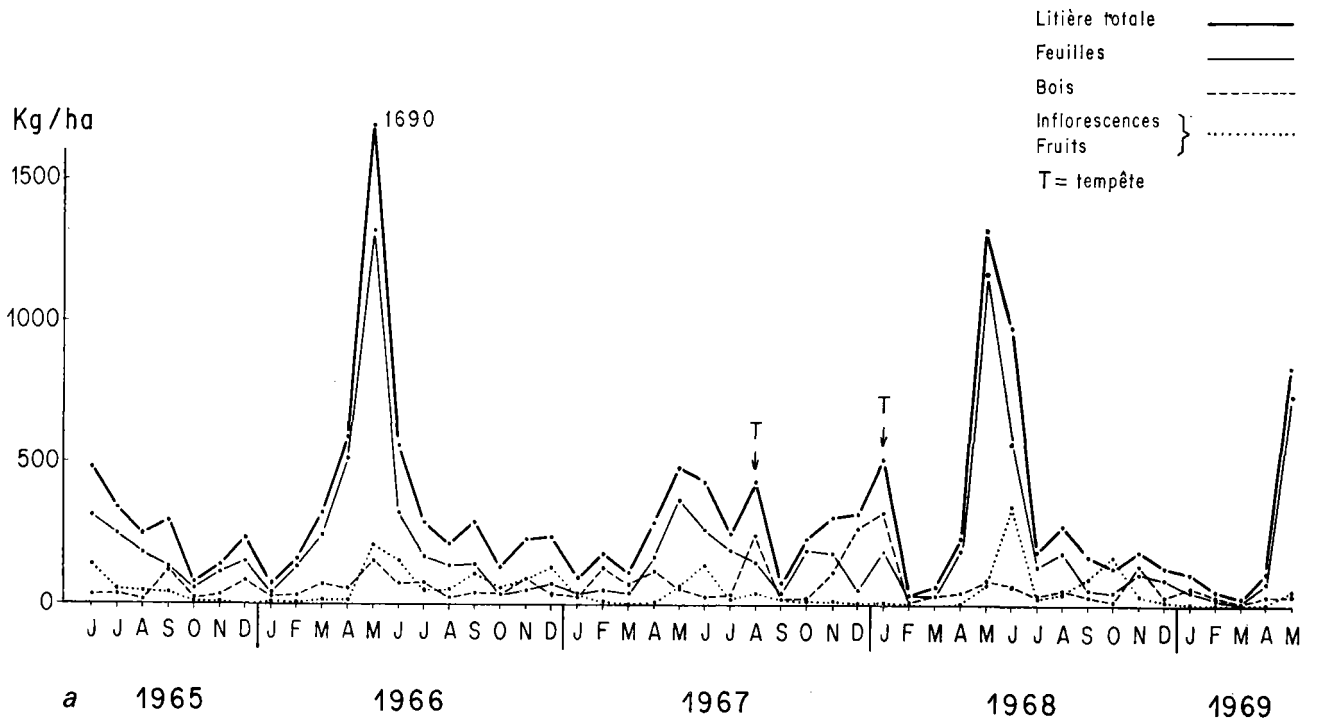


FIG. 5. (a) Retombées mensuelles de litière au Rouquet; (b) retombées mensuelles de feuilles seules.

TABLEAU 4. Apport d'éléments minéraux au sol par l'intermédiaire des litières (kg/ha/an).

Période	Na	K	Ca	Mg	P	N	Fe	Mn	Zn	Cu	Total Na à N
Juin 65-mai 66	1,24	22,28	78,32	5,98	4,93	41,65					154,40
Juin 66-mai 67	1,02	13,43	48,14	3,43	2,53	24,87					93,42
Juin 67-mai 68	1,03	15,01	70,21	4,35	2,23	34,55	0,930	1,062	0,882	0,570	127,38
Juin 68-mai 69	0,85	13,97	59,11	4,48	1,59	30,11	1,146	1,022	1,537	2,191	110,11
Total	4,14	64,69	255,78	18,24	11,29	131,18	2,076	2,084	2,419	2,761	485,31
Moyenne annuelle	1,03	16,17	63,94	4,56	2,82	32,79	1,038	1,042	1,209	1,380	121,32

En effet, il était nécessaire de défalquer les substances minérales qui ont tendance à s'accumuler dans les litières en décomposition à la suite du départ des substances organiques et de la contamination par le sol.

Vitesse de décomposition de la litière

Il est bien connu que, dans un écosystème forestier en équilibre, il y a une relation entre les quantités de litière arrivant annuellement au sol et celles annuellement décomposées (Manil *et al.*, 1963).

Cette relation a été codifiée par Jenny (1949), qui a proposé un facteur de décomposition qui est caractéristique de chaque écosystème et répond à la formule:

$$K = \frac{100 + A}{L + A}$$

A = Apport annuel de litière

L = Litière en place.

En tenant compte de la chute annuelle et des quantités accumulées, le taux de décomposition ou coefficient de Jenny est de 26% au Rouquet.

A partir de ce coefficient annuel on peut aussi calculer la durée nécessaire à la décomposition complète de la litière, ou celle de la "demi-décomposition", préconisée par Olson (1963).

Au Rouquet, la décomposition totale s'étalerait sur plus de 10 ans, mais la moitié de la litière arrivant annuellement au sol est décomposée en 2,3 ans, c'est-à-dire en 2 ans 4 mois.

D'après les données de Rodin et Bazilevich (1967), la décomposition en région méditerranéenne est plus lente que pour les chênes à feuilles caduques de la région de Moscou (demi-décomposition en 1,7 an); elle est du même ordre que pour la litière de *Nothofagus truncata* (2,4 ans, calculée d'après Miller, 1963).

Si l'on exprime cette décomposition par le rapport carbone/azote, on constate qu'il passe de 66 dans la litière fraîchement tombée à 44 dans la litière encore intacte, 28 dans la fraction en voie de décomposition et 22 dans les couches très altérées.

Blocage temporaire des éléments minéraux

Au niveau de cette litière qui persiste en permanence sur le sol, il y a une immobilisation temporaire de 511 kg d'éléments majeurs et de 34 kg d'oligo-éléments par hectare.

Le calcium avec 361 kg vient en tête. Il est suivi de l'azote (124 kg), du fer (29,7 kg), du potassium (10 kg), du magnésium (9 kg), du phosphore ou du manganèse (4 kg) et enfin du sodium (2 kg) et du zinc (1 kg).

L'importance de l'accumulation des différents éléments n'est plus la même que dans la biomasse aérienne ou dans les litières annuelles. Si le calcium et l'azote occupent encore les premières places, le fer vient en troisième position, alors que le potassium ne vient qu'au quatrième rang. C'est la conséquence de la libération plus ou moins rapide, ou au contraire de l'immobilisation plus ou moins prolongée, des différents cations, au sein de la litière en décomposition.

Le fer, le manganèse, le calcium et l'azote ne sont libérés que très lentement de la fraction organique, alors que le potassium, le phosphore, le magnésium ou le sodium en sont éliminés très rapidement.

En établissant le coefficient de décomposition de Jenny (1949) pour les éléments minéraux (qu'il serait préférable d'appeler "quotient d'élimination annuelle"), on obtient la succession suivante:

$K > P - Zn > Na > Mg > Mn > N > Ca > Fe$

Les quantités d'éléments libérées annuellement sont les suivantes: 0,7 kg/ha de sodium, 6,8 de potassium, 53,4 de calcium, 3,1 de magnésium, 1,8 de phosphore, 25,8 d'azote, 0,9 de fer, 0,8 de manganèse, 0,4 de zinc, soit 93,7 kg/ha d'éléments analysés, qui sont remis annuellement à la disposition du sol.

RÉSERVE ORGANO-MINÉRALE DU SOL

En raison de l'hétérogénéité verticale et latérale des sols, en particulier des sols rouges formés sur calcaire karstique, les teneurs volumiques en matière organique sont difficiles à évaluer, de même d'ailleurs que la biomasse racinaire, comme nous l'avons déjà signalé. Si la composition de la terre fine ne subit pas de grandes fluctua-

tions, par contre, la proportion d'éléments grossiers (cailloux, blocs, voire roche affleurante) varie fortement.

Méthode d'estimation

Dans chacune des deux stations de chêne vert nous avons prélevé deux blocs de 50 cm de côté et de 40 cm de profondeur. Pour chaque prélèvement on a déterminé le poids et le volume des cailloux et blocs, le poids de terre fine (tamisée à 2 mm) et calculé le volume qu'elle occupe.

Résultats

A partir de ces observations, nous avons déterminé le poids de matière organique en fonction du volume de terre fine. En tenant compte d'autres observations morphologiques de profils faite dans les deux groupements, on a estimé que le volume de terre fine varie de 50 à 90% au Rouquet, de 60 à 90% à la Madeleine, ce qui correspond à une masse respective de 128 à 192 t/ha de matière organique au Rouquet et de 238 à 317 t/ha à la Madeleine.

De la même façon on peut estimer la teneur en acides humiques et fulviques sur une profondeur de 40 cm, ce qui permet d'établir le tableau suivant: Rouquet, 12,2 à 18,3 t/ha d'acides humiques, 8,3 à 12,5 t/ha d'acides fulviques; Madeleine, 22,5 à 30,0 t/ha d'acides humiques, 11,4 à 15,2 t/ha d'acides fulviques.

L'activité globale des sols est déterminée par le dégagement de gaz carbonique (méthode Koepl), ce qui permet d'évaluer l'importance de la décomposition de la réserve organique du sol et son retour dans l'atmosphère.

Les mesures sont effectuées tous les 15 jours sur quatre emplacements par station.

Les premiers résultats font apparaître une activité intense au printemps et en automne et un freinage pendant les mois secs d'été et les mois frais d'hiver. Le freinage de l'activité biologique est plus important en hiver qu'en été, ce qui confirme que la température a un rôle plus important que le facteur humidité.

Les éléments minéraux disponibles pour la végétation

Pour les mêmes raisons d'hétérogénéité déjà mentionnées, il est difficile de donner une valeur précise de la disponibilité des éléments minéraux dans le sol de l'écosystème chêne vert du Rouquet.

En prenant les mêmes proportions de cailloux et de terre fine que pour la matière organique, les réserves en cations échangeables se situent, dans cette station, sur une profondeur de 40 cm, entre: 21 et 30 t/ha de calcium, 0,7 et 1,2 de potassium, 0,3 et 0,6 de magnésium, 0,03 et 0,05 de sodium. Le phosphore assimilable (Duchaufour et Bonneau, 1959) représente entre 0,2 et 0,4 t/ha. Quant à l'azote, on peut admettre que 2 à 4 % de l'azote total présent sont annuellement minéralisés. Cela correspond

à une quantité de 0,1 à 0,5 t/ha d'azote annuellement disponible pour la végétation.

La réserve totale en éléments minéraux

Dans la même tranche de sol (40 cm), la réserve globale en éléments biogènes dans la fraction fine se situe entre 195 et 334 t/ha, se décomposant comme suit: entre 9,0 et 16,0 t/ha de sodium, 30,0 et 55,0 de potassium, 36,0 et 65,0 de calcium, 12,0 et 22,0 de magnésium, 2,0 et 3,6 de phosphore, 6,0 et 12,0 d'azote, 98,0 et 176,0 de fer, 2,0 et 4,5 de manganèse.

On constate donc que le sol est largement pourvu en éléments biogènes, aussi bien sous forme facilement disponible qu'en réserve potentielle. Cette réserve est encore accrue par la présence, dans les premiers 40 cm du substrat édaphique, de 380 à 1 900 t/ha de calcium et de 2 à 10 t/ha de magnésium, inclus dans les cailloux et les blocs.

APPORTS AU SOL D'ÉLÉMENTS MINÉRAUX PAR LES EAUX DE PLUIE

Les précipitations qui traversent le couvert forestier s'enrichissent en éléments minéraux, dans des proportions variables selon les différents cations, mais en quantité souvent très importante.

Ces éléments proviennent de la pluie incidente, essentiellement par suite de la dissolution et de l'entraînement de poussières et d'aérosols dispersés dans la basse atmosphère. Au cours de la traversée du tapis végétal, il y a une dissolution supplémentaire d'éléments directement issus de la végétation par passage à travers la cuticule foliaire (récrétion ou exsorption) ou par élimination à partir de l'écorce. En outre, des poussières qui se sont déposées sur la végétation et des résidus de l'activité des épiphytes et de la faune arborigène sont lavés et entraînés au sol par la même occasion.

L'arrivée des eaux de pluie au sol se fait par deux voies distinctes: la pénétration à travers la couronne des arbres (*throughfall*) et l'écoulement le long des rameaux, des branches et finalement des troncs (*stem-flow*).

Au Rouquet, la composition des pluies incidentes est étudiée depuis 4 ans. Celle des eaux atteignant le sol après passage à travers la frondaison des arbres l'a été durant une période de deux ans, entre mai 1967 et avril 1969.

Des résultats consignés sur le tableau 5 on peut déduire que le sol bénéficie, par l'intermédiaire des précipitations, d'un gain d'éléments minéraux voisin de celui réalisé à partir des litières. Cet apport est du même ordre de grandeur pour le calcium, le potassium et le sodium, plus faible pour l'azote, réduit pour le magnésium et le phosphore.

L'essentiel de cet apport est dû aux pluies incidentes en ce qui concerne le sodium et l'azote, alors que la végétation est responsable de l'important apport de potassium. Le calcium, le magnésium et le phosphore

TABLEAU 5. Apport au sol d'éléments minéraux par les précipitations et le pluviollessivage (kg/ha/an).

	Pluie incidente	Pluviollessivage	Total
Na	22,6	4,9	27,5
K	2,0	25,7	27,7
Ca	10,5	19,4	29,9
Mg	1,5	2,3	3,8
P	1,0	0,8	1,8
N	14,6	0,5	15,1
TOTAL	52,2	53,6	105,8

occupent une position intermédiaire. La végétation est la source des deux tiers de l'apport du premier élément; les précipitations incidentes et le pluviollessivage constituent, presque à égalité, les sources des deux derniers éléments arrivant au sol sous l'effet des précipitations.

RÉPARTITION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DANS L'ÉCOSYSTÈME CHÊNE VERT DU ROUQUET (fig. 10)

Dans la biomasse aérienne on observe une accumulation de 269 t/ha de matière organique, qui a augmenté en

moyenne chaque année de 2,6 t/ha à 3,1 t/ha grâce à l'activité photosynthétique des 7 tonnes de feuilles (fig. 4).

Chaque année 3,9 tonnes retombent au sol, où elles sont immobilisées pendant un temps variable allant de quelques semaines à une dizaine d'années. L'ensemble constitue à la surface un tapis de 11,4 t/ha de litière qui perd annuellement 3 tonnes.

L'ensemble des produits de dégradation et de néosynthèse va constituer la matière organique du sol, qu'on peut estimer entre 93 et 167 t/ha, sur une profondeur de 40 cm, et à laquelle on peut ajouter de 40 à 50 tonnes de matière organique formant le système racinaire du peuplement.

CYCLE BIOGÉOCHIMIQUE DES ÉLÉMENTS BIOGÈNES (fig. 6)

Nous avons résumé dans le tableau 6 les différentes étapes du cycle des éléments biogènes majeurs.

Nous venons de passer en revue les différents postes qui interviennent dans le cycle et d'analyser leur importance quantitative.

Nous avons déterminé l'absorption d'éléments minéraux par le couvert forestier en estimant qu'elle doit couvrir et les besoins en éléments minéraux de la pro-

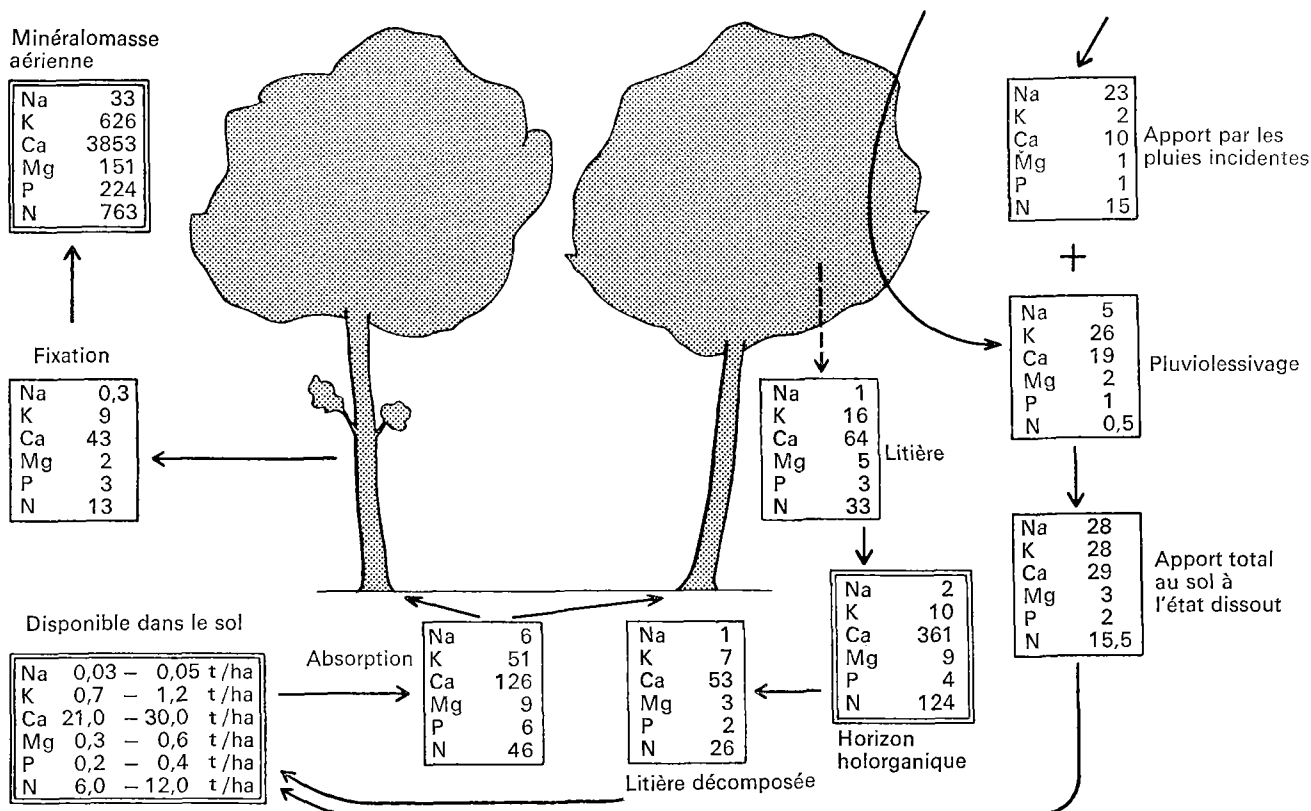


FIG. 6. Le Rouquet. Cycle biogéochimique annuel des éléments majeurs (kg/ha).

TABLEAU 6. Cycle biogéochimique des éléments biogènes majeurs dans la forêt de *Quercus ilex* L. du Rouquet (résultats en kg/ha/an).

	Na	K	Ca	Mg	P	N	Total
Éléments immobilisés							
Minéralomasse aérienne	32	626	3 853	151	224	763	5 649
Minéralomasse de la litière en place	1,9	10,2	361,2	9,4	4,0	124,7	511,4
Éléments retournant au sol							
Litière annuelle	1,0	16,2	63,9	4,6	2,8	32,8	121,3
Décomposition annuelle de la litière	0,7	6,8	53,4	3,1	1,8	25,8	91,6
Pluies incidentes	22,6	2,0	10,5	1,5	1,0	14,6	52,2
Pluiolessivage	4,9	25,7	19,4	2,3	0,8	0,5	53,6
Total pénétrant dans le sol	28,2	34,5	83,3	6,9	3,6	40,9	197,4
Éléments absorbés par <i>Quercus ilex</i>							
Accroissement de la minéralomasse aérienne	0,3	8,9	42,7	2,2	2,6	13,2	69,9
Recyclé par la litière et le pluiolessivage	5,9	41,9	83,3	6,9	3,6	33,3	174,9
Total absorbé	6,2	50,8	126,0	9,1	6,2	46,5	244,8

duction primaire nette (incrément de la minéralomasse et besoins en éléments des litières annuelles), et les éléments sécrétés à partir de la végétation et retournant au sol par le pluiolessivage.

Si le potassium pluiolessivé s'insère parfaitement dans ce cadre, le cas des autres éléments est plus difficile à déterminer exactement. Néanmoins, comme la plupart des auteurs qui étudient les cycles biogéochimiques assimilent l'origine des éléments arrivant à l'état dissous au sol au pluiolessivage de la végétation, nous adopterons le même principe.

Il en résulte que 174,9 kg/ha d'éléments majeurs retournent annuellement au sol à partir de la végétation. Il s'y ajoute 52,2 kg/ha d'éléments apportés de l'extérieur par les précipitations.

Si les éléments dissous dans les eaux de pluie (53,6 + 52,2 = 105,8 kg/ha) y pénètrent immédiatement, 91,6 kg/ha seulement des 121,3 kg contenus dans les litières sont remis annuellement à la disposition du sol.

Comme l'absorption porte sur 244,8 kg/ha, il y a un déficit annuel de $244,8 - (105,8 + 91,6) = 47,4$ kg/ha pour le milieu édaphique. L'importance de ce déficit pour les différents éléments est la suivante: 42,7 kg/ha de calcium, 16,3 de potassium, 5,6 d'azote, 2,6 de phosphore, 2,2 de magnésium.

Seul le sodium montre un bilan positif, avec un apport annuel de 22 kg/ha au sol. Ce cation est d'ailleurs immédiatement éliminé de l'écosystème par percolation vers les horizons géologiques.

CONCLUSIONS

1. La biomasse aérienne d'un peuplement de chêne vert adulte (Rouquet) se décompose de la façon suivante: bois fort, 230 t/ha; branches, 25; rameaux de 1 et 2 ans, 2; feuilles de 1^{re} année, 4,5; feuilles de 2^e année, 2,5; biomasse organique, 264 t/ha.

La minéralomasse est de 5,7 t/ha, dont 5 650 kg/ha d'éléments majeurs (Na, K, Ca, Mg, P et N) et 48 kg/ha d'oligo-éléments (Fe, Mn, Zn, Cu). Le calcium est l'élément le plus important (3 853 kg); ce chiffre très élevé dénote une consommation de luxe.

2. L'âge du peuplement étant de 150 ans environ, la productivité primaire annuelle moyenne approximative serait de 1,7 à 2,2 t/ha de troncs et de branches, 0,9 de pousses, 3,9 de litière annuelle, soit une productivité primaire nette de 6,5 à 7 t/ha/an.

L'accroissement annuel est de 2,6 à 3,1 t/ha. Il s'accompagne d'une fixation de 70,7 kg/ha d'éléments biogènes, dont 42,7 kg de calcium. (Il s'agit là d'une première évaluation et ces chiffres sont à considérer comme provisoires.)

3. La chute de litières (feuilles, bois, fruits et inflorescences) déterminée dans les deux stations pendant 4 ans a lieu principalement pendant les mois d'avril à juin.

On observe un cycle bisannuel d'importance des retombées. Les années à faible retombée de feuilles présentent une chute relativement plus importante de fruits et d'inflorescences. De plus, on note un décalage d'une année dans l'importance des chutes des feuilles d'une station à l'autre, décalage dû sans doute à l'action des chenilles défoliatrices de *Lymantria dispar*.

4. Selon les stations, le chêne vert produit entre 3,8 et 7 t/ha/an de litière totale, les feuilles seules représentent respectivement 2,44 et 3,32 t/ha/an.

Ces litières renferment, au Rouquet, 126 kg/ha/an d'éléments minéraux. En moyenne 63% reviennent aux feuilles, 23% au bois, 19% aux inflorescences et aux fruits.

5. Le stock de matière organique immobilisé à la surface du sol était au mois de juin 1968, soit après la chute

principale printanière, de 11,4 t/ha \pm 5,7%, se décomposant en 5 tonnes de feuilles pratiquement intactes, 3,9 tonnes de bois et 2,5 tonnes de feuilles en voie de décomposition.

Au sein de cette litière il y a constamment une immobilisation de 556 kg/ha de cations dosés et d'azote, chiffre qui fluctue certainement selon les saisons.

6. Le coefficient de décomposition de la litière de Jenny (1949 *et al.*) est de 26% au Rouquet. La décomposition totale nécessiterait 10 ans, et la durée de la demi-décomposition, selon la méthode de calcul d'Olson (1963) serait de 2 ans et 4 mois.

Si l'on applique le coefficient de Jenny aux éléments minéraux, on constate que l'horizon holorganique abandonne annuellement au sol 93,4 kg/ha d'éléments. Comme l'apport par l'intermédiaire des litières est de 126 kg/ha/an, il y a chaque année une immobilisation de 33 kg/ha de ces éléments.

Ce blocage au niveau de l'horizon holorganique est surtout important pour le fer. On a dans l'ordre décroissant la succession suivante:

Fe > Ca > N > Mn > Mg > Na > Zn — P > K

7. La réserve en matière organique incorporée à la fraction minérale du sol est essentiellement fonction de la teneur en éléments grossiers du sol (cailloux, blocs). La terre fine représente entre 50 et 90% du volume du sol sur 40 cm d'épaisseur. Ainsi la réserve organique se situe entre 93 et 167 t/ha (moyenne: 130) au Rouquet, 152 et 228 (moyenne: 190) à la Madeleine.

Tous les éléments biogènes sont amplement représentés dans les 40 premiers centimètres du sol du Rouquet, cela aussi bien sous forme disponible pour la végétation (cations échangeables, phosphore assimilable), qu'à l'état de réserve dans la fraction fine et même dans les cailloux et blocs.

8. Le sol du Rouquet bénéficie en outre d'un apport de 52,2 kg/ha d'éléments majeurs par les précipitations incidentes auxquels s'ajoutent 53,6 kg/ha des mêmes éléments par le pluviollessivage.

9. Le cycle biogéochimique de l'écosystème chêne vert du Rouquet présente un déficit pour le milieu édaphique. En effet, pour une absorption de 244,8 kg/ha d'éléments majeurs il n'y a que 197,4 kg qui pénètrent dans le sol. Ce déficit, qui est donc de 47,4 kg/ha, résulte de l'immobilisation prolongée d'une fraction des éléments absorbés dans la minéralomasse et du blocage temporaire d'une autre fraction dans l'horizon holorganique.

LA GARRIGUE A QUERCUS COCCIFERA

Les observations ont été effectuées dans deux garrigues à chêne kermès, situées à Saint-Gély-du-Fesc et à Grabels, et distantes entre elles de quelques kilomètres (fig. 7).

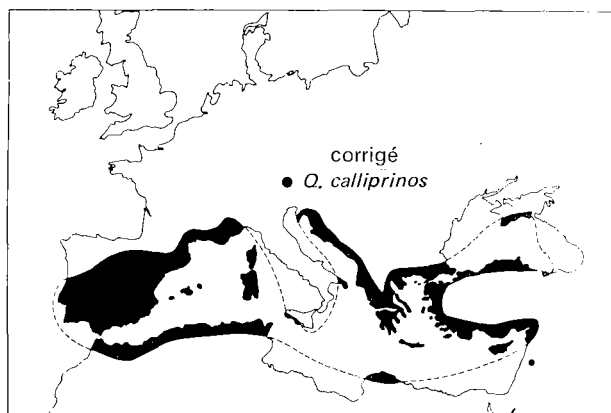


FIG. 7. Aire de répartition de *Quercus coccifera*. (D'après Rikli, 1943.)

ESTIMATION DE LA BIOMASSE AÉRIENNE

Méthode de détermination

Dans chaque station trois surfaces de 1 m² chacune, non contiguës, présentant un taux de recouvrement de 100%, ont été coupées en juin 1968. Tout le matériel, depuis les sujets âgés jusqu'aux jeunes pousses, a été coupé à ras du sol et pesé sur place. Le poids sec du bois et des feuilles a été déterminé sur une fraction représentative.

Résultats

Saint-Gély-du-Fesc (tableau 7). Après avoir extrapolé les résultats à l'hectare, on obtient une biomasse aérienne de 23,5 t/ha se décomposant en 19,5 t/ha de bois et 4,0 t/ha de feuilles en supposant toujours un recouvrement de 100%. L'indice foliaire est de 2,8.

De nouvelles mesures effectuées cette année par G. Long *et al.* sur des surfaces plus grandes confirment ces résultats (communication verbale).

Les dix éléments couramment dosés forment une minéralomasse aérienne de 773,7 kg/ha: 629,5 sont contenus dans le bois, 144,2 dans les feuilles. Comme pour la forêt de chêne vert, le calcium vient en tête avec 485 kg/ha, suivi de l'azote (159), du potassium (85), du magnésium (21) et du phosphore.

Grabels (tableau 7). Par la même méthode de détermination, on a trouvé une biomasse de 37,1 t/ha, composée de 31,5 t/ha de matériel ligneux et 5,6 t/ha de feuilles. L'indice foliaire est de 3,9.

Les résultats concordent avec la morphologie de ce groupement constitué d'individus mieux développés, plus grands et beaucoup plus âgés qu'à Saint-Gély-du-Fesc.

La minéralomasse s'élève à 820 kg/ha avec des proportions dans les différents éléments qui sont voisines de celles de la station du Puech du Juge.

TABLEAU 7. Évolution de la biomasse de la garrigue à *Quercus coccifera* en fonction de l'âge des peuplements. Les chiffres correspondent à des taux de recouvrement de 100% (résultats en t/ha).

	Feuilles	Bois	Total	Indice foliaire
Saint-Gély-du-Fesc				
Peuplement de 6 ans	1,5	3,8	5,3	
Peuplement de 17 ans	4	19,5	23,5	2,8
Grabels				
Peuplement de > 30 ans	5,6	31,5	37,1	3,9

Productivité

La garrigue du Puech avait été incendiée en 1951. La coupe effectuée en juin 1968 portait donc sur un peuplement de 17 ans.

L'accroissement annuel pendant les 17 ans a été de $19,5/17 = 1,1$ t/ha de bois. La productivité primaire nette annuelle est de $1,1 + 2,3 = 3,4$ t/ha/an.

Dans la même station, la biomasse, déterminée en 1957 par G. Long *et al.*, était de 5,3 t/ha (1,5 de feuilles, 3,8 de rameaux et de tiges). Comme le peuplement avait 6 ans à l'époque, la productivité pendant ces six premières années a été de $3,8 / 6 = 0,63$ t/ha/an.

Entre 1957 et 1968, elle est en moyenne de

$$\frac{19,5 - 3,8}{11} = 1,4 \text{ t/ha/an}$$

pour le bois.

A partir des mêmes données, en divisant la minéralomasse par 17, on obtient une fixation annuelle moyenne de 37 kg/ha d'éléments biogènes, dont plus de la moitié est constituée par le calcium (26 kg/ha).

En prenant en considération les observations de Long *et al.* (1967), on constate que la fixation annuelle moyenne au cours des premières années a été de 20 kg/ha/an. Elle a été de 45 kg/ha/an entre 1957 et 1968.

RETOMBÉES DE LITIÈRE

Méthode

Comme sous les chênes verts, nous avons disposé une série de paniers collecteurs sous les buissons de kermès. La seule différence réside dans leur taille, qui est plus petite (surface de captage d'un seizième de mètre carré).

Résultats

Les retombées mensuelles de litière au cours des quatre années d'observations (1965 à 1969) sont représentées sur la figure 8. On constate qu'elles sont assez régulières d'une année à l'autre dans les 2 stations (il n'y a pas de cycle bisannuel dans l'importance de la production des

feuilles). La chute maximale, constituée de feuilles et d'inflorescences, se situe en avril et mai.

Quantitativement, les retombées de litière varient de 1,6 à 2,9 t/ha/an à Saint-Gély-du-Fesc, de 1,9 à 3,9 t/ha/an à Grabels, avec une moyenne annuelle respective de $2,3 \pm 0,7$ et $2,6 \pm 1,2$ t/ha/an (tableau 8).

L'écart assez important dans la seconde station est dû à un violent orage, en août 1967, qui a provoqué une retombée exceptionnelle au cours de ce mois.

Les feuilles représentent 60% de la litière, le bois 10% à Saint-Gély, 20% à Grabels, les inflorescences et les fruits formant le reste.

Apports d'éléments minéraux

Par l'intermédiaire des litières, on observe un retour annuel de 64,9 kg/ha d'éléments analysés à Saint-Gély-du-Fesc, et 84,4 kg/ha à Grabels (tableau 9).

L'ordre d'importance des différents éléments majeurs est le même que dans la forêt de chêne vert du Rouquet:



Pour les oligo-éléments, le fer et le manganèse sont en plus grande quantité que le cuivre et le zinc. Le manganèse domine le fer à Saint-Gély, alors que c'est l'inverse à Grabels.

Près des deux tiers des éléments retournant au sol avec les litières sont contenus dans les feuilles. Contrairement au chêne vert, les inflorescences du chêne kermès sont responsables d'un plus grand apport que le bois.

RÉSERVE ORGANO-MINÉRALE DU SOL

La matière organique du sol

Pour l'instant, elle n'a été déterminée que dans la garrigue de Saint-Gély. Dans cette station, le sol est

TABLEAU 8. Retombée annuelle de litière dans les deux stations de chêne kermès (kg/ha).

Période	Feuilles	Bois	Inflorescences et fruits	Total
Saint-Gély-du-Fesc				
IV.65-III.66	1 691,2	425,8	778,9	2 895,9
IV.66-III.67	1 649,0	253,0	874,4	2 776,4
IV.67-III.68	950,9	175,2	708,9	1 835,0
IV.68-III.69	1 342,7	119,8	140,9	1 603,4
Moyenne	1 404,8	243,4	625,8	2 277,6
Grabels				
VI.65-V.66	1 620,6	428,9	539,8	2 589,3
VI.66-V.67	1 132,5	294,7	600,9	2 028,1
VI.67-V.68	2 283,5	955,5	648,6	3 887,6
VI.68-V.69	1 299,5	284,8	344,6	1 928,9
Moyenne	1 584,0	491,0	533,5	2 608,4

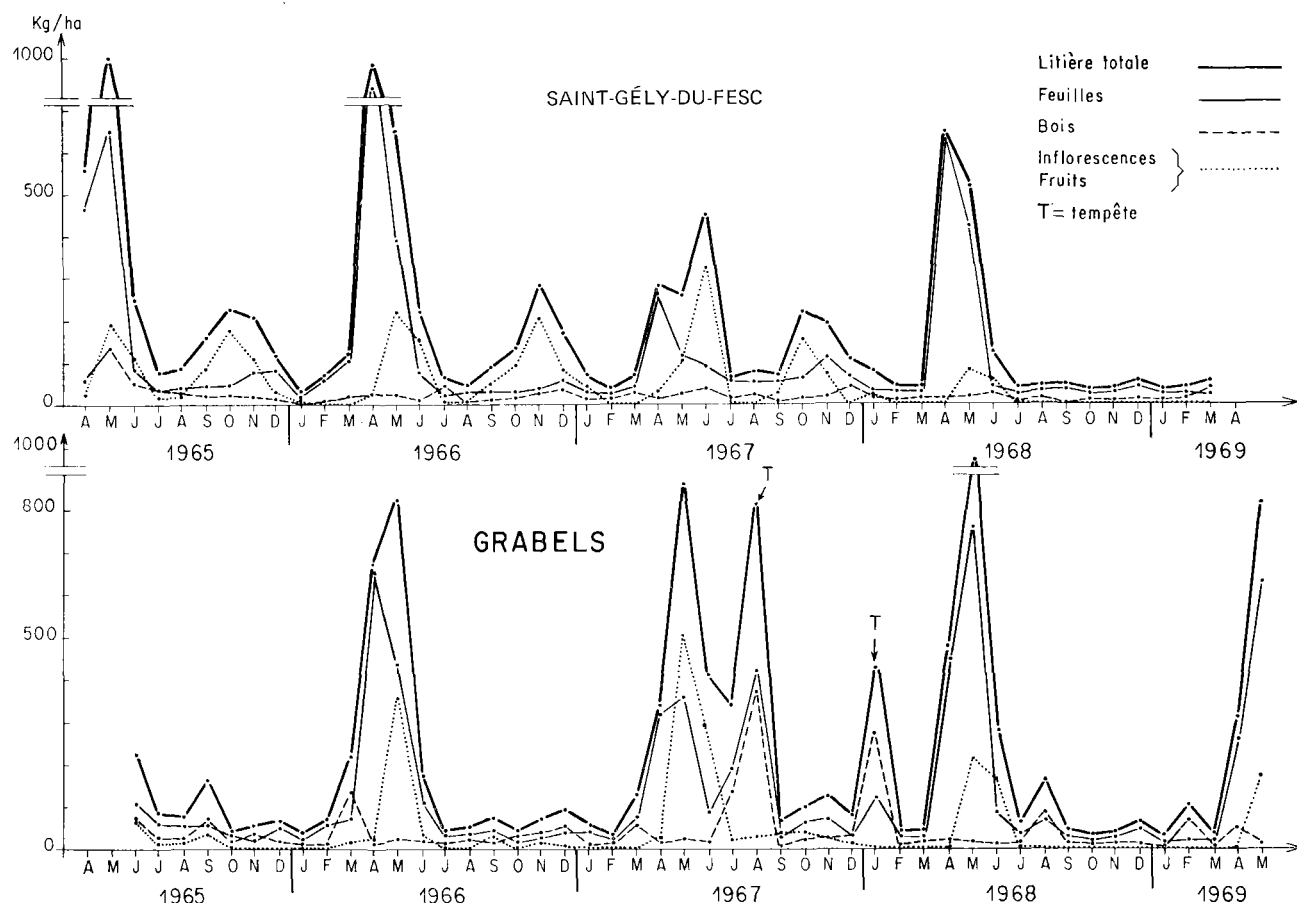
FIG. 8. Variations mensuelles des retombées de litière sous *Quercus coccifera* de 1965 à 1969.

TABLEAU 9. Apport au sol d'éléments minéraux par l'intermédiaire des litières de chêne kermès (kg/ha/an).

Période	Na	K	Ca	Mg	P	N	Fe	Mn	Zn	Cu	Total Na à N
Puech du Juge											
IV.65-III.66	0,29	11,97	37,27	2,87	1,02	25,71					79,13
IV.66-III.67	0,99	11,16	39,02	3,41	1,10	23,11					78,79
IV.67-III.68	0,43	7,97	27,86	1,66	0,55	15,27	0,407	0,485	0,161	0,011	53,74
IV.68-III.69	0,33	5,08	26,76	1,66	0,25	13,99	0,457	0,675	0,236	0,009	48,07
Total	2,04	36,18	130,91	9,60	2,92	78,08	0,864	1,160	0,397	0,020	259,73
Moyenne annuelle	0,51	9,04	32,73	2,40	0,73	19,52	0,432	0,580	0,199	0,010	64,93
Grabels											
VI.65-V.66	1,76	9,90	45,66	2,74	1,54	22,67					84,27
VI.66-V.67	0,78	7,63	35,40	2,19	1,14	17,67					64,81
VI.67-V.68	0,88	12,79	72,94	4,43	1,74	34,17	0,802	0,376	0,407	0,032	126,95
VI.68-V.69	0,69	5,67	33,32	2,44	0,62	19,06	0,673	0,175	0,222	0,017	61,80
Total	4,11	35,99	187,32	11,80	5,04	93,57	1,475	0,551	0,629	0,049	337,83
Moyenne annuelle	1,03	8,99	46,83	2,95	1,26	23,49	0,737	0,275	0,314	0,024	84,45

encore plus hétérogène et caillouteux que sous chêne vert, et il s'est avéré impossible d'effectuer des prélèvements volumiques. Nous nous sommes contentés d'une étude classique de profil, et nous avons établi le stock théorique de matière organique en admettant que la terre fine représente entre 50 et 70% du volume total.

Dans ces conditions on observe une masse de 82 à 114 t/ha de matière organique sur 30 cm de profondeur, avec 5 à 7 t/ha d'acides humiques et 4 à 6 t/ha d'acides fulviques.

Les éléments minéraux

Dans la même tranche de 30 cm de sol nous avons entre 22 et 35,5 t/ha de cations échangeables et de phosphore assimilable et une réserve supplémentaire de 161 à 222 t/ha d'éléments dosés dans la fraction fine (tableau 10).

APPORTS D'ORIGINE EXTÉRIEURE

L'apport d'éléments minéraux par les précipitations est le même au Puech du Juge qu'au Rouquet, les deux stations n'étant séparées que de 3 km à vol d'oiseau. L'écosystème de chêne kermès de Saint-Gély bénéficie donc d'un apport supplémentaire de 52,2 kg d'éléments majeurs.

LE CYCLE BIOGÉOCHIMIQUE DANS L'ÉCOSYSTÈME CHÊNE KERMÈS A SAINT-GÉLY-DU-FESC (fig. 9)

Les chênes kermès de la garrigue de Saint-Gély absorbent annuellement 102,1 kg/ha d'éléments majeurs: 37,3 sont fixés sur la minéralomasse et 64,8 sont nécessaires à la constitution de la litière annuelle. Ces derniers retournent annuellement au sol avec la litière. Si l'on ajoute les 52,2 kg contenus dans les précipitations, il y a un gain de 14,9 kg/ha d'éléments majeurs pour le sol, qui risque d'être encore plus élevé par suite de la fixation de suspensions atmosphériques sur la végétation (tableau 11).

Mais, en regardant de près, on constate qu'en réalité, cet excédent global est uniquement dû à la grande quantité de sodium apportée à l'écosystème par les précipitations. Cet apport masque un déficit réel de 14,3 kg/ha de calcium et de 1,1 kg/ha de potassium pour le sol de l'écosystème.

CONCLUSIONS

1. La biomasse aérienne de divers peuplements denses et continus de *Quercus coccifera* s'élève selon l'âge (6, 17 et 30 ans) à 5,3, 23,5 et 37,1 t/ha. La minéralomasse est

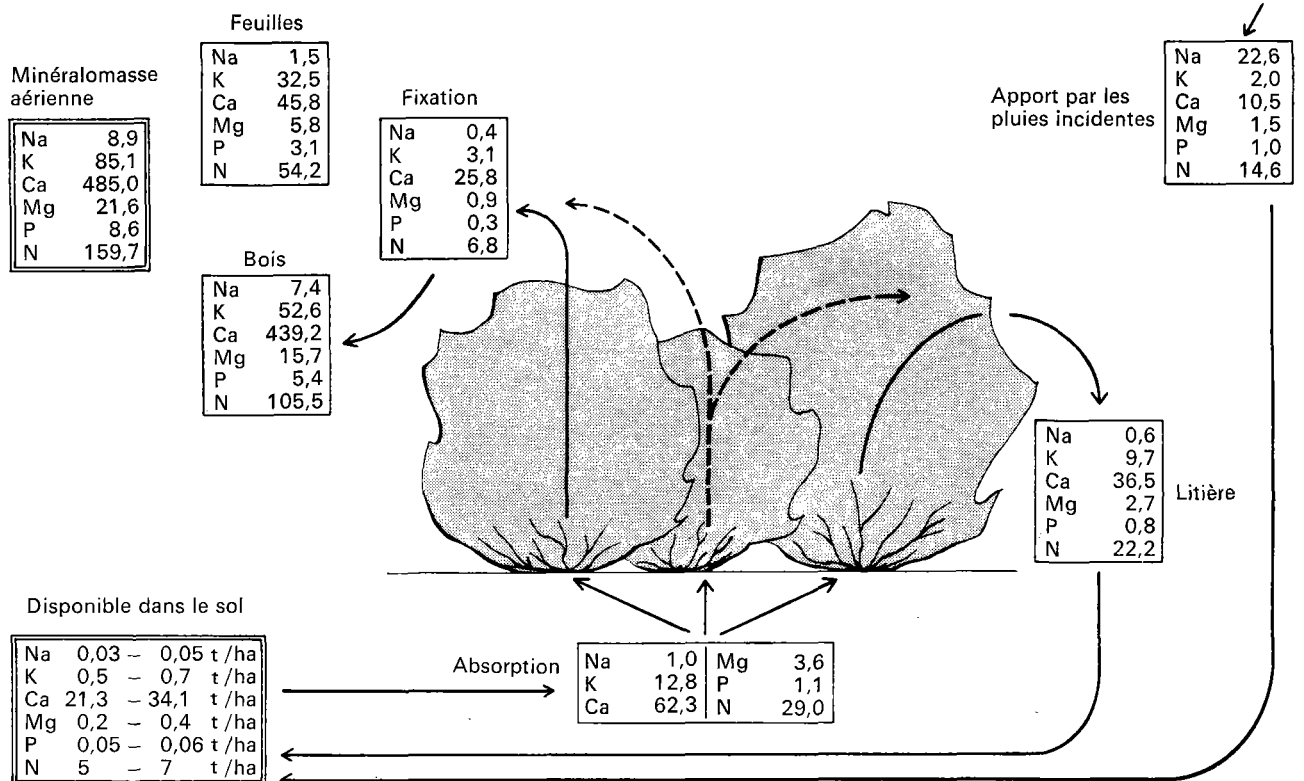


FIG. 9. Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème à *Quercus coccifera* du Puech du Juge (kg/ha).

TABLEAU 10. Éléments minéraux dans les 30 premiers centimètres du sol de Saint-Gély-du-Fesc (t/ha).

Élément	Disponible pour la végétation	Total
Na	0,03-0,05	6-9
K	0,5-0,7	16-22
Ca	21,3-34,1	81-113
Mg	0,2-0,4	9-13
P	0,05-0,06	0,5-0,6
N	0,15-0,20	5-7
Fe		64-89
Mn		2-3

de 737,7 kg/ha à 17 ans, de 820 kg/ha pour la station ayant plus de trente ans.

2. La productivité primaire nette d'un peuplement de 17 ans est de 3,4 t/ha/an, avec une fixation annuelle de 37 kg/ha d'éléments minéraux.

3. La production de litière mesurée pendant quatre années consécutives dans deux stations est de $2,3 \pm 0,7$ et $2,6 \pm 1,2$ t/ha/an. Par leur intermédiaire le sol bénéficie respectivement de 64,8 et 84,4 kg/ha/an d'éléments biogènes dosés.

4. Le stock de matière organique du sol sur 30 cm d'épaisseur est de 82 et 114 t/ha. Tous les éléments biogènes sont largement représentés dans la même tranche de sol.

5. Le cycle biogéochimique présente un déficit sensible pour le sol en calcium (15 kg/ha/an), plus faible en

 TABLEAU 11. Cycle biogéochimique des éléments majeurs dans la garrigue à *Quercus coccifera* L. de Saint-Gély-du-Fesc (résultats en kg/ha/an).

	Na	K	Ca	Mg	P	N	Total
Litière annuelle	0,5	9,0	32,7	2,4	0,7	19,5	64,8
Pluie incidente	22,6	2,0	10,5	1,5	1,0	14,6	52,2
Total retournant au sol	23,1	11,0	43,2	3,9	1,7	34,1	117,0
Fixé sur la minéralo-masse	0,4	3,1	25,8	0,9	0,3	6,8	37,3
Nécessaire aux litières	0,5	9,0	32,7	2,4	0,7	19,5	64,8
Total absorbé	0,9	12,1	58,5	3,3	1,0	26,3	102,1

potassium (1 kg/ha/an). Pour les autres éléments le cycle est équilibré grâce à l'apport par les précipitations.

6. Le remplacement de la forêt primitive climax de *Quercus ilex* (Rouquet) dans le bassin méditerranéen, sous l'influence prolongée de l'exploitation par l'homme, par une garrigue basse à *Quercus coccifera* (Saint-Gély), entraîne une diminution sensible de la production primaire. L'accroissement annuel passe de 2,6 t/ha à 1,3. La production primaire nette passe de 6,5-7 t/ha/an à 3,4-3,6, les retombées de litière de 3,9 à 2,3 (fig. 10).

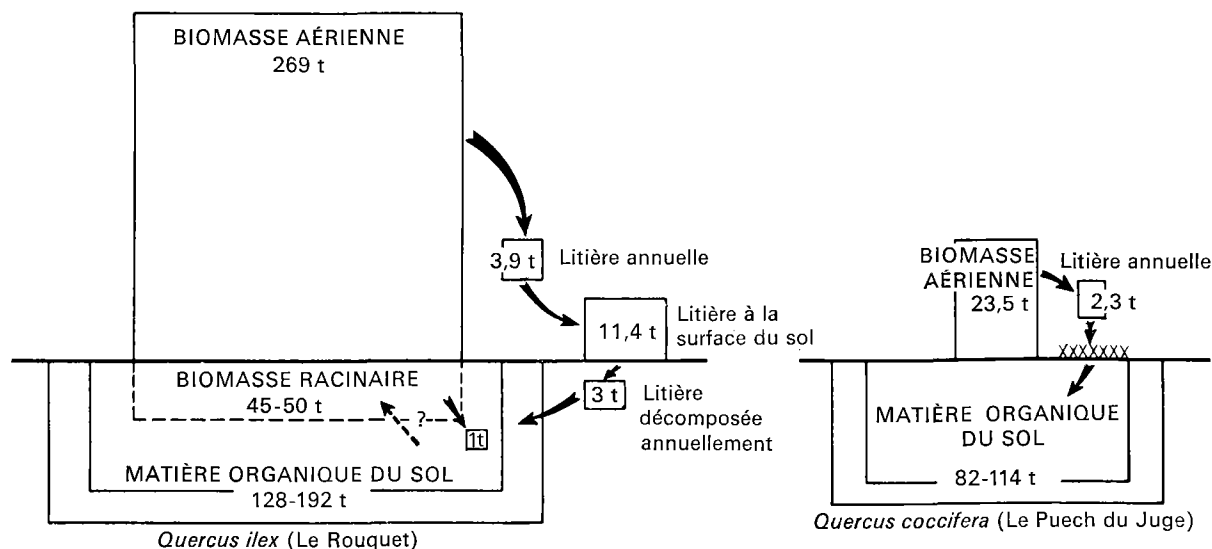


FIG. 10. Répartition de la matière organique. Comparaison forêt-garrigue (la biomasse aérienne comporte les minéralomasses).

Cette différence se retrouve encore dans les échanges d'éléments en minéraux entre la végétation et le sol qui diminuent sensiblement en passant du groupement arborescent aux formations arbustives basses (fig. 11). Mais les proportions respectives des différents éléments étudiés les uns par rapport aux autres restent les mêmes dans les deux associations.

Par contre, une étude statistique sur 17 profils de sols, sous chêne vert (12) et chêne kermès (5), montre qu'il n'y a pas de différence significative dans la réserve organique du sol (P. Bottner).

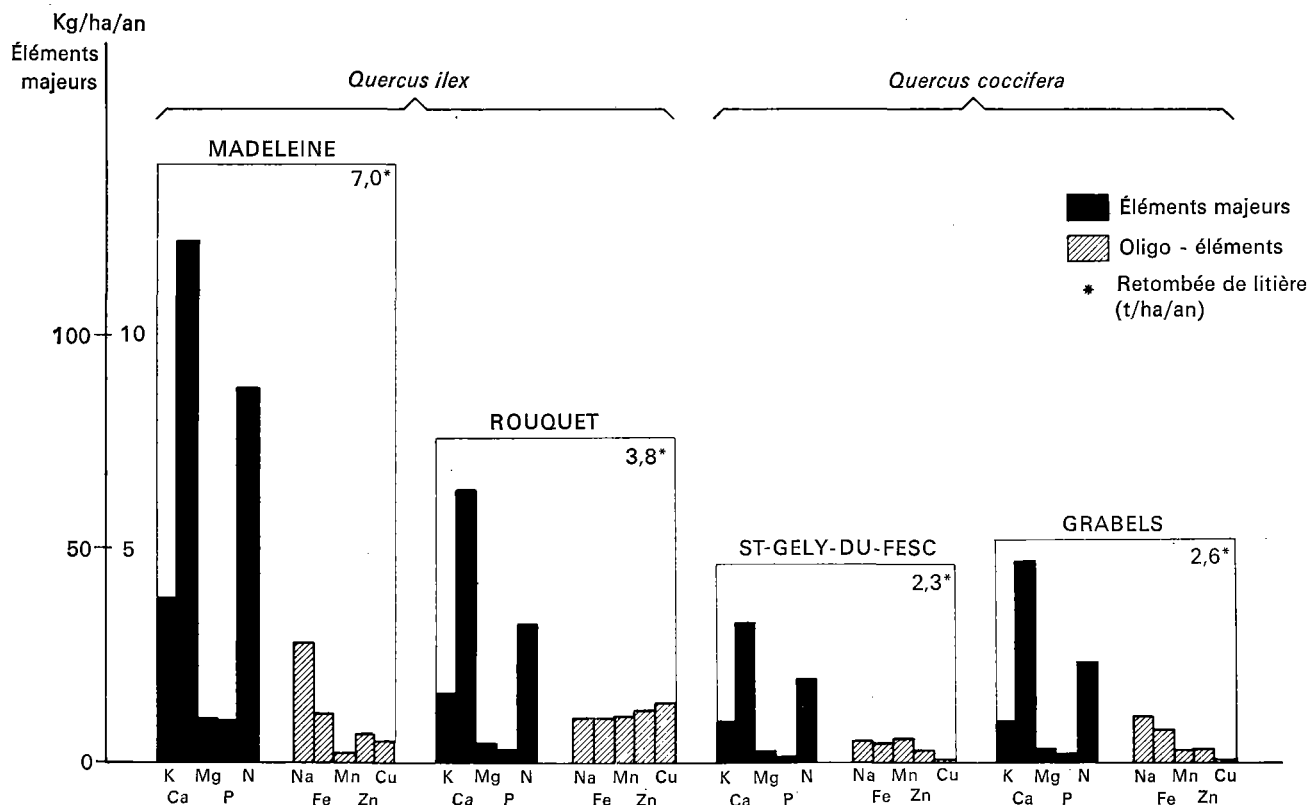


FIG. 11. Apport au sol d'éléments minéraux par l'intermédiaire des litières dans les quatre groupements étudiés.

Summary

Distribution of organic matter, productivity and mineral cycles in ecosystems in Mediterranean climate (P. Lossaint and M. Rapp)

The distribution of organic matter, primary productivity and the cycle of the biogenic elements were studied over four successive years (1965 to 1969) in two forests of holly-oak (*Quercus ilex*) growing on karstic limestone near Montpellier. The data summarized below relate more specifically to the Le Rouquet station, where the population is about 150 years old with 1,440 trees per hectare.

The above-ground biomass of the trees, obtained by extrapolating the direct measurements on two felled trees, to the whole parcel under study, runs at 264 tons per hectare, made up as follows (Fig. 6):

- 230 t/ha boles and large timber;
- 25 t/ha branches (less than 7 cm in diameter, small timber);
- 2 t/ha one and two-year-old shoots;
- 4.5 t/ha leaves of the current year;
- 2.5 t/ha leaves of the previous year.

The root biomass, not measured owing to technical difficulties (limestone soil) is estimated at 40/50 t/ha.

The mineral mass of the macronutrients K, Ca, Mg, Na, N and P, was 5,650 kg/ha and that of the trace elements, Fe, Mn, Zn and Cu, was 48 kg/ha. Details of the macronutrients are given in Fig. 6.

The average primary productivity was estimated at 6.5-7 tons per hectare per year, the breakdown being as follows:

1.7 to 2.2 tons average annual increment

(= biomass/age);

0.9 tons one- and two-year-old shoots;

3.9 tons total litter, including 2.4 tons of leaves (main leaf-fall period: April to June).

A two-year cycle is observable in the proportions of leaf litter fall. Years of small leaf fall show a relative larger fall of fruits and inflorescences (detail, Figs. 7a and b).

The aggregate of litter settled on the soil surface is considerable: 5 tons of recently fallen leaves, 2.5 tons of leaves in the process of decomposition and 3.9 tons of wood. The authors estimate that it takes 2 years and 4 months for half the annual leaf litter to decompose.

The annual biogeochemical cycle is as follows (Fig. 8 and Table 6):

Absorption = sum of the elements fixed in the annual increment of the ligneous biomass and the elements "recycled" by the annual litter fall and by rainwash.

Restitution = sum of the elements yielded by the annual decomposition of litter (calculated by the Jenny coefficient, say 26.5 for the forest studied) and of the elements added by incident rain and rainwash.

The hologanic horizon constitutes a zone of temporary retention of the mineral elements (511 kg/ha of macronutrients, 34 kg/ha of trace elements). This particularly affects Ca, N, Fe and Mn, which are liberated much more slowly than K, P, Mg and Na.

Comparisons were made with two low kermes-oak garrigues (*Quercus coccifera*) resulting from the degradation of the holly-oak forest (*Quercus ilex*).

They showed that the biomass, the productivity and the quantities of mineral elements in circulation were greatly reduced by comparison with the holly-oak woodland (Figs. 12, 13 and 14).

Discussion

R. H. WHITTAKER. I should like to ask whether the *Quercus ilex* forests represent a climax type or whether they would, in the natural condition, be mixed with pines or other conifers. Communities that I think are comparable in California have mostly an open upper layer of evergreen needle-leaf trees, and a lower tree layer of evergreen-sclerophylls.

P. LOSSAINT. Dans la région de Montpellier, la forêt climax est celle de *Quercus ilex* mélangée, vers les régions plus humides, de *Quercus lanuginosa*. Les peuplements âgés ne comportent pas de résineux en sous-étages. Par contre, sous les peuplements clairs de *Pinus halepensis*, *Quercus ilex* se régénère.

H. LIETH. The figures in Dr. Lossaint's tables show 3.9 t/ha for litter fall and 3 t for litter decomposition. The litter accumulation was given with 11 t. The difference between litter fall and decomposition amounts to 0.9 t per year. One could assume therefore that the forest is 12 years old. Is this correct?

M. RAPP. La décomposition de la litière a été calculée d'après le coefficient de Jenny. Ce dernier indique un pourcentage de décomposition annuelle qui tient compte de la litière en place à un moment donné et de l'apport annuel de litière fraîche. Si ce pourcentage est assez invariable pour un écosystème déterminé, en fonction de l'essence végétale, du sol et des conditions climatiques, le résultat pondéral, lui, varie, car il est fonction du poids de la litière et ne s'applique donc qu'à un instant précis. Et cela d'autant plus qu'il existe un rythme bisannuel de production de litière sous chêne vert qui se répercute sur la masse de l'horizon hologanique.

R. WARING. There is an occurrence of evergreen oak forest with *Umbellularia* in Oregon (on soils derived from peridotite and serpentinite) and in California, around the San Francisco Bay area (Berkeley Hills).

M. BOUCHE. Avez-vous des données ou des estimations sur la vitesse du cycle annuel du carbone dans la station de *Quercus ilex* humide de la Madeleine, qu'on pourrait comparer à celui de la station relativement sèche du Rouquet?

P. LOSSAINT. Dans cette station les mesures ne sont pas encore complètes. En particulier nous ne connaissons pas encore la biomasse.

J. E. SATCHELL. We are considering the possibility of estimating the loss of nutrients in drainage water in Meathop Wood by estimating the difference between rainfall and potential evaporation using a Penman-type formula and by monitoring the nutrient concentration in the ground water from samples obtained from a suction tensiometer. I know Dr. Lossaint has considered this approach and I would be glad if he would comment on it.

P. LOSSAINT. Nous n'avons encore que peu de données sur la perte en éléments minéraux par drainage du sol, sauf en ce qui concerne les litières pour lesquelles nous avons utilisé des microlysimètres.

Des lysimètres monoblocs de sols d'un quart de mètre carré de superficie et de différentes profondeurs ont en outre été mis en place. Malgré leurs imperfections bien connues, nous escomp-

tons obtenir des renseignements quant aux possibilités de lessivage des éléments minéraux.

L'utilisation de tensiomètres à succion n'est pas d'un grand intérêt sous climat méditerranéen, en raison de la forte dessiccation des sols pendant de nombreux mois.

En ce qui concerne l'évapotranspiration, nous utilisons la formule de Turc.

C. BALDY. Les mesures effectuées en Tunisie, à la station de recherches forestières, sur le bilan hydrique, par sondes de

Bouyoucos, ont également donné d'excellents résultats. Nous les avons utilisées jusqu'à 2 mètres de profondeur et nous avons pu tracer pour 2 ans des isohyres précis sous différents peuplements: *Eucalyptus maideni*, *E. camaldulensis*, *Pinus radiata*, *P. pinea* notamment.

Sur cette station de reboisement artificiel, nous étudions également la production totale des *Eucalyptus camaldulensis*. M. Henri Poupon, sous la direction de Schoenenberger, a effectué ces études. Ce projet, financé par le Fonds spécial des Nations Unies, est pris en charge par la FAO.

Bibliographie / Bibliography

Les publications relatives au programme de recherches intégrées sont marquées d'un astérisque / Publications related to the programme of integrated research are indicated with an asterisk

- AUSSENAC, G. 1969. Production de litière dans divers peuplements forestiers de l'est de la France. *Oecol. Plant.*, vol. 4, n° 3, p. 225-236.
- ATTIWILL, P. M. 1966. The chemical composition of rainwater in relation to cycling of nutrients in mature eucalyptus forest. *Plant and soil*, vol. 3, p. 390-406.
- *BOUCHÉ, M. B. 1969. Comparaison critique des méthodes d'évaluation des populations de lombricidés. *Pédobiologia*, n° 9, p. 26-34. (Recherche coopérative sur programme n° 40 du CNRS.)
- *BOTTNER, P. 1970. Étude de la matière organique des principaux types de sols de l'étage bioclimatique du chêne vert dans le midi de la France. *Sci. du Sol*, n° 1, p. 3-18.
- BRAY, J. B.; GORHAM, E. 1964. Litter production in forests of the world. *Adv. ecol. Res.*, vol. 2, p. 101-157.
- *DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl.; VANNIER, G. 1966. La recherche coopérative sur programme en écologie du sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, vol. 3, n° 4, p. 532-531. (Recherche coopérative sur programme n° 40 du CNRS.)
- DUCHAUFOUR, Ph.; BONNEAU, M. 1959. Une méthode nouvelle de dosage de phosphore assimilable dans les sols forestiers. *Bull. A.F.E.S.*, n° 4, p. 193-198.
- DUVIGNEAUD, P. 1967. La productivité primaire des écosystèmes terrestres. Dans: LAMOTTE, M.; BOURLIÈRE, F. (éd.). *Problèmes de productivité biologique*. Paris, Masson. 246 p.
- 1968. Recherches sur l'écosystème forêt, série D: La chênaie-frênaie à coudrier du bois de Wève. Aperçu sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, n° 101, p. 111-127.
- EMBERGER, L. 1955. Une classification biogéographique des climats. *Rec. Trav. Fac. Sci. Montpellier*, Botanique, n° 7, p. 3-43.
- *FOGUELMAN, D. 1966. *Étude de l'activité biologique, en particulier de la minéralisation de l'azote, de quelques sols du Languedoc et du massif de l'Aigoual*. Doctorat d'écologie, Montpellier. 154 p., 13 tabl., 20 fig.
- *GHAFOURI, H. 1968. Étude des caractéristiques hydrodynamiques et thermiques des sols de quelques écosystèmes du midi de la France. Doctorat de pédologie, Montpellier. 79 p., 33 tabl., 27 fig. (Multigraphié.)
- *HEIM, G.; HORISBERGER, D.; RAPP, M.; LOSSAINT, P. 1970. Structure d'un peuplement de *Quercus ilex* et répartition du carbone, de l'équivalent énergétique et des éléments biogènes.

- JENNY, H.; GESSEL, S. P.; BINGHAM, F. T. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil. Sci.*, vol. 2, p. 419-432.
- *KIFFER, E.; MANGENOT, F. 1968. Activité cellulolytique de quelques sols forestiers. *Ann. Inst. Pasteur, Paris*, t. 115, n° 4, p. 582-595. (Recherche coopérative sur le programme n° 40 du CNRS.)
- KIRA, T.; SHIDEI, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, vol. 17, n° 2, p. 70-87.
- *LONG, G.; et al. 1967. *Essais de détermination expérimentale de la productivité d'une garrigue à Quercus coccifera*. Montpellier, Centre d'études phytosociologiques et écologiques du Centre national de recherche scientifique (document n° 39). 29 p. (Multigraphié.)
- *LOSSAINT, P. 1967. Étude intégrée des facteurs écologiques de la productivité au niveau de la pédosphère en région méditerranéenne dans le cadre du PBI. Programme et description des stations. *Oecol. Plant.*, vol. 2, n° 4, p. 341-366.
- *—; RAPP, M. 1967. Un exemple d'installation d'une station expérimentale en milieu naturel pour une étude intégrée d'écologie du sol. Dans: PHILLIPSON, J. (éd.). *Méthodes d'étude de l'écologie du sol*, p. 81-89. Paris, Unesco. (Écologie et conservation, 2.)
- MANIL, G.; et al. 1963. L'humus facteur de station dans la hêtraie acidophile de Belgique. *Bull. Inst. agron. Gembloux*, vol. 31, nos 1-2, p. 1-114.
- MILLER, R. B. 1963. Plant nutrients in hard beech. *N.Z.J.Sci.*, vol. 6, n° 3, p. 365-413.
- NEWBOULD, J. P. 1967. *Methods of estimating the primary production of forest*. Oxford, Blackwell. (International Biological Programme Handbook 2.)
- OLSON, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, vol. 44, n° 2, p. 322-331.
- OPPENHEIMER, H. R. 1945. Cambial wood production in stems of *Pinus halepensis* (with anatomical and silvicultural notes). *Palest. J. Bot. Rehovot*, vol. 5, p. 22-51.
- OVINGTON, J. D. 1968. Considerations of forest productivity. *Aust. For.*, vol. 32, n° 4, p. 191-204.
- 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Adv. ecol. Res.*, vol. 1, p. 103-192.
- ; MADGWICK, H. A. I. 1959. Distribution of organic matter and plant nutrients in a plantation of Scots pine. *For. Sci.*, vol. 5, n° 4, p. 344-355.
- *RAPP, M. 1967a. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux et d'azote dans un bois de pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). *Oecol. Plant.*, vol. 2, n° 4, p. 325-328.

- *—. 1967b. Étude expérimentale de la libération d'éléments minéraux lors de la décomposition de litières d'essences méditerranéennes. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 264, p. 797-800.
- *—. 1969a. Apports d'éléments minéraux au sol par les eaux de pluviolessivage sous des peuplements de *Quercus ilex* L., *Quercus lanuginosa* Lamk. et *Pinus halepensis* Mill. *Oecol. Plant.*, vol. 4, n° 1, p. 71-92.
- *—. 1969b. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens: la forêt de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Oecol. Plant.*, vol. 4, n° 4, p. 377-410.
- *—. 1971. *Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens*. Éditions du CNRS, Paris, 184 p.
- *—; LOSSAINT, P. 1966. Apports au sol de substances organiques et d'éléments minéraux par la litière dans une futaie de *Quercus ilex* et une garrigue de *Quercus coccifera* dans le sud de la France. *C.R. de la Conférence de pédologie méditerranéenne*, p. 269-275. Madrid.
- *—; ROMANE, F. 1968. Contribution à l'étude du bilan de l'eau dans les écosystèmes méditerranéens. 1: Égouttement des précipitations sous des peuplements de *Quercus ilex* L. et de *Pinus halepensis* Mill. *Oecol. Plant.*, vol. 3, p. 271-284.
- RENNIE, P. J. 1955. The uptake of nutrients by mature forest growth. *Plant and soil*, vol. 7, n° 1, p. 49-95.
- RIKLI, M. 1948. *Das Pflanzenkleid der Mittelmeerlande*. Berne, Hans Huber. 3 t., 1418 p.
- RODIN, L. E.; BAZILEVICH, N. I. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Edinburgh, Oliver and Boy. 288 p.
- SAUVAGE, CH. 1961. Recherches géobotaniques sur les subéraies marocaines. *Trav. Inst. Sci. Chérifien*, série Botanique, n° 21. 462 p.
- WHITTAKER, R. H. 1965. Branch dimensions and estimation of branch production. *Ecology*, vol. 46, n° 3, p. 365-370.

Feasibility study of an energy budget for Meathop Wood

J. E. Satchell
The Nature Conservancy, Merlewood Research Station,
Grange-over-Sands, Lancashire (United Kingdom)

CONTENTS

Introduction
Site description
Organization
Energy budget
Total incoming radiation
Net primary production
Increase in standing crop
Input to the soil
Decomposition by micro-organisms
Decomposition by invertebrates
Accumulation of soil organic matter
Systems analysis
Contributors to the Meathop Wood IBP programme
Résumé
Bibliography / Bibliographie

INTRODUCTION

Central to the IBP theme of the biological basis of production is the comparative study of ecosystems in terms of energy and nutrient transfers between successive trophic levels. The literature of ecosystem energetics and nutrient cycling contains various accounts of transfer rates between two or more selected woodland species, but no attempt has yet been made to bring a total ecosystem approach to the energetics of an existing woodland community. There are good reasons why the energy flow through woodland cannot be precisely described at present, e.g., uncertainty about root production and some aspects of microbial activity, but, until at least preliminary attempts are made, the feasibility of constructing energy and nutrient models for the forest biome will remain in question.

The Meathop Wood programme is a main site programme classified as a total woodland ecosystem study concerned primarily with the preparation of energy and nutrient (N and P) budgets. The detail in which these budgets can be prepared is still under discussion but, as a first step towards an energy budget, provisional estimates have been made of the amounts of energy fixed in net primary production, accumulated in the standing crop and dispersed by secondary producers in respiration. The estimates are based where possible on data from Meathop itself and otherwise on literature sources. The purpose of this paper is to show how far this provisional energy budget balances and how far changes in the component estimates effect the final balance of the budget. Within this framework the methods in use in the Meathop Wood programme are briefly described and a list of contributors to the programme is appended from whom further information on the component studies may be obtained.

SITE DESCRIPTION

Meathop Woods, covering approximately 40 hectares lie three kilometres from Grange-over-Sands on the sea coast of Morecambe Bay on the southern edge of the English Lake District. They are situated at an altitude of about 45 metres on an outcrop of Carboniferous limestone with terraces and small scarps. The terraces are covered with glacial drift of a mean depth in the study area of 38 cm, but varying greatly with the eroded surface of the underlying limestone pavement. The soil is predominantly brown earth with a mull humus, the pH of the A horizon in the study area ranging from 4.1-7.3.

Meathop Wood is a mixed deciduous wood with oak, ash, birch and sycamore dominating the canopy and hazel forming a well-developed understorey. The ground layer is dominated by *Rubus fruticosus* agg., *Endymion non-scriptus*, *Anemone nemorosa*, *Mercurialis perennis* and *Oxalis acetosella*. There is a recorded history of woodland management, mainly for charcoal production, since 1770 and the site is thought to have carried woodland indefinitely. Provisional estimates of the biomass of the flora, fauna and microflora are given in Table 1. Some of these estimates are speculative and all are subject to revision.

Rainfall is approximately 120-125 cm per annum.

ORGANIZATION

Thirty workers have contributed to the research done so far, about half from Merlewood Research Station and half from universities and other institutes. All component studies are related to, but not necessarily carried out on, a central area of one hectare which is referred to as the type or reference hectare. A summary of all work done and much of the basic data is recorded in the Meathop Research File which is updated annually and distributed to all participants.

ENERGY BUDGET

TOTAL INCOMING RADIATION

A Kipp solarimeter erected above the tree canopy on an instrument tower is connected with a Kent Mk. III Electronic Recorder, giving both a continuous trace of incoming radiation and an integrated running total. The instruments came into operation in January 1967 and have provided data for two complete years. The annual totals for 1967 and 1968 were respectively 70,794 and 74,898 cal/cm².

NET PRIMARY PRODUCTION

Above-ground production by trees

This is calculated from estimates of (1)¹ mean annual increments of stems and branches, (2) production of

1. Numerals refer to data given below.

stem and branch litter, (3) estimates of butt weights, (4) production of leaf and other litter, (5) organic matter washed from the canopy, and (6) material consumed by herbivores.

Production of stems and branches. Annual increment of stems and branches over a five-year period was estimated from (a) regression equations for winter tree weight on stem girth, (b) girth increments measured from stem cores. The regression equations were obtained from trees felled during the construction of a forest road in the wood, supplemented by a further ten trees selected to obtain a representative range of girth classes. Trees, 27 birch, 20 oak, 15 ash and 10 sycamore, were felled and weighed in the field in January-April 1966. After measuring stem girths at 1.3 m, stems and branches were divided into size classes and sub-sampled to obtain fresh/dry weight ratios. The procedure used is described in detail by Bunce (1968).

All trees on the reference hectare were sampled by a Pressler borer to obtain girth increments over a five year period. The mean annual weight increase of stems and branches estimated from the five year increments and from the regressions of total above-ground dry weight on girth, was, for all trees combined, 3,008 kg/ha (1).

250 borings were made of hazel shoots and the mean increment calculated for each of five stem diameter classes. By a similar procedure hazel stem increment was estimated as 1,155 kg/ha/year (2).

Production of stems and branches > 40 cm long which fell to the ground as dead wood was estimated from fortnightly collections from 15 quadrats of 25 m². Smaller branch and twig material was collected weekly or fortnightly from 30 litter traps in the reference hectare. The mean weight of stem, branch and twig material falling in 1966-68 was 1,363 kg/ha/year (3).

From (1) + (2) + (3) stem and branch production, excluding the tree stumps, was 5,526 kg/ha/year.

The production of the tree butts was estimated from calculation of butt weight from a sub-sample of 50 of the trees used for estimating stem and branch production. Volume was estimated approximately from the butt height and the diameter at the cut surface and was converted to weight from standard density values for the different species. This indicated a butt biomass of 10,406 kg/ha. Production relative to biomass was assumed to be the same for butts as for stems and branches, viz. 5,526/109,419 or 5.05 per cent. This yielded an estimate of butt production by all species together of 526 kg/ha/year and a total stem and branch production of 6,052 kg/ha/year (4).

Production of leaf litter, miscellaneous litter and leachates. Leaf litter, fruits and other materials were collected from the 30 litter traps. The mean weight of this material falling in 1966-68 was estimated as 3,770 kg/ha/year (5).

Organic matter leached from the canopy was estimated in 1966/67 by measurement and analysis of the contents of standard rain gauges below the canopy and of stem flow in an area adjacent to the reference hectare. The organic matter content of the incident rainfall was estimated similarly from rain gauges in clearings around the site. The estimate reached was 400 kg/ha/year in the throughfall and 89 kg/ha in the incident rainfall, the difference of 311 kg/ha/year (6) being accountable to production.

Combining (4), (5) and (6) gives a total above-ground production estimate by trees and shrubs of 10,133 kg d.w./ha/year (7).

Root production by trees and shrubs

Root production studies are planned for the main species of trees and shrubs. To date, a minimum estimate for

hazel has been obtained from root systems excavated hydraulically using a pump delivering about 160 litres per minute. From 21 plants excavated, a satisfactory regression was obtained for the sums of the dry weights of the roots on the sums of the stem diameters squared. Using the stem increment data from the 250 borings, the root weights five years previously were estimated from the regression and the root increments obtained by difference. This yields a mean annual root increment estimate of 286 kg/ha. The mean ratio of root crown biomass to root biomass in nine of the plants excavated was 0.70 so that total below-ground increment is likely to be about 486 kg/ha/year.

The death rate of hazel roots has not yet been studied so that below-ground production cannot be estimated. However, a provisional estimate can be obtained by assuming that below-ground production/above-ground

TABLE 1. Provisional biomass estimates (kg d.w./ha)

	Oak	Ash	Birch	Sycamore	Hazel	Total
<i>Trees and shrubs</i>						
Winter stems and branches	48 341	32 997	15 287	3 422	12 600	
Leaves ¹	1 389	811	374	107	471	
Roots ²	9 668	6 599	3 057	684	3 780	
	<u>59 398</u>	<u>40 407</u>	<u>18 718</u>	<u>4 213</u>	<u>16 851</u>	139 587
Standing dead wood						4 852
<i>Ground flora</i> ³						
	Rubus	Fraxinus seedlings	Endymion	Mercurialis	Anemone	
	360	402	398	103	82	1 596
<i>Herbivores</i>						
Vertebrates ⁴						2
Caterpillars ⁵						1
<i>Soil and litter microflora</i>						
Bacteria and Actinomycetes ⁶						2
Fungi ⁷						454
<i>Soil and litter fauna</i>						
Protozoa	1					
Nematodes ⁸	2					
Earthworms ⁸	12					
Enchytraeidae ⁸	4					
Molluscs ⁸	5					
Acari	1					
Collembola ⁸	2					
Diptera ⁸	3					
Other Arthropods ⁸	6					
	<u>36</u>					36
Fallen dead wood ⁹						5 236
Soil organic matter ¹⁰						240 506
Total weight of living and dead organic matter						<u>392 272</u>

1. Weight from litter collections.

2. Taken as 20% of stem and branch weight for trees; 30% for hazel.

3. Seasonal maxima.

4. Assuming 70% water content (Gorecki, 1967)

5. Net production (see text).

6. From plate counts assuming dry wt of 2×10^{-13} g/cell.

7. From length of stainable hyphae and assumed water content of 85%.

8. Assuming water content of 80%.

9. Assumed to be 380% of annual fall of dead wood. Based on Frankland, 1966.

10. Estimated weight of soil organisms deducted from value obtained by loss on ignition (see text).

For other estimates see text.

production is as below-ground biomass/above-ground biomass. The standing crop of hazel was estimated as: winter stems and branches 14,100 kg/ha; leaves (from litter collection) 471 kg/ha; roots 2,775 kg/ha; and root crowns 1,943 kg/ha. Thus, below-ground biomass/above-ground biomass is estimated as 4,718/14,571 or 0.33.

This provisional estimate is higher than the value of 0.20 commonly applied to forest trees (Möller, Müller and Nielsen, 1954; Bray, 1963), perhaps because the hazel was coppiced up to 30 years ago. However, most of the production is by the trees and as these appear to be less influenced by coppicing it may be preferable to use the value of 0.20 provisionally. On this basis total below-ground production by trees and shrubs would be estimated as 2,027 kg/ha/year (8) and from (7) + (8) total production by trees and shrubs as 12,160 kg/ha/year (9).

Production by ground flora

The ground flora is dominated by *Rubus fruticosus* agg. and the following ten species: *Endymion non-scriptus*, *Anemone nemorosa*, *Viola riviniana*, *Mercurialis perennis*, *Potentilla sterilis*, *Geum urbanum*, *Sanicula europaea*, *Fragaria vesca*, *Oxalis acetosella* and seedlings of *Fraxinus excelsior*. A special study is being made of *Rubus* production by serial cropping of plots adjacent to the type hectare and estimation of root-shoot ratios on other sites. Preliminary studies suggest an annual production for this species around 300 kg/ha (10).

For the remaining ground flora, excepting *Anemone*, *Mercurialis*, and *Oxalis*, samples of 30 plants of each species have been dug out at intervals, cleaned, dried and weighed to establish growth curves from which mean annual dry weight increments can be calculated. Production is estimated from the product of these increments and the numbers of plants/hectare of each species. Weight increment curves for *Anemone*, *Mercurialis* and *Oxalis*, which do not occur as individual plants, have been calculated from estimates of the mean increment per stem and the mean number of stems per unit area. Preliminary inspection of the data suggests a total production near 597 kg/ha/year (11) and a further 15 kg/ha/year (12) for other, less frequent species. A special study suggests additional production by *Mnium hornum* of about 9 kg/ha/year (13).

From (10), (11), (12) and (13) we reach a provisional estimate of ground flora production of 921 kg/ha/year and from this and (9) we reach a provisional estimate of total net primary production of 13,081 kg/ha/year.

Energy content of plant material

Calorific determination carried out on 24 litter fractions collected at different times of the year showed a mean value of 4.765 kcal/g d.w. with no significant differences between fractions or between materials collected at different times of the year. This value is therefore used

for converting the production estimate from 13,081 kg/ha/year (14) to 6,233 kcal/m²/year.

Consumption by herbivores

Invertebrates. There appear to have been relatively few phytophagous insects in Meathop Wood in recent years, the commonest being defoliating caterpillars on oak and hazel. Populations of mainly *Operophtera brumata* and *Tortrix viridana* reached maxima in 1967 of about 4 larvae per 100 shoots of hazel and 6 per 100 shoots of oak and similarly low densities in 1968 and 1969. Estimates of the number of shoots/m² were obtained by dividing, for each species, the numbers of leaves caught in litter traps throughout the year by the seasonal maximum of the number of leaves per shoot obtained from twig samples. Net production by the caterpillars, calculated from the growth and mortality curves for each species, amounted to only 100 mg d.w./m². Their energy content, measured in a bomb calorimeter, was 5.7 kcal/g. Wiegert and Evans (1967) suggest that leaf feeding invertebrates in general utilize approximately 35 per cent of the energy they assimilate in production and on this basis the energy respired by these lepidopterous larvae would be about 1 Kcal/m²/year. (15).

Wiegert and Evans also suggest 30 per cent as a general value for the proportion of ingested energy assimilated and on this basis the leaf material ingested would contain approximately 5 Kcal/m²/year.

Vertebrates. Trapping with 100 Longworth small mammal traps on two nights each month from March-October 1964 yielded only 44 *Apodemus sylvaticus* and a few *Clethrionomys*. A further census will be made in March 1970.

Ovington (1962) gives an estimate by Southern of the average weight of deer, badgers, foxes, moles and voles in British woodland of 7.7 kg/ha. Deer are excluded from Meathop Wood by fencing; mouse and vole populations appear in recent years to have been very low; and the numbers of moles and birds are considered by experienced observers to be below average. The weight of vertebrates in Meathop therefore seems unlikely to exceed 5 kg/ha and from standard literature sources the respiratory energy demand of such a biomass may be provisionally estimated as about 6 kcal/m²/year (16).

From (15) and (16) the total annual loss of energy by respiration of herbivores seems likely to be about 7 kcal/m² (17).

Wiegert and Evans (1967) suggest that the energy of production in herbivorous mammals is generally about 2 per cent of that utilized in respiration and that the energy assimilated is about 65 per cent of that ingested. On this basis the energy content of the material eaten by vertebrates may be about 9 kcal/m²/year. The energy content of the primary production consumed by herbivores in Meathop Wood may therefore be about 14 kcal/m²/year (18).

Utilization of solar energy

From (14) and (18) the energy content of the net primary production of Meathop Wood appears to be about 6,247 kcal/m²/year (19).

The mean annual solar energy input for 1967 and 1968 was 728,460 kcal/m² or, assuming 45 per cent to be in the photosynthetically reactive waveband, 327,807 kcal/m² of utilizable energy. The proportion of this energy utilized in net primary production appears therefore to be about 1.91 per cent.

INCREASE IN STANDING CROP

Evidence from tree rings suggests that the last thinning of timber took place in about 1955 since when the standing crop has been increasing.

Probably nearly the whole of the production as tree butts is currently being added to the standing crop since there are no large dead or dying trees in the stand. However, there is clearly a proportion of decomposing material in the hazel stools only part of the production of which is being added to the standing crop.

If it is assumed that (a) the ratio of production to biomass is the same in hazel stools as in hazel stems and that (b) the ratio of increment to production is the same in hazel stools as in hazel stems, the increment in the stools can be estimated as 92 kg/ha/year and the decomposing material as 15 kg/ha/year (20).

Subtraction of this estimate of 15 kg/ha/year from the estimate of total tree butt and shrub stool production of 526 kg/ha/year (4) gives an estimate of increment in tree butts and shrub stools of 511 kg/ha/year. Added to the estimate of stem and branch increment of 4,163 kg/ha, (1) + (2), this yields an estimate of the total increment to the above-ground standing crop of 4,674 kg/ha/year or approximately 46 per cent of above-ground tree and shrub production.

Estimation of the increase in standing crop of the tree and shrub roots has not yet been completed but a provisional estimate can be obtained by assuming that the relationship between increase in standing crop and annual production is the same above- and below-ground. On this basis the root production estimate of 2,027 kg/ha/year (9) suggests a below-ground increment of 935 kg/ha/year. The total increase in standing crop would then be estimated as 5,609 kg/ha/year or 2,673 kcal/m²/year (21).

INPUT TO THE SOIL

It was estimated that 46 per cent of above-ground production of trees and shrubs of 10,133 kg/ha/year is currently being added to the standing crop. The remaining 54 per cent, i.e. 5,459 kg/ha/year, will reach the ground as litter or leachates. Assuming below-ground litter production to be 20 per cent of above-ground

litter production, a further 1,092 kg/ha/year would be added as dead roots and root crowns.

Ground flora production was estimated as 921 kg/ha/year and, assuming a steady state, an equivalent weight of ground flora litter will on average be produced each year. The total weight of litter and leachates produced annually appears therefore to be of the order of 7,472 kg/ha/ or 3,560 kcal/m² (22).

DECOMPOSITION BY MICRO-ORGANISMS

Energy respired by Bacteria and Actinomycetes

Leaf litter above ground. The population respiration of the micro-organisms can in theory be estimated from (a) the mean population of micro-organisms present per gramme of litter, (b) the mean weight of litter present on the ground surface throughout the year, (c) the respiration rates of the micro-organisms at the prevailing field temperatures. Clark (1967) has shown that when direct counts of bacteria are used in such a computation, the estimate of CO₂ production by the bacteria is several times greater than measured rates of soil CO₂ production in the field. This arises from the inclusion in direct counts of spores which are not metabolically active and the use of these counts for population metabolism estimates in conjunction with respiratory rates obtained from metabolically active cultures. Estimates of population metabolism using such respiratory rates agree much more closely with observed rates of field CO₂ production when the population estimates are based on plate counts. Since these respiratory rates are the only estimates available at present, plate counts have been used for estimating microbial populations in Meathop Wood. Some direct counts have been made on Meathop material and may be used if it proves possible to obtain estimates of the respiratory activity of micro-organisms in the corresponding metabolic state.

Provisionally, an estimate of the energy consumption by bacteria and actinomycetes on oak leaf litter can be obtained from the following data:

Mean estimate of numbers of bacteria and actinomycetes on oak leaf litter from plate counts
3.2 × 10⁷/g d.w. of litter (23);

Weight of oak leaf litter falling annually estimated from litter traps: 137 g/cm² (24);

Average proportion of oak litter present on the ground throughout the year: 60 per cent (25);

Mean respiration rate of bacteria (from Jensen (1936) selected by Clark (1967) as a representative figure for soil bacteria): 0.1 mg CO₂/day/billion (10⁹) bacteria. Assuming an R.Q. of 1 this would utilize 0.09 kcal/year (26);

(23)-(26) yield an estimate of the energy used by the bacteria and actinomycetes in oak leaf litter of 0.23 kcal/m²/year.

A similar argument can be used for ash leaf litter. The mean count was 9.6 × 10⁸; the weight of ash leaf

litter produced was 81/g/m²/year; and the average proportion of this present throughout the year was 24 per cent. This leads to an estimate of respiration by bacteria and actinomycetes of 1.68 kcal/m²/year.

Oak and ash litter together formed about 58 per cent of the leaf litter fall so that respiration by bacteria and actinomycetes on all the leaf litter was perhaps about 2.3 kcal/m²/year (27).

Humus and soil. The mean number of bacteria and actinomycetes counted monthly for two years was 3.96×10^7 /g d.w. of F + H material. The mean depth of the F + H layer was estimated to be 1 cm with an estimated dry weight of 10 kg/m². The bacteria in this horizon may then respire about

$$\frac{3.96 \times 10^7 \times 10^4 \times 0.09}{10^9} = 33 \text{ kcal/m}^2/\text{year. (28)}$$

The mean number of bacteria and actinomycetes from similar counts was 6.92×10^6 /g d.w. of soil (A horizon).

The mean depth of the A layer on the reference hectare is 3.5 cm (4.5-1 cm H layer), the mean content of stones > 2 mm diam. is 17 per cent, and the mean soil density is 0.9267. The mean weight of soil in the A horizon is therefore about 27 kg/m². The A layer bacteria and actinomycetes may then respire about

$$\frac{6.96 \times 10^6 \times 27,000 \times 0.09}{10^9} = \text{approximately } 17 \text{ kcal/m}^2/\text{year. (29)}$$

The mean number of bacteria and actinomycetes in the B horizon is about 25 per cent of that of the A horizon, i.e. 1.73×10^6 /g d.w. The mean total soil depth is 38 cm so the mean B horizon depth is approximately 33.5 cm weighing about 258 kg/m². The B horizon bacteria and actinomycetes may therefore respire about 25 kcal/m²/year (30).

From (28), (29) and (30) the bacteria and actinomycetes in the humus and soil may therefore respire about 75 kcal/m²/year (31).

Energy respired by fungi

Leaf litter above ground. The population metabolism of the litter fungi may eventually be determinable from estimates of lengths of fungal hyphae present per unit weight of litter; the weight of litter on the site; and the respiration rate at the prevailing temperatures. The lengths of fungal hyphae in Meathop litters have been estimated from Jones and Mollison slides on which the hyphae which respond to staining with phenolic aniline blue are considered to be living and those remaining unstained are considered as dead. A mean value from oak leaf litter sampled nine times during a year was 596 metres hyphae/g d.w. litter.

The commonest basidiomycete and probably the most active decomposer in Meathop Wood is *Mycena galopus* and this species has been selected for intensive

study. A six-month-old culture of irradiation-sterilized oak leaf litter inoculated with *Mycena galopus* used 37 μ l of O₂ per hour per gramme of litter when placed in a respirometer at 10°C. Jones and Mollison counts on sub-samples showed there to be about 3,990 m of hyphae/g litter, so oak leaf litter in the field might be expected to respire a little less than 6 μ l O₂/g litter/hour. Taking into account the respiration of the bacteria and actinomycetes, estimated at about 5 μ l O₂/g/hour, the whole litter might have been expected to respire at about 11 μ l O₂/g/hour. In fact, oak leaf litter brought in from the field on eight occasions from 2 to 31 weeks after leaf fall respired at rates between 46 and 89 μ l O₂/g/hour at 10°C and it is clear that the O₂ consumption of *Mycena galopus* in a six-month-old culture is substantially less than that of litter fungi in the field.

Provisionally therefore the rate of energy consumption by leaf litter fungi must be computed from the difference between the respiration rate of the litter and the estimated respiration rate of the bacteria and actinomycete populations.

The mean respiration rate of the oak leaf litter referred to above was 69 μ l O₂/g d.w. litter/hour at 10°C and from (23)-(26) 0.67 μ l O₂/g d.w. litter/hour appears to be utilized by bacteria and actinomycetes. It would seem therefore that apart from a small fraction which may be respired by nematodes and other microfauna, virtually the whole of the oak leaf litter respiration must be attributed to fungi. If this is taken to be at the rate of 68 μ l O₂/g d.w. litter/hour, from the data given at (23)-(26) the energy consumption by fungi in oak leaf litter on the surface will be about 234 kcal/m²/year.

By a similar argument, using the data already given for ash litter and a mean respiration rate of 101 μ l/g/hr derived from ash litter samples taken from the field during the first three months after leaf fall, the energy respired by fungi in ash leaf litter on the surface may be estimated as 81 kcal/m²/year.

Oak and ash litter formed about 58 per cent of the total leaf litter so that respiration by all the leaf litter fungi may account for about 543 kcal/m²/year.

The respirometry on which these calculations is based was carried out at 10°C whereas the mean temperature of the soil surface in Meathop Wood for 1966-68 was 9.2°C. A temperature correction based on the standard Krogh metabolism curve would reduce the estimate of energy utilized by 6 per cent to 510 kcal/m²/year (32).

Humus and soil. The respiration rate of fungi in the soil might similarly be estimated by measuring the respiration rate of soil samples and deducting the oxygen consumption attributable to other organisms. Monthly measurements of respiration rate were made for one year of A horizon soil from Meathop Wood in a Warburg respirometer at 20°C. After correcting the mean rate obtained to relate to the prevailing temperature and computing the weight of soil per unit area as previously described the estimate arrived at for the amount of

energy consumed in soil respiration is 6,907 kcal/m²/year. This is nearly twice the estimated energy input as litter and is therefore rejected as a basis for calculating the energy requirement of the fungi.

A study in progress on the mycelium content of the soil provides some preliminary figures from Jones and Mollison slides of the length of hyphae present per gram of material from the F and H, A and B horizons. An estimate of the energy utilized in respiration by the soil fungi can be made by assuming that, per unit length of mycelium, the respiration rate of hyphae in the soil is the same as that recorded from oak litter. This was 69 μ l O₂/g d.w. oak litter/hour at 10°C. A preliminary estimate of the length of hyphae in the F and H layer based on Jones and Mollison counts was 1,131 m/g d.w. so that, *pro rata*, this might respire 10⁴ μ l O₂/g/hour at 10°C. The weight of material other than stones in the F and H layer was estimated as previously described as 10 kg/m² so that the O₂ consumption of the mycelium contained in it might be 9,119 l/m²/year. By similar computations the oxygen consumption of the mycelium in the A and B horizons can be calculated and when converted to energy terms yields a total figure for the mycelium in the whole profile of 118,334 kcal/m²/year. This is more than thirty times the estimated energy input and is therefore untenable.

An alternative approach is to estimate the energy of mycelium respiration from estimates of mycelium biomass and a respiration rate of a soil fungus obtained from the literature. The biomass of the mycelium in the F and H layer, estimated from (a) the measured length of stained hyphae; (b) a measured mean hyphal diameter of 3.44 μ m; (c) a specific gravity of 1.1; and (d) the estimated weight of the horizon of 10 kg/m²; was 97 g/m². Hine's (1962) data for respiration of *Pythium* in a Warburg respirometer provides a value of 288 μ l/g/hour at 28°C after 6 hours. Adjusted from the Krogh curve to the prevailing mean soil temperature of 9.2°C this suggests a rate of 54.2 μ l/g/hour. If the mycelium is respiring at something near this rate the mycelium of the F and H layer may be utilizing about 220 kcal/m²/year. The biomass of the mycelium in the A and B horizons was similarly estimated as 74 g/m² and 108 g/m², suggesting a total energy consumption by the mycelium in the whole profile, including the L layer, of 1,143 kcal/m²/year (33).

It is a matter of opinion whether such an estimate is better than no estimate at all, but pending the collection of more directly relevant data on fungal respiration, it may be useful for preliminary modelling purposes.

Energy respired in the decomposition of wood

This is considered at this point since it is thought that decomposition of fallen wood is mainly by fungi. Studies are in progress to identify the fungi and fauna involved and to estimate their biomass and production. At the present time the energy respired cannot be partitioned

between organisms but in the absence of any evidence of organic matter accumulating in the soil to a significant extent it may be assumed that the rate of input of dead wood and the rate of decomposition are in equilibrium. The mean weight of stem, branch and twig material falling in 1966-68, as estimated from litter collection, was 1,363 kg/ha/year and additional litter from hazel stools was estimated as 15 kg/ha/year. An average decomposition rate for this material may therefore be about 657 kcal/m²/year (34) of which perhaps about 90 per cent or 591 kcal/m²/year (35) may be respired by microflora.

From (27), (31), (33) and (35), the respiration by the microflora of both litter and soil appears to account for about 1,811 kcal/m²/year (36) or 51 per cent of the annual energy input as litter and leachates.

DECOMPOSITION BY INVERTEBRATES

Protozoa

Counts of naked amoebae by the Singh dilution plate method gave mean values of 1,000-3,000/g d.w. of soil, of which about half were encysted. Using the weights of soil in the F + H and A horizons given previously as a basis for conversion, the total population estimate obtained is 46 \times 10⁶/m². Estimates in the literature of respiration rates are about 10 μ l O₂/hour/10⁶ active amoebae and 2 μ l O₂/hour/10⁶ cysts, suggesting for the Meathop population a respiratory energy consumption of about 12 kcal/m²/year (37).

Nematoda

Sampling for soil nematodes, begun in January 1969, will be carried out monthly for two years using a modified Baermann funnel apparatus for extraction. Preliminary results suggest a population of about 2.3 \times 10⁶/m² to a depth of 9 cm. Other workers (Nielsen, 1949) have found the whole of the nematode population within this depth.

Respiration studies using Cartesian divers are planned but provisionally Nielsen's estimate of respiratory rate can be used for estimating population metabolism. Nielsen estimated that 10 \times 10⁶ nematodes respired 368 kcal/m²/year so, at this rate, the Meathop population would respire 85 kcal/m²/year (38).

Lumbricidae

Work to date on this group has been concerned primarily with developing a new extraction method but samples from a plot near to the reference hectare indicated an earthworm biomass of about 60 g/m² f.w. Literature sources (Satchell, 1967) suggest that such a population may respire about 54 kcal/m²/year (39).

Enchytraeidae

Routine sampling commenced on the reference hectare in December 1966 and is continuing, the samples being

extracted in water-filled funnels. The mean biomass estimate to date is about 22 g/m² f.w., but it should be noted that this changes substantially from year to year, possibly in relation to summer rainfall. About half the biomass is of *Fridericia perrieri* and as the respiratory rates of this and the other common species are known (O'Connor, 1967) the energy used in respiration can be computed. The estimate obtained is 167 kcal/m²/year (40).

Mollusca

Samples from a quadrat outside the reference hectare, extracted by Vagvolgyi's method for snails and South's method for slugs indicate a mollusc biomass of less than 1 g/m². Respiration rates measured in a Gilson respirometer at 10°C and taking account of the proportion of the time spent in locomotion indicate a mean O₂ consumption rate for three species of slugs of 1,516 μl/100 mg d.w. Related to the estimated biomass this suggests an energy consumption of about 3 kcal/m²/year (41).

Acari

Sampling on the reference hectare has been carried out monthly since August 1967 with extraction in Tullgren funnels. The mean population density of oribatid mites through this period has been about 32,000/m². Respirometric studies on the commoner species are in progress using Cartesian divers but provisionally Berthet's data can be used. Berthet (1963) estimated that a population of 134,000 oribatids/m² utilized 21.54 kcal/m²/year so, *pro rata*, the Meathop population would use about 5 kcal/m²/year (42).

Collembola

Samples have been taken monthly from the reference hectare and the Collembola extracted in a Macfadyen high-gradient extractor. For the period January 1966 to August 1967 the mean population density was about 8,000/m². Cartesian diver data on oxygen consumption are being obtained for the commoner species but provisionally an estimate of the energy used in respiration can be obtained from Healey's estimate (1967) that a population of 42,000 Collembola/m² would use 12 kcal/m²/year. The Meathop population if respiring at the same rate would use approximately 2 kcal/m²/year (43).

Dipterous larvae

Monthly samples are taken from the reference hectare and the fly larvae extracted by sieving and flotation in glycerol/water mixtures. Data obtained since January 1968 suggest a mean population of around 12,000 larvae/m², mainly of Chironomidae, with a mean biomass of about 1.5 g/m². Macfadyen's estimate (1963) of 6 kcal/g/year for the respiratory energy consumption of dipterous larvae suggests a corresponding estimate for the Meathop population of 9 kcal/m²/year (44).

Other Arthropoda

No population data for other arthropod groups are available as yet for Meathop. The only analogous site for which quantitative data are published is Bornebusch's (1930) beech mull where the mean biomass of Isopoda, Myriopoda and Coleoptera was about 3 g/m². These groups respire at about 8 kcal/g/year suggesting an energy loss by respiration for the population of about 24 kcal/m²/year (45).

The total energy loss in respiration by invertebrate decomposers, estimated by summing (37)-(45), may therefore be about 361 kcal/m²/year (46).

From (36) and (46) the energy of respiration of both micro-organisms and invertebrates appears to be 2,172 kcal/m²/year (47).

ACCUMULATION OF SOIL ORGANIC MATTER

The energy budget for the ecosystem may be expressed in units of kcal/m²/year in the following equation:

$$\begin{aligned} \text{Net primary production} = & \\ & \text{Increase in standing crop} \\ & + \text{respiration by herbivores} \\ & + \text{respiration by decomposers} \\ & + \text{increase in soil organic matter.} \end{aligned}$$

The estimated values for this equation are:

$$\begin{aligned} 6,247 (19) = & 2,673 (21) \\ & + 7 (17) \\ & + 2,172 (47) \\ & + \text{increase in soil organic matter.} \end{aligned}$$

If the estimates were correct, the energy content of the increase in soil organic matter would be 1,395 kcal/m²/year, equivalent to 2,930 kg organic matter/ha (48). Measurement of loss on ignition at 550°C of F + H, A and B horizons samples taken just before leaf fall gave mean values respectively of 19.1, 10.8 and 7.5 per cent. The products of these values and the weights of material in each horizon, estimated previously, yield a value of 241,000 kg/ha. This leads to an estimate for the total organic matter content of the whole profile after deduction of the estimated weight of soil organisms of 240,506 kg/ha.

The figure given at (48) would thus amount to only about 1 per cent of the "standing crop" of soil organic matter. An annual increment of this order of magnitude seems quite possible but difficult to measure directly, at least in the short term.

SYSTEMS ANALYSIS

The values obtained in the trial energy budget above seem ecologically reasonable and the two sides of the equation, even when the soil organic matter increment is omitted, are at least of the same order of magnitude.

In view of the complexity of the ecosystem this may seem an encouraging start and a sufficient justification for the hope that the eventual completion of the energy budget may prove feasible.

However, the fact remains that one term in the equation is obtained by difference and the extent to which the other terms in the budget balance is to some extent fortuitous. It is clear that some of the component estimates, for example, the energy respired by some of the decomposer organisms, could be incorrect to one or even two orders of magnitude without materially affecting the balance of the energy equation while quite small changes in some of the components of the primary production estimate would have substantial effects on the balance of the budget. Identification of the components to which the budget is particularly sensitive is properly the field of systems analysis but provisionally some useful guidance in the research planning can be obtained by simple arithmetical methods.

As an indication of the sensitivity of the budget to variations in the component estimates, the percentage changes in the component estimates in Tables 2 and 3 which would individually produce a 5 per cent change in the estimate of net primary production or energy output have been calculated. It will be seen from Fig. 1 that changes in any of the component estimates of stem and branch production will also change the estimate of butt production and the estimate of root production and these secondary effects have been taken into account in the computation.

TABLE 2. Percentage changes in values of component estimates which individually change the estimate of net primary production by 5 per cent

	Estimate	Percentage change
Herbivore consumption	29 kg/ha/year	2 260
Leachate production	311 kg/ha/year	211
Ground flora production	921 kg/ha/year	71
Hazel stem increment	1 155 kg/ha/year	42
Stem and branch litter production	1 378 kg/ha/year	35
Ratio of below-ground/above-ground production	0.20	32
Tree stem and branch increment	3 008 kg/ha/year	16
Leaf litter production	3 770 kg/ha/year	14

It seems likely that when the work is completed the errors of most of the component estimates can be kept within the percentages shown in Table 1 and that therefore few of them individually will affect the final estimate of net primary production by as much as 5 per cent.

The conversion of the production estimate from a weight to an energy basis depends at present on the single conversion factor 1 g d.w. = 4.765 kcal and the

full effect of any error in this factor will be transmitted directly to the production estimate. However, an increase from 4.765 kcal/g to 5.00 kcal/g or a decrease to 4.54 kcal/g is required to change the estimate of the energy content of the primary production by 5 per cent and since it seems most unlikely that such extreme mean values would be obtained in practice, the determination of the energy content of the plant material is not likely to affect the balance of the energy budget more than the other component estimates.

The component estimates of the output side of the energy budget are derived independently of each other and the effect on the total estimate of varying them is directly proportional to their size.

TABLE 3. Percentage change in values of component estimates which individually change the estimate of energy output by 5 per cent

	Estimate kcal/m ² /year	Percentage change
Respiration by herbivores	7	4 471
Respiration by bacteria and actinomycetes	77	406
Respiration by Enchytraeidae	167	187
Respiration by other invertebrates	194	161
Respiration by fungi in leaf litter	510	61
Respiration by fungi in F layer and soil	633	54
Respiration by fungi in dead wood	584	49
Increase in soil organic matter (?)	1 395	23
Respiration by fungi in all substrates	1 727	18
Increase in tree and shrub biomass	2 673	12

The majority of the population metabolism estimates are based on an assumed energy consumption of 4.775 kcal/litre O₂ respired. A 5 per cent increase in the total output estimate would be produced by increasing this factor by 16 per cent if applied throughout, so that it is likely to prove one of the factors to which the energy budget is most sensitive. Its accuracy will be even more important if a substantial part of the difference between the input and output side of the equations is found to arise from undetected metabolism rather than from soil organic matter increment.

Inspection of Tables 2 and 3 suggests that the estimates to which the balance of the energy budget may be most sensitive are:

1. Increase in the standing crop of trees and shrubs;
 2. Production of leaf litter;
 3. Respiration by fungi, taking all substrates together;
 4. Increase in soil organic matter content;
 5. Ratio of below-ground to above-ground production.
- The increase in the standing crop of trees and shrubs on the output side of the equation includes the tree stem and branch increment which appears also on the input side so that errors in these terms will have little effect

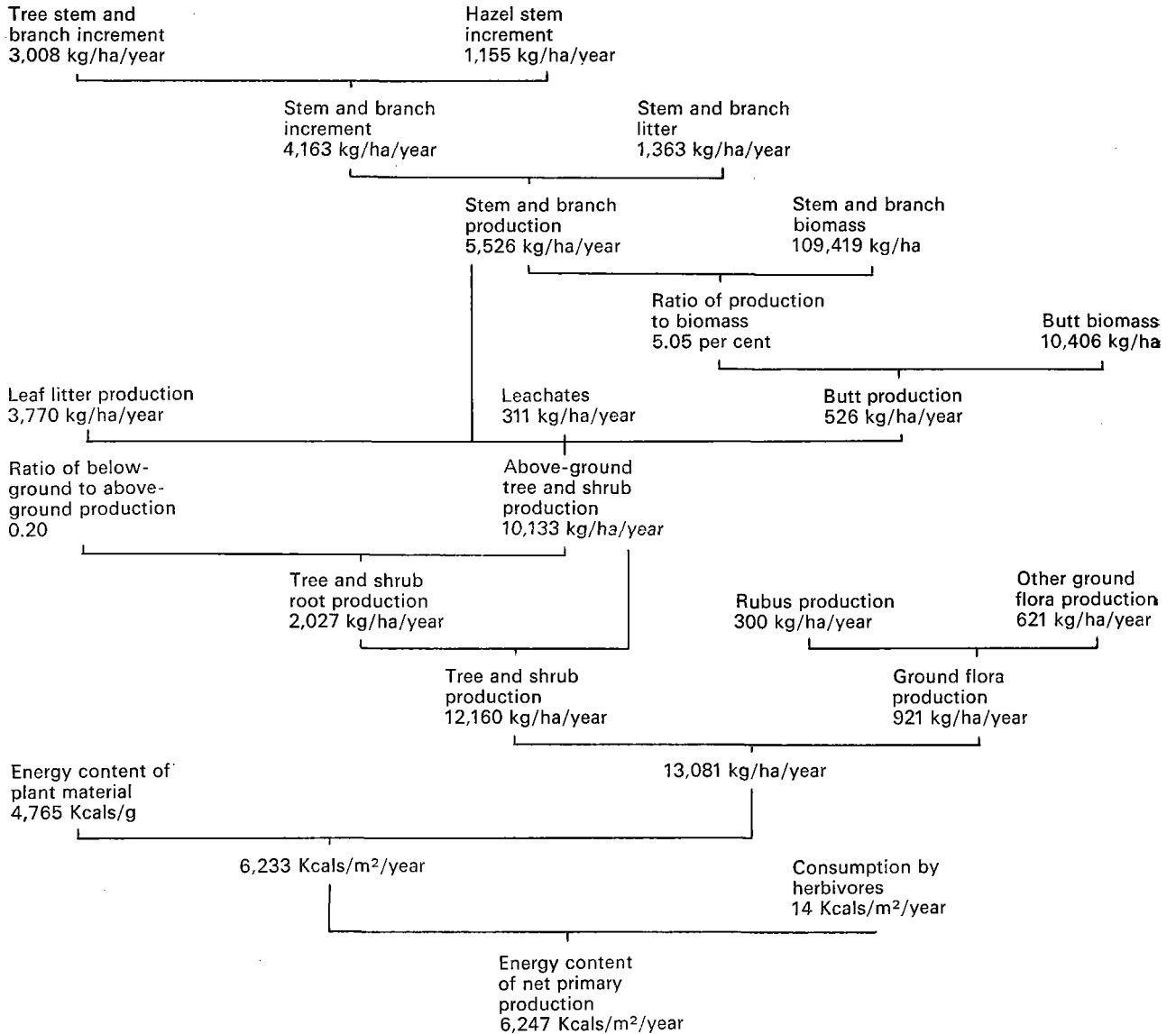


FIG. 1. Derivation of estimate of net primary production

on the balance of the budget as a whole. The increment has so far been estimated by measurements of radial growth from stem cores and it will be possible to improve this estimate by remeasuring the tree girths after a number of years towards the end of the IBP.

Production of leaf litter, which included fruits and other materials other than twigs and branches, appears to be rather constant from year to year, the estimates for the three years obtained so far varying by less than 5 per cent from the mean. Although sampling is continuing it seems unlikely that the estimate will be much improved.

As already noted, the estimate of increase in soil organic matter content was obtained by subtraction of the output from the input side of the energy equation, and much, possibly all, of the difference will be accountable to the error terms on the two sides of the equation. It seems likely that any direct estimate of soil organic matter increase based on analysis of soil samples and computation of the weight of soil in the profile is bound to have a high standard error since both the organic matter content of soil samples and measurements of profile depth have been found to be highly variable.

The ratio of below-ground to above-ground produc-

tion was taken for this analysis from the literature and obtaining an estimate of root production directly from the Meathop site is recognized as one of the programme's highest priorities. It is also recognized as one of the more intractable problems in forest ecology.

From the analysis of the output side of the energy equation, the fungi emerge as outstandingly the most important decomposer organisms. Perhaps the most unsatisfactory feature of this provisional energy budget is the absence of any really plausible basis for relating measurements of fungal respiration rates to the real physiological condition of mycelium in the litter and soil. When the estimate of 3,560 kcal/m²/year input to the soil as litter and leachates is compared with that of 2,172 kcal/m²/year output as respiration by decomposer organisms it appears that 39 per cent of the input is unaccounted for. Allowing for probable error terms and the possibility of soil organic matter increase, it seems likely that a large part of the discrepancy will be attributable to the sector about which the literature is least informative *viz.* the energetics of soil fungi. It is clear that research on field rates of fungal metabolism is essential to the completion of the Meathop Wood energy budget.

CONTRIBUTORS TO THE MEATHOP WOOD IBP PROGRAMME

Staff of Merlewood Research Station, Grange-over-Sands, Lancashire, United Kingdom

K. L. BOCOCK. Soil temperature recording; census of large arthropods and molluscs.

A. H. F. BRONN. Solarimetry; water balance.
R. G. H. BUNCE. Above-ground production by trees and shrubs.
A. CARLISLE, E. J. WHITE. Nutrient input in the rainfall and throughfall.
J. C. FRANKLAND. Fungal decomposition of litter.
J. C. FRANKLAND, M. J. PARRY. Fungal content of soil.
A. F. HARRISON. Inhibition of fungal growth by litter polyphenols; mineralization of phosphorus.
O. W. HEAL, P. J. A. HOWARD, A. D. BAILEY. Litter decomposition.
P. J. A. HOWARD. Soil and litter respiration.
V. P. W. LOWE. Small mammals.
J. E. SATCHELL. Programme co-ordinator.
J. M. SYKES. Root production; ground flora production; litter fall.
E. J. WHITE. Nutrient input as aerosols; site history.

Contributors from other institutes

T. R. G. GRAY, S. T. WILLIAMS, H. L. HATFIELD, R. HISSET—University of Liverpool. Bacteria and Actinomycetes.
W. G. HALE, R. STUTTARD, J. O. M. THOMAS, J. B. VINCENT—Liverpool Regional College of Technology. Collembola, Acari, Nematoda.
I. N. HEALEY, A. RUSSEL-SMITH—King's College, University of London. Soil Diptera.
P. F. NEWELL—Westfield College, University of London. Mollusca.
F. B. O'CONNOR—University College, London. Enchytraeidae.
P. H. SMITH—Liverpool Regional College of Technology. Defoliating insects.
M. J. SWIFT, M. E. NESBITT—Birkbeck College, London and I. N. HEALEY King's College, London. Decomposition of wood.
K. TAYLOR, J. D. GRUE—University College, London. Production by *Rubus*.

Résumé

Étude qu'on peut faire d'un bilan énergétique pour la forêt de Meathop (J. E. Satchell)

La forêt de Meathop est un des principaux sites où se poursuit la contribution du Royaume-Uni au PBI, avec la participation d'environ 30 chercheurs. Le programme de recherche est classé comme une étude totale de l'écosystème forêt, concentrée sur la détermination des bilans de l'énergie et des éléments nutritifs.

Le site se trouve dans le nord-ouest de l'Angleterre et porte une forêt caducifoliée mélangée de *Quercus*, *Fraxinus*, *Betula* et *Acer* sur taillis de *Corylus*, sur sol à mull peu profond sur calcaire carbonifère.

Les données obtenues jusqu'ici, complétées par des estimations empruntées à la littérature — Biomasses, tableau 1; Productivité primaire nette, fig. 1 — ont été utilisées à la préparation d'un bilan énergétique provisoire, dont les principaux postes sont les suivants:

Productivité primaire nette	(±6 247 kcal/m ² /an)	∩
Accroissement de la phytomasse	(±2 673 kcal/m ² /an)	
+Respiration par herbivores	(±7 kcal/m ² /an)	
+Respiration par décomposeurs	(±2 172 kcal/m ² /an)	
+Augmentation de la matière organique du sol, soit environ	(±1 395 kcal/m ² /an)	

Les principaux composants de la production primaire, estimée à 13 081 kg/ha/an, étaient les suivants: incrémentation des branches et troncs, 4 163 kg/ha/an; litière de feuilles et branches, 5 133; production de racines d'arbres et arbustes, 2 031; production de la flore au sol, 921.

A noter que, par lessivage, les feuilles donnent 311 kg/ha/an de matière organique.

Les principaux composants de la respiration des décomposeurs étaient estimés à: respiration des champignons, 1 734 kcal/m²/an; respiration des bactéries, 77; respiration des invertébrés, 361.

La respiration des décomposeurs utilisait ainsi 61% de l'apport d'énergie au sol par la litière; le restant (1 395 kcal/m²/an) contient des fractions attribuables à des erreurs commises de part et d'autre de l'équation, et à des changements, s'il y en a, dans la matière organique du sol: si tout ce restant était attribuable à une augmentation de la matière organique du sol, l'augmen-

tation serait seulement de 1% de la matière organique existante et difficile à déceler.

En examinant les répercussions que des changements dans les constituants peuvent produire sur le bilan, on a constaté que ce dernier est particulièrement sensible à des changements affectant l'incrément des arbres et arbustes, la production de litière et la respiration des champignons.

Les principales lacunes dans les données disponibles se situent dans l'estimation de la production des racines et dans la vitesse de respiration des micro-organismes, principalement des champignons.

Bibliography / Bibliographie

- BERTHET, P. 1963. Mesure de la consommation d'oxygène des Oribatides (Acariens) de la litière des forêts. In: J. Doeksen and J. Van der Drift (ed.), *Soil organisms*, p. 18-30. Amsterdam, North Holland.
- BORNEBUSCH, C. H. 1930. The Fauna of Forest Soil. *Forst. Forsøks. Danm.*, vol. 11, p. 1-224.
- BRAY, J. R. 1963. Root production and the estimation of net productivity. *Canad. J. Bot.*, vol. 41, p. 65-72.
- BUNCE, R. G. H. 1968. Biomass and production of trees in a mixed deciduous woodland. I. Girth and height as parameters for the estimation of tree dry weight. *J. Ecol.*, vol. 56, p. 759-75.
- CLARK, F. E. 1967. Bacteria in soil. In: A. Burges and F. Raw (eds.), *Soil biology*, p. 15-49. London and New York, Academic Press.
- FRANKLAND, J. C. 1966. Succession of fungi on decaying petioles of *Pteridium aquilinum*. *J. Ecol.*, vol. 54, p. 41-63.
- GORECKI, A. 1967. Caloric values of the body in small rodents. In: K. Petrusiewicz (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, vol. 1, p. 315-21. Warsaw, Państwowe Wydawnictwo Nauk.
- HEALEY, I. N. 1967. The population metabolism of *Onychiurus procampatus* Gisin (Collembola). In: O. GRAFF and J. E. Satchell (eds.), *Progress in soil biology*, p. 127-34. Braunschweig, Vieweg; Amsterdam, North Holland.
- HINE, R. B. 1962. Effect of streptomycin and pimarinic acid on growth and respiration of *Pythium* species. *Mycologia*, vol. 54, p. 640-46.
- MACFADYEN, A. 1963. *Animal ecology*. London, Pitman.
- MÖLLER, C. MOR; MÜLLER, D.; NIELSEN, J. 1954. Graphic presentation of dry matter production of European beech. *Forst. Forsøks. Danm.*, vol. 21, p. 327-35.
- NIELSEN, C. OVERGAARD, 1949. Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting nematodes. *Nat. Jutland.*, vol. 2, p. 1-131.
- O'CONNOR, F. B. 1967. The Enchytraeidae. In: A. Burges and F. Raw (eds.), *Soil biology*, p. 215-57. London, New York, Academic Press.
- OVINGTON, J. D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Adv. ecol. Res.*, vol. 1, p. 103-92.
- SATCHELL, J. E. 1967. Lumbricidae. In: A. Burges and F. Raw (eds.), *Soil biology*, p. 259-322. London, New York, Academic Press.
- WIEGERT, R. G.; EVANS, F. C. 1967. Investigations of secondary productivity in grasslands. In: K. Petrusiewicz (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, vol. 2, p. 499-518. Warsaw, Państwowe Wydawnictwo Nauk.

Production and decomposition of organic matter in an oakwood in the Netherlands

J. Van der Drift
Kemperbergerweg 11, Arnhem (Netherlands)

CONTENTS

General characteristics of soil and climate
Biomass of the trees (wood)
Net primary production
Organic matter supply to soil
Accumulation of organic matter on and in the soil
Quantitative survey of soil fauna and feeding habits of the more important species
Composition and activity of soil micro-organisms
Résumé

In 1967 a study was started by the Soil Biology Department of the Institute for Biological Field Research on production and decomposition of organic matter in a 135-year-old oakwood in the Meerdink forest at Winterwijk.

The aims of this study are: (a) to gain an insight into the annual production by trees and ground vegetation, (b) to ascertain which part of this production, together with matter produced in preceding years, is supplied to the soil; (c) to discover what part of soil organic matter is decomposed, and (d) to find out the share of soil fauna and microflora in this decomposition.

The basic data for this study are:

1. General characteristics of soil and climate.
2. Biomass of the trees (wood).
3. Net primary production.
4. Organic matter supply to soil.
5. Accumulation of organic matter on and in the soil.
6. Quantitative survey of the soil fauna and feeding habits of the most important species.
7. Composition and activity of soil micro-organisms.

During 1967 data were collected in three sample areas of $\frac{1}{4}$ ha each within the 7 ha oakwood. As most relevant data were rather concordant, all efforts were concentrated on one of these areas in the later years.

GENERAL CHARACTERISTICS OF SOIL AND CLIMATE

A detailed soil map of the wood was made by the Soil Survey Institute (Wageningen) and a number of "mammoth" sized soil sections (15×7 cm, thickness 15 μ) from several characteristic sites were prepared by the same institute. Chemical and physical analyses were carried out by the Laboratory for Soil and Crop Testing (Oosterbeek).

Precipitation, air-, litter- and soil temperature and air humidity are recorded mechanically.

The water table is recorded weekly; it is very high during a period which varies from year to year. The water table seems to be the most important factor influencing faunal and microbial life in this soil.

BIOMASS OF THE TREES (WOOD)

Trunkwood is estimated by conventional forestry methods and checked by measurements at fallen trees. The ratio of trunk mass to branches > 5 cm diameter, branches < 5 cm diameter and central root system was also recorded at three blown-down trees. The bigger branches were measured, the smaller ones weighed and the central root system was estimated as the double weight of the above-ground part of the root system of the blown-down trees. Specific weight and water content were noted in order to recalculate all data to tons/ha oven-dry. The peripherous root system was sampled by means of cores of 20 cm² and 70 cm depth, which were washed, dried and weighed.

NET PRIMARY PRODUCTION

Net primary production includes as main parts wood growth, tree leaves, ground vegetation (above-ground part) and root growth. Trunk growth can be calculated easily if length, growth and width of the year-ring are known. From an analysis of trunk sections on various heights and sections of branches of different diameters it appeared that, with the exception of the trunk basis, the year-rings in stems and branches vary within narrow limits around 1 mm. It follows that increase of the section surface related to the total section surface is on an average 3 times the relative trunk growth for branches bigger than 5 cm diameter and 15 times for branches smaller than 5 cm diameter. From these proportions, the ratio trunk: branches > 5 cm diameter: branches < 5 cm d. and the calculated trunk growth, the growth of branches was estimated.

Leaf production was equated to the total weight of falling leaves in autumn plus the weight of leaves consumed by caterpillars, etc. Leaf consumption was estimated from leaf-surface reduction, observed from the falling leaves, and the weight of faecal pellets falling throughout the year (see below).

It is assumed that weight difference between green leaves and falling brown leaves mainly consists in carbohydrates, transported to and stored in reserve depots in the stem. These reserves contribute to next year's production like comparable amounts of reserves, produced last year, contribute to this year's production.

The production of bark, flowers, fruits, etc. is also equated to the amounts of these components in the litter

fall throughout the year. Ground vegetation was mapped in the sample areas in three density classes and the total amount was deduced from cropped surfaces of 4 m² in each of these classes.

Root production was tentatively estimated at 20 per cent of total above-ground production, according to a suggestion of Macfadyen.

ORGANIC MATTER SUPPLY TO SOIL

The supply of dead organic matter to the soil comprises branches, bark, buds, scales, tree leaves, insect droppings, leaves of ground vegetation and various minor products such as male flowers, acorns, cupules, galls, algae and lichens. In 1967 acorns were aborted prematurely, in contrast with 1968 when they formed a rather considerable part of the organic matter supply.

With the exception of ground vegetation litter, which was cropped in autumn on 4 m² surfaces, all forms of litter were collected throughout the year in circular catching nets of cheese cloth on a $\frac{1}{2}$ m² iron frame. The nets were emptied weekly or bimonthly. Ten nets were evenly distributed over the surface of each sample area. Branches were collected throughout the year on sampling surfaces of different sizes, according to the dimension of the branches. Branches longer than 1 m were collected over the whole sample area of $\frac{1}{4}$ ha, smaller branches with a diameter over 1 cm were collected in three surfaces of 10 \times 10 m, branches with smaller diameters were collected on three surfaces of 10 m². The amounts of the last two categories agreed perfectly with the amounts collected in the nets.

Assuming an equilibrium between root production and root decay, the supply of dead roots and root parts was equated to root production.

ACCUMULATION OF ORGANIC MATTER ON AND IN THE SOIL

Organic matter accumulated on and in soil during the lifetime of the wood was estimated by ignition of soil cores, partly 20 cm² in surface and partly 3 cm² and down to 70 cm depth, from which the roots were removed. Variation was high but both core types gave about the same average. If the total organic matter supply over the whole lifetime is approximately fixed at a hundred times the yearly supply found in 1967 and 1968, limit values of the accumulation percentage can be calculated supposing respectively that all organic matter is accumulated at the surface only (minimum accumulation percentage) and that all organic matter throughout the profile originates from the stand (maximum accumulation percentage). These extremes proved to be 19 and 36 per cent. An average accumulation percentage of 25 seems a reasonable estimation.

QUANTITATIVE SURVEY OF SOIL FAUNA AND FEEDING HABITS OF THE MORE IMPORTANT SPECIES

The soil fauna is quantitatively studied by different techniques for the main soil groups to get a rough insight of the numbers in each of these groups.

Ten pitfalls (circular, 15 cm diameter) in each of the areas are emptied weekly or bimonthly to learn the species composition and periodicity of the surface macro-fauna.

On a special soil fauna sample area, litter, humus and soil samples to a depth of 15 cm and of various sizes, according to animal group, are taken three times each month to study:

- (a) the soil macro-arthropods, sample size 1/10 m², dessicated in Tullgren apparatus;
- (b) the soil meso-arthropods, sample size 1 dm², dessicated in Tullgren apparatus;
- (c) the soil micro-arthropods, sample size 20 cm², dessicated in Tullgren apparatus;
- (d) enchytraeids, sample size 1 dm², immersed in O'Connor funnels;
- (e) nematods, sample size 3 cm², immersed in Baermann funnels.

Only macro-arthropods, oribatids, collemboles and enchytraeids are identified to species level. Other groups are taken collectively. A few species only (up to now, *Glomeris marginata* and *Tipula scripta*) are studied in detail with respect to phenology and feeding activity under natural conditions. It is intended to extend these observations to some of the most numerous oribatids, springtails and perhaps enchytraeids.

COMPOSITION AND ACTIVITY OF SOIL MICRO-ORGANISMS

Soil bacteria were quantitatively determined in the four seasons and in the various soil layers by the conventional agar plate method. A hundred isolates were determined. Partition over different morphological groups such as gram-negative rods, corynebacteria, and spore forming bacteria agreed rather well with bacteria composition in other mor-type forest soils. This was also the case with physiological groups according to Lockhead.

Colonization by fungi of newly fallen oakleaves was studied during two years and gave rather concordant patterns.

In the organic layers (L, F and H) mycelium content was determined monthly by the Jones and Mollison technique. As far as possible living and dead mycelia were distinguished.

In the same layers, mycelium growth is ascertained by counting hyphae on pieces of nylon gauze after exposure to soil during 3 weeks. It is aimed to get some insight into the average lifetime of hyphae in the different layers and seasons.

Total microbial cellulatic activity at various depths and varying heights of the water table is studied by measuring the disappearance of cellophanes on buried microscopic slides.

To evaluate the total activity of decomposer organisms in soil, research is carried out to find satisfactory techniques for determining total soil respiration. Later an attempt must be made to separate decomposer- and root respiration. A further aim is to study the total effect of soil biotic activity on the quality of organic matter by chemical and microscopic research.

Résumé

Production et décomposition de matière organique dans une chênaie de Hollande (J. Van der Drift)

A partir de 1967, un ensemble de recherches a été mis en train par le Soil Biology Department de l'Institute for Biological Field Research sur la production et la décomposition de la matière organique dans une vieille forêt de chêne âgée de 135 ans, "Meerdink" à Winterswijk.

Cette étude a pour objet de donner un aperçu de la productivité annuelle des arbres et de la végétation au sol et de fournir des réponses aux questions suivantes: Quelle partie de cette productivité et de la production des années précédentes est fournie au sol? Quelle partie de la matière organique du sol est décomposée? Et quelles sont les parts respectives de la pédofaune et de la microflore dans cette décomposition?

Suit un plan détaillé du programme en cours.

Bibliography / Bibliographie

INSTITUTE FOR BIOLOGICAL FIELD RESEARCH. 1967. *Annual report*, p. 37-47. Instituut voor Toegepast Biologisch Onderzoek in de Natuur (ITBON).
———. 1968. *Annual Report*, p. 42-54. Instituut voor Toegepast Biologisch Onderzoek in de Natuur (ITBON).

JONGERIUS, A.; HEINTZBERGER, G. 1963. *The preparation of mammoth-sized thin sections*. 37 p. Wageningen, The Soil Survey Institute. (Soil survey papers.)

La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont, en haute Belgique

A. Froment, M. Tanghe, P. Duvigneaud, A. Galoux, S. Denaeyer - De Smet, G. Schnock, J. Grulois, F. Mommaerts-Billiet et J. P. Vanséveren
Université libre de Bruxelles, Stations de recherches des eaux et forêts de Groenendael, Centre national d'écologie générale

SOMMAIRE

Introduction
Le site
Phénologie
Climatope
Édaphotope
Productivité primaire
Productivité secondaire
Cycle de la matière organique
Cycle des éléments biogènes
Extension des résultats. Cartographie par la méthode des groupes écosociologiques
Cycle de la matière organique. Flux d'énergie et efficacité
Summary
Bibliographie / Bibliography

INTRODUCTION

Fondé en 1959, le Centre national d'écologie générale (CNEG) a centré ses principales activités sur l'étude de l'écosystème forêt tempérée caducifoliée en haute Belgique.

Diverses enquêtes générales, effectuées dans le cadre de la mise en valeur du territoire, ont fourni au préalable une bonne connaissance de l'ensemble des écosystèmes forestiers existant dans cette région et ont permis ensuite le choix raisonné d'un certain nombre de sites favorables à des recherches approfondies sur la productivité et le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt.

Ces sites ont été sélectionnés de manière à couvrir, sous un climatope à peu près identique, une gamme d'édaphotopes les plus variés quant aux roches mères et aux types d'humus.

Parmi ces sites, celui de Virelles-Blaimont, dont un essai de synthèse est présenté ici, a été et continue d'être le siège d'un programme maximal de recherches; ce fut le cas également pour le site de Ferage - Mesnil-Église jusqu'en 1970. Le programme maximal a pour objet d'étudier la structure et la phénologie, les processus climatologiques et édaphologiques de productivité, la productivité primaire et secondaire, les processus de décomposition de la matière organique, le cycle des éléments biogènes.

Les autres sites choisis comme stations de référence et faisant l'objet d'un programme moins développé doivent fournir aux études approfondies précitées les éléments de comparaison nécessaires à une meilleure compréhension des phénomènes et permettre certaines généralisations.

LE SITE

Les recherches intégrées sur l'écosystème forêt caducifoliée tempérée ont été entreprises par le CNEG depuis

1963, notamment dans le bois de Blaimont, à Virelles, près de Chimay (lat. nord 50° 4' 14", long. est 4° 21' 42").

La forêt étudiée occupe un plateau d'altitude moyenne de 245 mètres, très légèrement incliné vers le sud et l'est et d'une superficie de 30 hectares environ. Son socle géologique est formé de calcaires frasniens compacts appartenant à la bande calcaire dévonienne qui constitue le territoire écologique de la Calestienne atlantique (Delvaux et Galoux, 1962; Galoux 1967b), bien individualisée du point de vue lithologique, climatique (voir ci-dessous "Climatope") et phytogéographique.

L'évolution pédogénétique sur roche mère de calcaire dur est très lente et a engendré sur le plateau de Virelles un sol très superficiel du type rendzinoïde à profil A-C (voir ci-dessous "Édaphotope"). L'activité humaine s'est manifestée autrefois sous forme de cultures bien localisées (essartage) après un épierrage plus ou moins profond du sol (Froment et Tanghe, 1967). On distingue ainsi deux grands types de sol: un sol très superficiel non épierré (fig. 1.a) ou légèrement épierré en surface (fig. 1.b) et un sol fortement épierré, relativement profond, plus terreux et plus ou moins acidifié (fig. 1.c).

A chacun de ces types pédologiques correspond une phytocénose forestière déterminée, comme nous le verrons plus loin. Dans chacune de celles-ci, une parcelle représentative, suffisamment étendue (environ 50 ares) a été choisie, délimitée, inventoriée et étudiée. La parcelle correspondant au type forestier le plus largement répandu, sur sol superficiel légèrement épierré en surface, a été clôturée, équipée (voir ci-dessous "Climatope") et réservée pour le programme maximal du CNEG.

Jeune futaie en pleine croissance, la forêt de Virelles-Blaimont résulte de la conversion, depuis 1936, d'un taillis sous futaie à dominance de *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus* et *Quercus robur*, accompagnés d'*Acer campestre*, *Prunus avium*, *Tilia platyphyllos* et *Fraxinus excelsior*.

Le type forestier de la parcelle dévolue aux recherches intégrées est une chênaie mélangée riche en hêtres (*Quercetum mixtum mercurialo-primulosum*¹) [pour la structure, voir "Productivité primaire" fig. 11]. La strate arborescente dominante est formée de *Quercus*

1. Sans signification systématique, cette terminologie est destinée simplement à faciliter la compréhension.

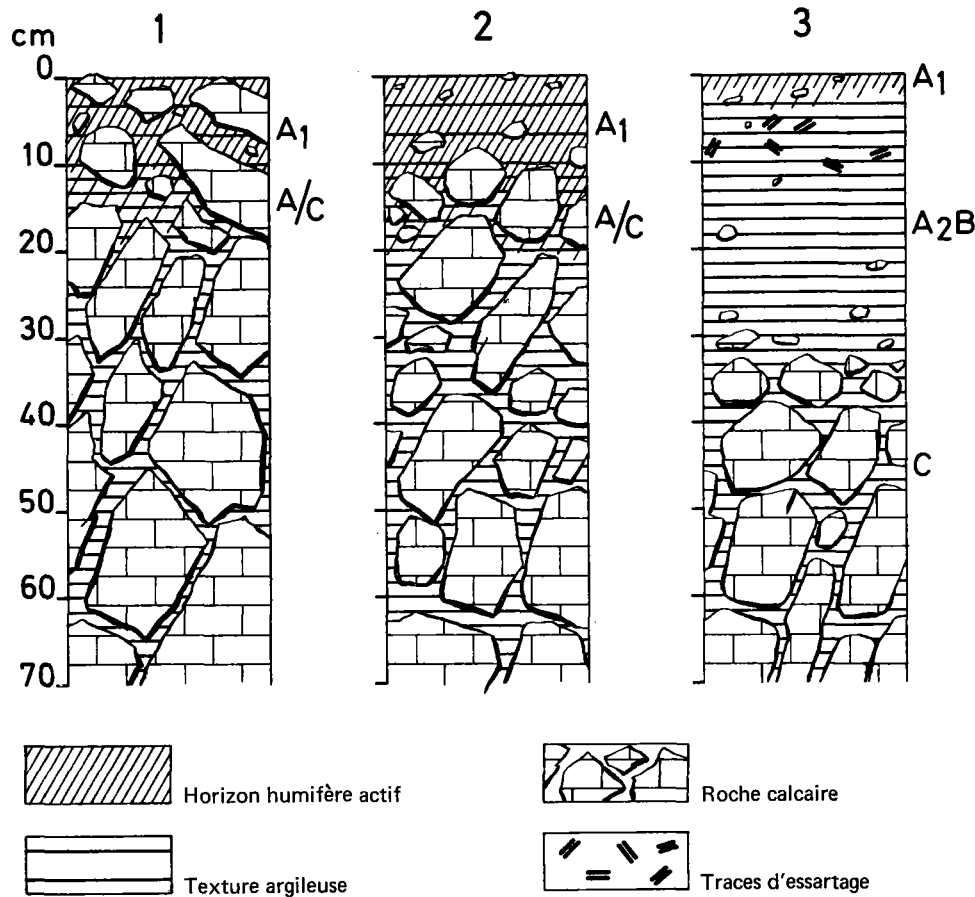


FIG. 1. Schéma des profils de sol du plateau forestier de Virelles-Blaimont. (D'après Froment, 1971.)

robur et de *Fagus sylvatica* de 15 à 23 mètres de hauteur; une strate arborescente sous-dominante un peu plus basse (11 à 15 mètres) est formée essentiellement de baliveaux et de perches sur cépées de *Carpinus betulus*, mêlés d'un nombre assez important d'individus isolés d'*Acer campestre* et de *Prunus avium*. La strate arbustive clairsemée et de faible développement (0,50 à 3 mètres) est composée de *Cornus sanguinea*, *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Crataegus oxyacanthoides*, *Euonymus europaeus*.

La lumière au niveau du sol est suffisante, pendant la période de végétation, pour permettre le développement d'une strate herbacée dense où dominent *Hedera helix* et *Mercurialis perennis*, accompagnés principalement de *Viola reichenbachiana*, *Lamium galeobdolon*, *Carex digitata*. Au printemps, avant la fermeture du couvert ligneux, il s'y ajoute une phase vernale assez importante à *Scilla bifolia*, *Narcissus pseudonarcissus*, *Anemone nemorosa*, que suit de près la floraison de *Primula veris*, *Cardamine pratensis*, *Ranunculus auricomus*, *Orchis mascula*, etc.

La strate muscinale, abondante par endroits, se compose principalement de *Ctenidium molluscum*, *Thamnium alopecurum*, *Eurhynchium striatum*, *Thuidium tamariscinum*.

Les autres types forestiers du plateau de Virelles ont également fait l'objet d'une étude approfondie en ce qui concerne les rapports sols-végétation (Froment et Tanghe, 1967; Duvigneaud et Froment, 1969), les retombées de matière organique (Duvigneaud, Denaeyer - De Smet et Marbaise, 1969), ainsi que la décomposition de la litière de feuilles mortes (Mommaerts-Billiet, 1971.) C'est pourquoi il est utile de les décrire succinctement.

Au sol rendzinoïde intact, non épierré, correspond une hêtraie-chênaie riche en *Tilia platyphyllos* et *Fraxinus excelsior*, évoluant vers la hêtraie climax (*Fagetum calciphytum*) et caractérisée par l'abondance de *Mercurialis perennis* et de géophytes vernaux, surtout *Narcissus pseudonarcissus* et *Scilla bifolia*. Par contre, le sol profondément dénaturé par l'épierrage est recolonisé par une chênaie (*Quercetum*) secondaire à *Betula pendula* et *Populus tremula*; elle comporte une strate arborescente sous-dominante à *Carpinus betulus* et une strate arbustive à *Corylus avellana*, *Crataegus oxyacanthoides*, *C. monogyna*, *Cornus sanguinea*, *Prunus spinosa*, *Ligustrum vulgare*, sous laquelle se développent souvent en abondance diverses espèces de *Rubus*.

La zoocénose de la forêt de Virelles-Blaimont sera décrite dans le chapitre consacré à la productivité secondaire.

PHÉNOLOGIE

Les données d'observation recueillies pour l'année 1961 (Galoux, 1966) et les années 1964, 1965 et 1966 (Galoux, Schnock et Grulois, 1967a) permettent de se faire une

idée sur la phénologie de la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont, c'est-à-dire sur la succession de ses divers aspects saisonniers (phénophases au sens de Galoux, 1966) en fonction du cours annuel de l'énergie radiante, de la température du milieu et de la photopériode.

Au cours de la période de végétation se succèdent les phases suivantes (voir fig. 2):

Une phase vernale initiale (fin février, mars) correspondant à la floraison massive et optimale de *Scilla bifolia*, *Narcissus pseudonarcissus*, *Anemone nemorosa*, avant la feuillaison des strates ligneuses;

Une phase vernale optimale (fin mars, avril) à *Primula veris* et *Cardamine pratensis*, avec déploiement foliaire de la strate arbustive;

Une phase vernale décadente (mai, début juin) à *Ranunculus auricomus*, *Lamium galeobdolon*, *Arum maculatum*, *Orchis mascula*, *Polygonatum multiflorum*, correspondant au fonctionnement chlorophyllien de la strate arbustive qui accroît sa biomasse, au déploiement foliaire de la strate arborescente et à la productivité maximale du tapis herbacé;

Une phase préestivale (mi-mai ou fin mai et juin, correspondant à la floraison optimale de *Phyteuma spicatum* et à la pleine feuillaison des strates ligneuses qui accroissent leur biomasse);

Des phases estivales — optimale (juillet) et décadente (août, début septembre) — marquées par les floraisons d'*Epipactis helleborine*, *Vicia sepium*, *Campanula trachelium*, etc., et par le ralentissement, puis par l'arrêt de l'accroissement des biomasses dans les strates arborescente et arbustive;

Une phase préautomnale (septembre, octobre) caractérisée par la dormance de la strate herbacée, par le jaunissement-brunissement des feuilles et la maturation des fruits dans les strates ligneuses, et par la fructification des agaricales;

Enfin, une phase automnale (fin octobre, novembre) marquée par la dormance et la séparation des feuilles et fruits dans les strates ligneuses.

On constate en outre que les premières phases phénologiques de l'année sont les plus sensibles aux variations de la température moyenne du sol et de l'air (voir spectres phénologiques comparés de la fig. 3), tandis que les phénophases suivantes se placent sensiblement aux mêmes dates d'une année à l'autre. Autrement dit, l'amplitude de la variabilité phénologique inter-années décroît de la phase vernale (27 jours) à la phase pré-estivale (2 jours). Ainsi, en ce qui concerne la strate arborescente, si la date de débourrement varie avec le thermisme printanier, la date de la feuillaison complète semble se stabiliser vers le 25 mai. A ce moment, la température édaphique (— 20 cm) se situe vers 10 °C, soit le seuil thermique considéré comme critère climatique de la période de végétation de la forêt caducifoliée européenne.

Enfin, en ce qui concerne la période de feuillaison des strates ligneuses, il y a lieu de distinguer les stades suivants: débourrement, mi-feuillaison, pleine feuillaison,

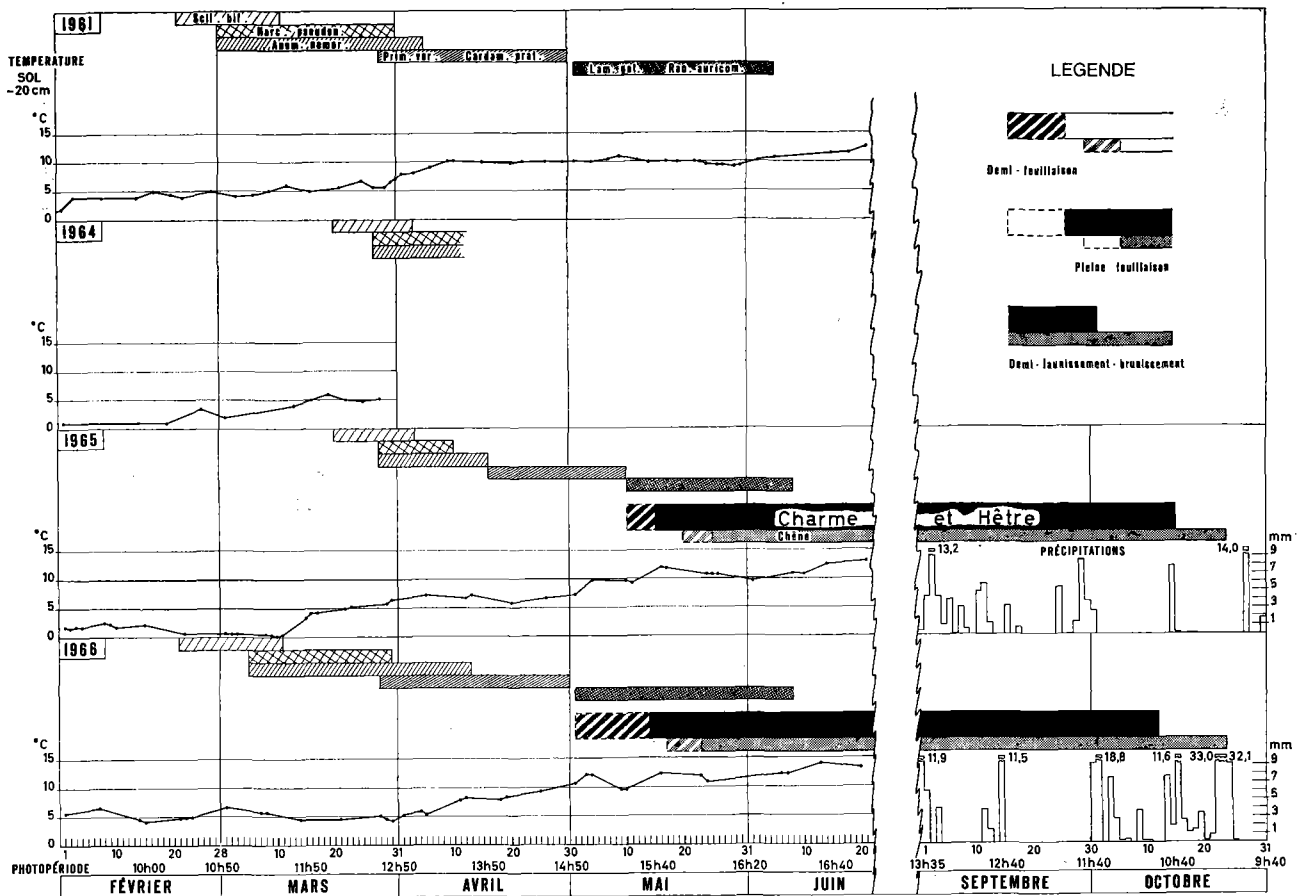


FIG. 2. Diagramme de la variabilité phénologique et des conditions climatiques dans la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont. (D'après Galoux, Schnock et Grulois 1967a.)

jaunissement-brunissement des feuilles, séparation des organes caducs. A défaut de pouvoir déterminer la durée de la période photosynthétiquement active, on admet que celle-ci correspond à la période de végétation calculée sur les dates moyennes de mi-feuillaison et de mi-coloration automnale de la strate arborescente (espèces dominantes: *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Quercus robur*). Ainsi, pour les années 1965 et 1966, la période de végétation a duré respectivement 155 et 156 jours.

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
1,5	1,5	4,5	7,0	12,0	15,0	16,5	16,0	13,5	9,0	4,0	2,0	8,5

Les précipitations comportent en moyenne 1000 mm/par an, dont 450 mm pendant la période de végétation; elles sont régulièrement réparties et accusent une tendance vers un maximum hivernal indiquant la tonalité légèrement atlantique du climat. En outre, on observe en moyenne 95 jours de gel, 10 jours de neige et 23 jours de brouillard.

A partir de 1964, deux stations écoclimatologiques ont

CLIMATOPE

Les principales caractéristiques du climatope de la région de Virelles (moyenne de 30 années, d'après Poncelet et Martin, 1947) sont données ci-après.

La température moyenne mensuelle de l'air se répartit de la façon suivante (en degrés Celsius):

été équipées en vue de permettre l'étude des bilans de l'énergie et de l'eau: l'une en forêt, l'autre à proximité, sur prairie permanente (Galoux, Schnock et Grulois, 1967b).

La station écoclimatologique de forêt se compose d'un parc instrumental et d'un laboratoire d'enregistrement. Un plan détaillé du parc instrumental montrant la disposition des appareils de mesure est donné figure 4;

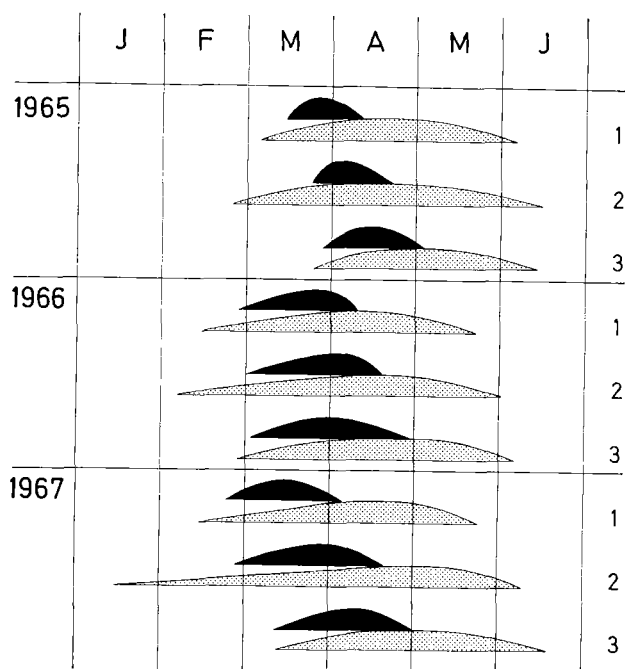


FIG. 3. Spectres phénologiques comparés pour trois espèces de la phénophase vernale dans la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont: 1. *Scilla bifolia*; 2. *Narcissus pseudonarcissus*; 3. *Anemone nemorosa*. En noir: la période de floraison; en grisé: la feuillaison.

ce parc contient également une tour (de 21 mètres de hauteur) équipée de différents appareils de mesure, qui permet des observations et récoltes au-dessus de la forêt et à divers niveaux du système chlorophyllien (fig. 5).

FLUX ET TRANSFERTS D'ÉNERGIE

A partir du flux d'énergie radiante, qui est à la base des processus de la productivité primaire de l'écosystème, s'opère une série de transferts en énergies calorifique et chimique qu'il convient également d'analyser quantitativement.

Les différents postes du flux d'énergie (variation de la densité du flux de rayonnement; réflexion sur le couvert forestier; interception, extinction et transmission à travers le couvert), ainsi que les transferts d'énergie, ont été analysés en détail par Galoux (voir dans ce volume).

Le flux du rayonnement incident de courtes longueurs d'onde (rayonnement global G) qui tombe sur la chênaie mélangée de Virelles s'élève à 92 545 cal/cm² pour l'année 1966/1967 par exemple. La réception de ce flux est réglée par la structure de la phytocénose. En phénophase feuillée, la forêt expose une surface totale (feuilles double face et surfaces corticales) de 12 à 16 ha par hectare, alors qu'en phénophase défeuillée, les surfaces de réception des strates ligneuses se réduisent à 1,5 ha par hectare (Grulois, 1968a, Vanseveren, 1969a).

La réflexion du flux incident sur les surfaces supérieures de la forêt varie, suivant le type de temps, de 11,2 à 16,6% et de 15,5 à 19,5% respectivement en phases défeuillée et feuillée; le taux moyen du coefficient d'albedo est de 16,6% pour la période de feuillaison, contre 12,2 pour le reste de l'année (Grulois, 1968b).

De même, l'interception du rayonnement est liée à la phénologie de la forêt; elle est en moyenne de 75,5% en phénophase feuillée et tombe à 52% au cours de la phénophase défeuillée. L'étude de l'interception révèle notamment la haute absorptivité des surfaces corticales et épiphytiques.

L'extinction du rayonnement ainsi que les tropismes et paramètres foliaires ont également été étudiés par Grulois (1967); l'extinction suit la loi de Beer et peut être mathématisée sous forme de diverses équations.

Enfin, la partie du rayonnement global transmise à la strate herbacée s'élève en moyenne à 7,9 et 35,8% respectivement au cours de la phénophase feuillée et défeuillée (Grulois et Schnock, 1967; Grulois, 1968b, Vyncke, 1969).

La mesure du flux de rayonnement photosynthétique actif, compris dans le flux de rayonnement global, montre qu'il est absorbé par le couvert chlorophyllien avec une beaucoup plus grande intensité que le rayonnement proche infrarouge (Grulois et Vyncke, 1969).

Le flux de rayonnement de grandes longueurs d'onde (atmosphérique et terrestre) a été établi par Galoux et Grulois (1968) pour la phase vernale de la forêt; ce flux revêt toute son importance dans l'établissement du bilan radiatif net.

Un exemple du flux d'énergie au-dessus de la chênaie mélangée au cours de deux journées, l'une de type serein, l'autre de type diffus, et espacées de quelques jours est donné dans la figure 6.

Deux exemples de bilan radiatif net (Q) de même que des transferts d'énergie calorifique sont présentés ici: le premier (fig. 7) porte sur deux moments différents (diurne et nocturne) ainsi que pour l'ensemble d'une journée sereine (12 juillet 1967); le second (fig. 8), intéresse une période de végétation (de mai à septembre 1967).

LE BILAN D'EAU

En raison de sa situation de plateau dépourvu de cours d'eau, la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont ne reçoit aucune autre alimentation hydrique que celle en provenance de l'atmosphère, ce qui simplifie les équations générales du bilan (voir Schnock, dans ce volume); les apports d'eau se ramènent ainsi à la mesure des précipitations (P) et des dépôts de brouillard (B). Des différentes composantes du flux d'eau quittant l'écosystème, seuls l'interception (I), la transpiration (T_r), l'évaporation du sol (E_s) et le drainage de l'eau à travers l'horizon exploité par les racines (D) sont pris en considération. Le flux de vapeur partiel ($T_r + E_s$) s'obtient en déduisant les valeurs de I de celles de ETR (évapotranspiration réelle) calculées par la méthode du bilan d'eau, méthode qui

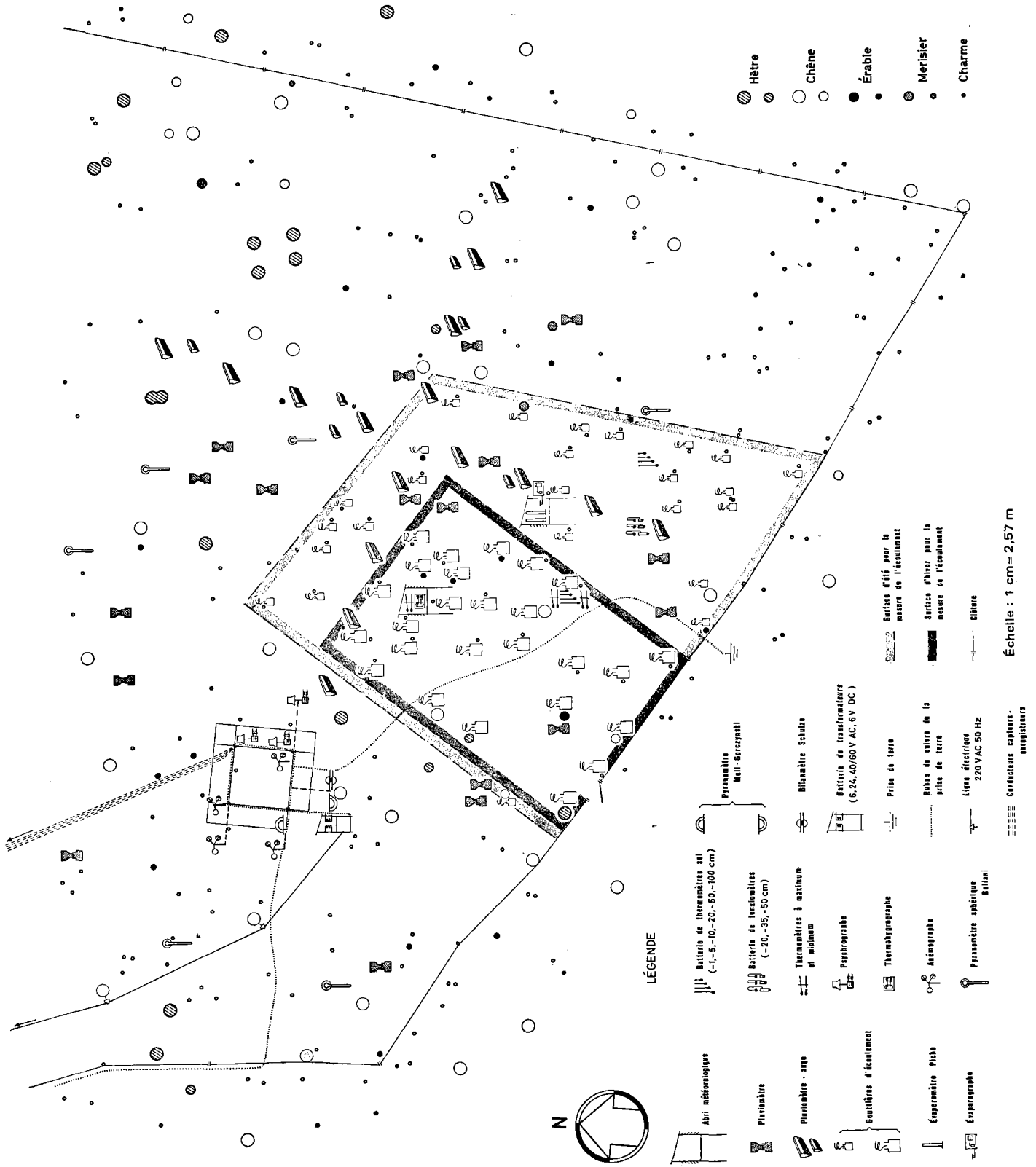


Fig. 4. Plan du parc instrumental de la station écoclimatologique de la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont. (D'après Galoux, Schnock et Grulois, 1967b.)

fournit également une estimation de D lorsque l'“offre” ($P + B + \Delta W_{st}$) est supérieure à la “demande” ou évapotranspiration potentielle (ETP corrigée en fonction de la teneur en eau du sol et de l'interception I). Des échantillons périodiques portant sur les principaux

constituants de la phytocénose et du sol ont permis d'estimer la quantité totale d'eau contenue dans l'écosystème (W) ainsi que ses fluctuations périodiques (ΔW). Des résultats partiels du bilan d'eau ont déjà fait l'objet de différentes publications (Schnock, 1967c et 1968;

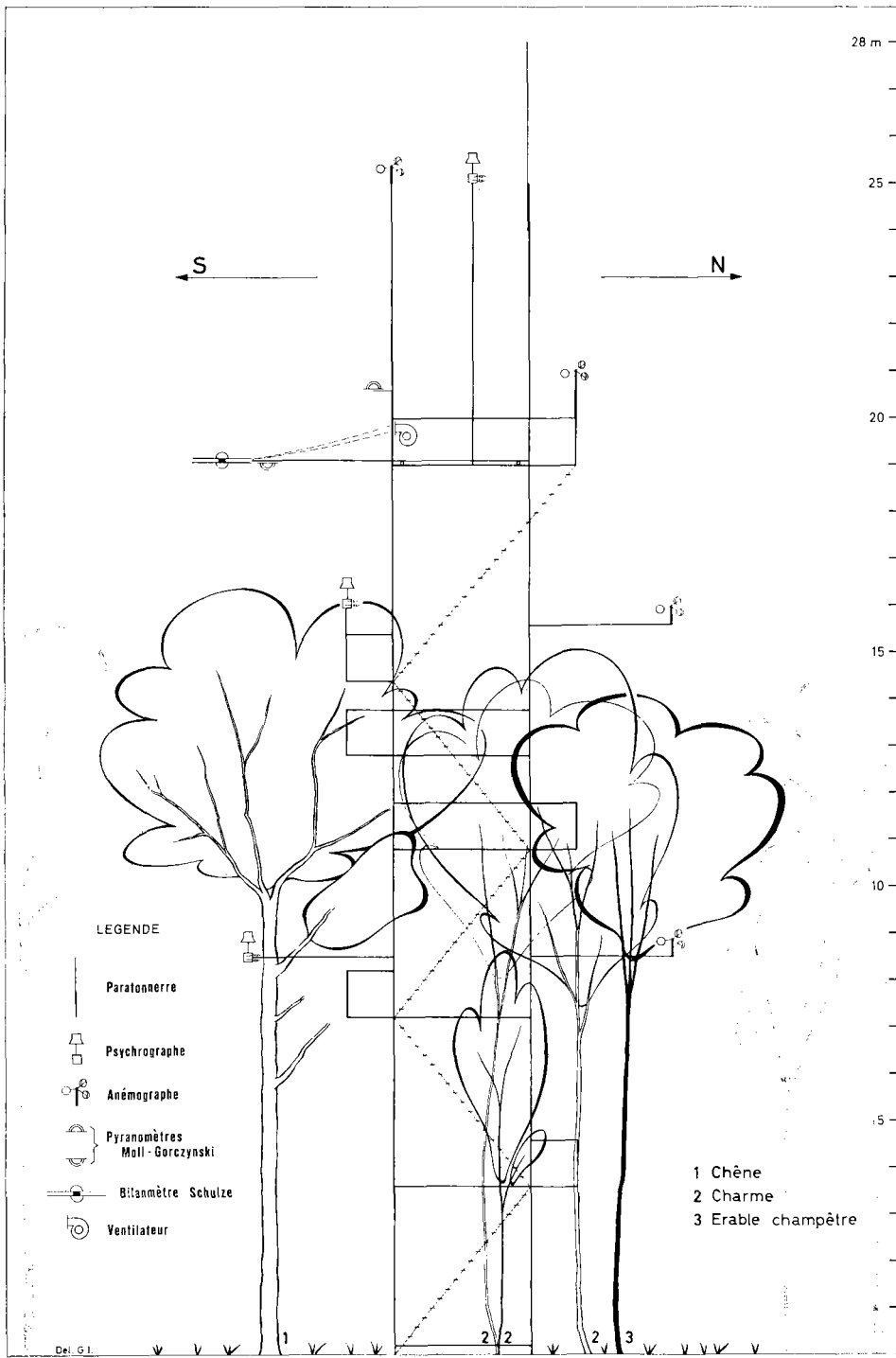


FIG. 5. Tour d'observations et de mesures, munie de son instrumentation, dans la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont. (D'après Galoux, Schnock et Grulois 1967b.)

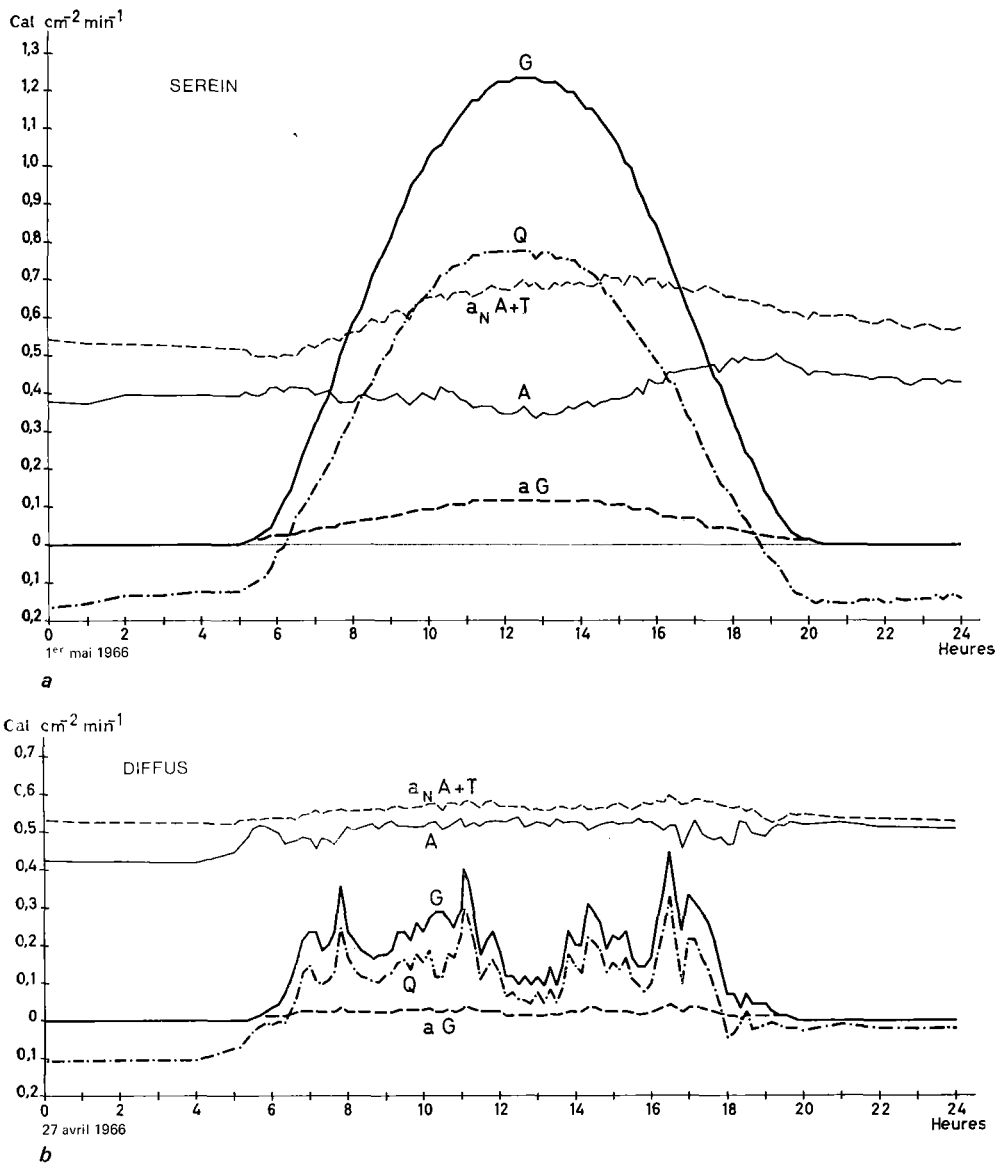


FIG. 6. Cours du rayonnement global (G), du rayonnement thermique descendant de l'atmosphère (A), du rayonnement global réfléchi par la surface du couvert (aG), du rayonnement thermique descendant de l'atmosphère réfléchi par la surface du couvert (a_NA) et du rayonnement thermique de la surface du couvert (T), bilan radiatif net (Q) (pointages et bilan toutes les 10 minutes), dans la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont, à 19 mètres. (a) Par temps serein (1^{er} mai 1966); (b) par temps diffus (27 avril 1966). (D'après Galoux et Grulois, 1968.)

Schnock et Galoux, 1967); la figure 9 rapporte les valeurs moyennes des principales composantes du bilan hydrique de la chênaie pour la période de 1964 à 1968.

De l'examen de cette figure, on constate que la forêt reçoit annuellement quelque 968 mm d'eau (P + B = 703,4 mm en 1964 et 1 221,4 mm en 1966), d'où 742 mm (76,8%) s'égouttent des couronnes des arbres (E_g) et 64,6 mm (6,7%) s'écoulent le long des troncs (E_c). La quantité d'eau quittant annuellement l'écosystème en percolant à travers l'horizon exploité par les racines (D) s'élève à 454,2 mm (47% de P + B) et les pertes par évapotranspiration (ETR) sont estimées à 506,8 mm (52,5% de P + B).

La figure donne également le montant des différentes composantes du bilan au cours de la phénophase feuillée et de la phénophase défeuillée.

De l'article de Schnock (voir dans ce volume) on peut

également ajouter que les strates ligneuses interceptent (I_a + I_t) annuellement 16,5% (159,3 mm) des apports (P + B) et que les colonies de *Mercurialis perennis* (11,2% de la surface de la parcelle de recherches) interceptent 1% (5 mm) des apports, pendant leur plein développement végétatif (I_h).

L'eau d'infiltration non drainée recharge la réserve en eau du sol (W_{st}), estimée à 81,0 mm à la capacité de rétention et à 52,3 mm au point de flétrissement permanent. Une partie de cette eau est absorbée par les racines des végétaux et transpirée (T_r) et une autre fraction s'évapore directement à la surface du sol (E_s); ce flux de vapeur partiel (T_r + E_s) est évalué à 342,5 mm, ce qui représente 35,5% de l'import d'eau ou plus de 67% du flux de vapeur global (ETR).

Le contenu en eau de la phytocénose (W_p) s'élevait à environ 14 mm en 1968 (y compris l'eau des racines) et

le ΔW_p des parties aériennes était estimé à $+1,3$ mm ($+1,8$ mm en phénophase feuillée et $-0,6$ mm en phénophase défeuillée).

ÉDAPHOTOPE

La forêt est enracinée dans un sol superficiel rendzinoïde, très pierreuse, formé à partir d'une argile de décalcification comblant les interstices de la roche calcaire.

La description d'un profil correspondant à la phyto-cénose étudiée est la suivante (voir fig. 1.b)

A₁₁. 0-5 cm: horizon très foncé (10 YR 3/2)¹, riche en matière organique et à très important chevelu de racines, quelques cailloux arrondis de 0,5 à 2 cm; texture argileuse, structure à grumeaux anguleux,

1. Notation de couleur, sur sol humide, d'après le code de couleur de Munsell (*Munsell soil color charts*, Baltimore, 1954).

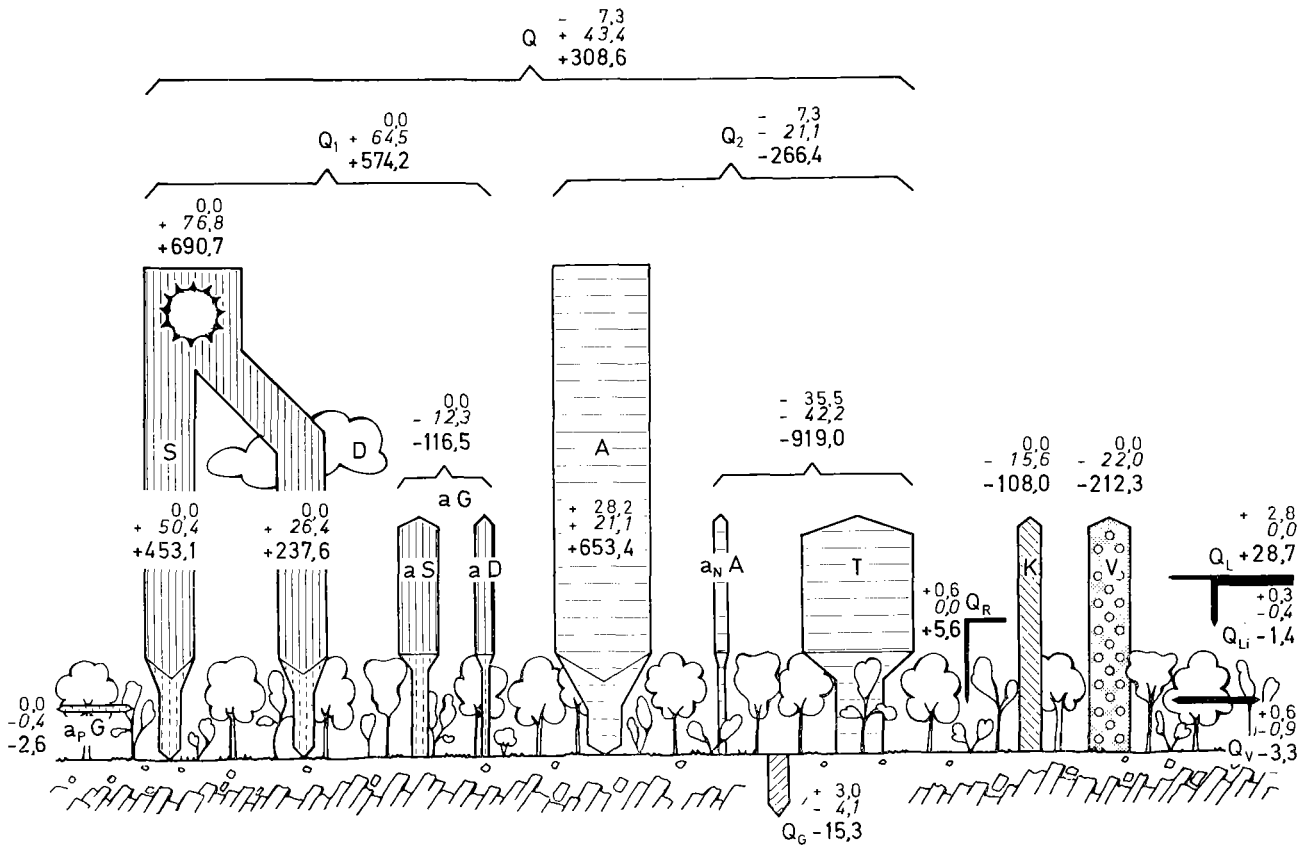


FIG. 7. Bilan de l'énergie (en cal/cm²) dans la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont au cours de deux périodes d'une heure (nocturne et diurne), ainsi que pour une journée sereine (12 juillet 1967). Les résultats sont disposés par groupes de 3 chiffres: en haut (caractères romains), de 0 à 1 heure; au milieu (caractères italiques), de 13 à 14 heures; en bas (caractères romains plus grands), de 0 à 24 heures.

S	Rayonnement du disque solaire sur une surface horizontale	λ	a _p	Efficacité de conversion de la partie visible du spectre de rayonnement	λ
D	Rayonnement du ciel sur une surface horizontale	λ	Q ₁	Bilan du rayonnement solaire (G — aS — aD)	λ
G	Rayonnement global sur une surface horizontale (S + D)	λ	Q ₂	Bilan du rayonnement terrestre (T + a _N A — A)	λ
T	Rayonnement thermique de la terre	λ	Q	Bilan du rayonnement total (Q ₁ + Q ₂)	λ
A	Rayonnement thermique descendant de l'atmosphère	λ	Q _G	Flux de chaleur entrant dans le sol	
a S	Rayonnement du disque solaire réfléchi sur la surface	λ	K	Flux de chaleur entrant dans l'air	
a D	Rayonnement du ciel réfléchi sur la surface	λ	V	Flux de chaleur latente utilisée pour l'évapotranspiration	
a _N A	Rayonnement thermique descendant de l'atmosphère réfléchi sur la surface	λ	Q _V	Énergie calorifique stockée dans la biomasse	
a	Albédo de la surface pour le rayonnement global	$\lambda\%$	Q _R	Flux de chaleur latente provenant de la rosée	
a _N	Albédo de la surface pour le rayonnement thermique descendant de l'atmosphère	$\lambda\%$	Q _L	Énergie d'advection	
			Q _{Li}	Flux de chaleur entrant dans l'air intérieur	

horizon très aéré; proportion de terre fine 80%, de cailloux 17%, de racines 3%; limite inférieure assez irrégulière, à transition diffuse; pH = de 6,4 à 7,5.

A₁₂. 5-30 cm: horizon encore très humifère, de couleur brun foncé (10 YR 3/2), racines assez nombreuses, cailloux arrondis de 3 à 10 cm; argile à grumeaux irréguliers; terre fine 30%, squelette 70%; limite inférieure régulière, transition assez nette; pH (5-10 cm) = 7,4.

C. A partir de 30-(40) cm: argile de décalcification ("terra fusca"), brun vif (7.5 YR 3/2), empâtant les blocs calcaires bleus veinés de blanc, riches en fossiles divers; terre fine 15%, squelette 85%, racines rares; argile de décalcification compacte, fortement chargée de débris et de sables calcaires; pH (60 cm) = 7,8.

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

Horizon	Argile	Limon fin	Limon grossier	Sable fin	Sable gros	H ₂ O	Mat organ.	CaCO ₃
A ₁₁	38,5	27,5	11,5	0,4	0,5	5,4	14,1	2,1
A ₁₂	40,5	21,0	14,0	0,5	0,6	5,0	15,9	2,5
"Terra fusca" (-70 cm)	53,0	16,5	7,5	9,7	8,1	5,2	0	(35,0) ¹

1. Chiffre donné pour mémoire et n'intervenant pas dans la répartition des fractions de l'analyse granulométrique.

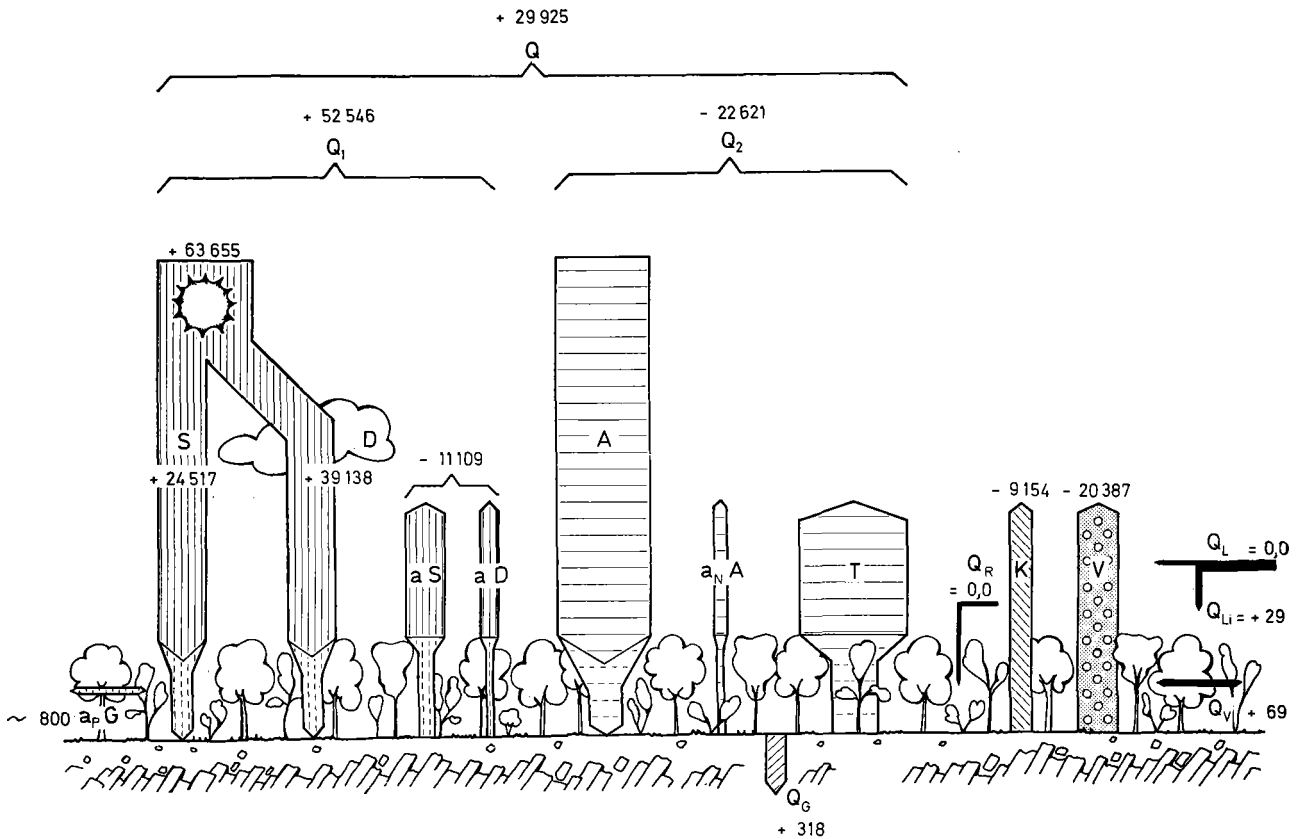


FIG. 8. Bilan de l'énergie (en cal/cm²) dans la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont au cours d'une période de végétation (mai à septembre 1967). Pour la légende des signes, voir figure 7.

Les caractéristiques chimiques principales de l'édaphotope sont les suivantes:

Teneurs en éléments nutritifs et pH

Horizon	pH	Échangeables (méq/100 g)			Totaux (%)				
		Ca	Mg	K	Ca	Mg	K	N	P
A ₁ à 10 cm	7,5	50	1,51	0,35	2,8	0,56	0,94	0,53	0,067
A/C à 40 cm	7,8	50	0,40	0,25	16,0	0,40	2,90	0,15	0,068

Quantités totales à l'hectare

Horizon	Poids de sol (t/ha)	Échangeables (kg/ha)			Totaux (t/ha)				
		Ca	Mg	K	Ca	Mg	K	N	P
A ₁	640	6 400	116	87	18,0	3,58	6,0	3,40	0,43
A/C	720	7 200	35	70	115,0	2,88	20,8	1,08	0,49
TOTAL	1 360	13 600	151	157	133,0	6,46	26,8	4,48	0,92

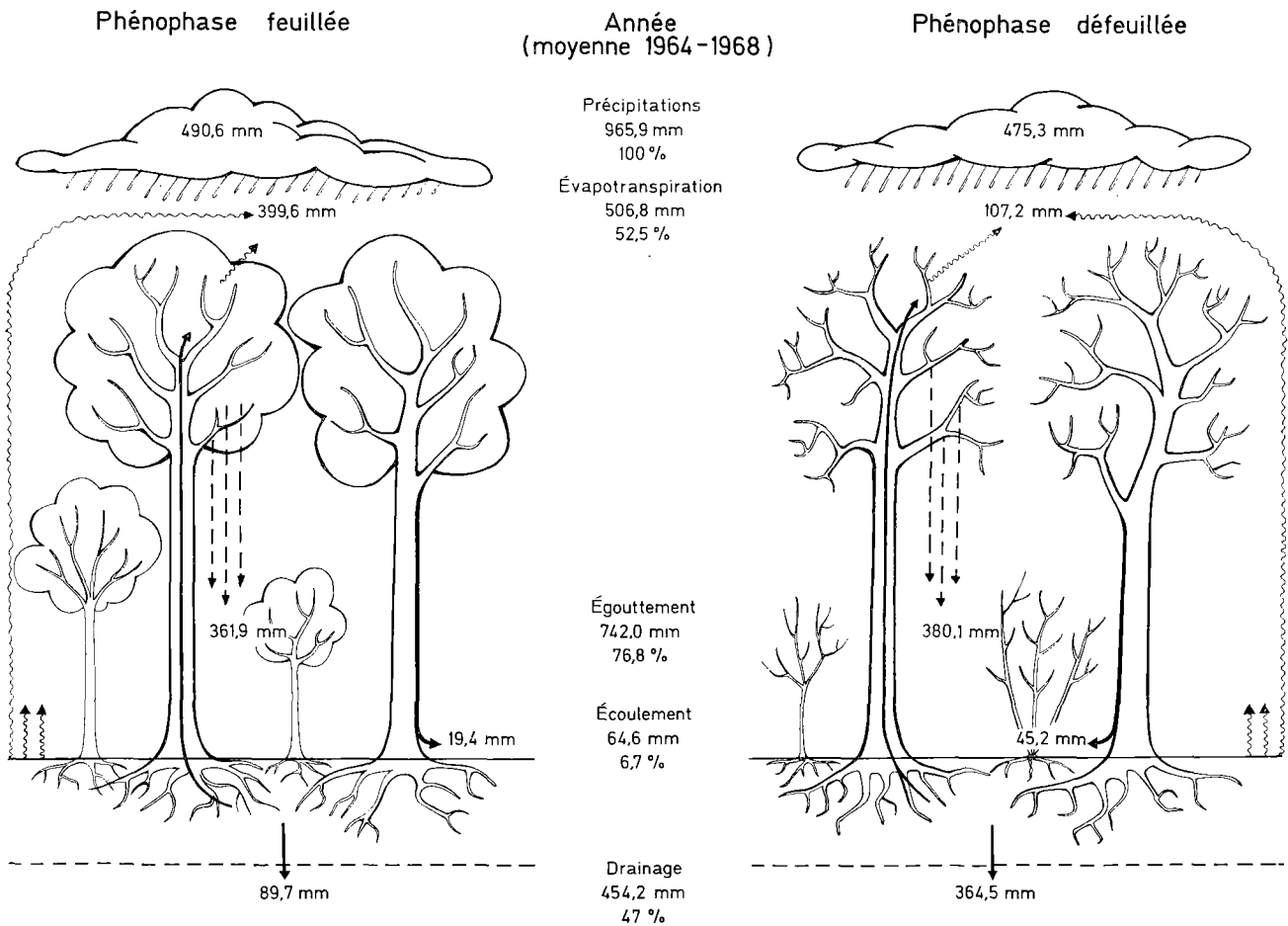


FIG. 9. Valeurs moyennes annuelles et par phénophases des principales composantes du bilan hydrique dans la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont pour la période de 1964 à 1968.

L'humus est un Mull calcique, à rapport C/N voisin de 13, saturé en Ca⁺⁺, mais relativement pauvre en Mg⁺⁺ et en K⁺.

La teneur en matière organique est élevée dans le A₁ ($\pm 15\%$), mais atteint encore de 3 à 5% vers 50 cm de profondeur.

La quantité totale de matière organique comprise entre 0 et — 50 cm s'élève à 220 t/ha.

Le poids des cailloux et blocs calcaires comporte: de 0 à 10 cm, 456,4 t/ha; de 10 à 20 cm, 1 715,7 t/ha; de 20 à 45 cm, 5 969,4 t/ha; soit un total de 8 141,5 t/ha.

L'enracinement est surtout localisé dans la partie supérieure du sol: 90% des racines sont situées dans les 30 premiers centimètres et 80% de la totalité des très fines racines (chevelu de 0 à 0,05 cm) se trouvent dans les 10 premiers centimètres de sol.

PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE

L'évaluation de la biomasse et de la productivité de la phytocénose constitue la première étape pour l'établissement du cycle des éléments biogènes (voir ce chapitre); cette évaluation a fait l'objet, dans le cas de la chênaie mélangée de Virelles, de plusieurs publications (Duvigneaud *et al.*, 1969; Ambroes, 1969; Duvigneaud et Denaeyer - De Smet, 1970a et b); pour détails, voir, dans ce volume, Duvigneaud, Kestemont et Ambroes, tableau 2, colonne 1.

LA BIOMASSE (fig. 10)

Le tronc des arbres échantillons abattus est séparé du houppier à l'endroit où son diamètre est égal à celui de la plus grosse branche. Les branches sont débitées par catégories de diamètre. Les catégories sont les suivantes: 0-1 cm; 1-3; 3-5; 5-7 (menu bois); 7-10; 10-15; 15-20; 20-25 (bois fort ou *Derbholz* des forestiers allemands).

On prélève des échantillons à différents niveaux du tronc, ainsi que des différentes catégories de branches, après avoir pesé frais la totalité de chaque arbre abattu. Tous les échantillons sont séchés en étuve ventilée à 85°C jusqu'à poids constant, ce qui permet le calcul du poids sec des troncs et des houppiers.

Pour chaque espèce, les biomasses partielles ou totales peuvent être mises en corrélation avec la circonférence à 1,30 mètre. Les abaques ainsi obtenues servent à évaluer les biomasses de tous les arbres inventoriés dans la parcelle d'étude.

La biomasse totale des différentes espèces s'élève à: 41,9 t/ha pour *Quercus robur*, 29,5 pour *Fagus sylvatica*, 37,8 pour *Carpinus betulus*, 3,0 pour *Acer campestre*, soit au total 112,2 t/ha.

La biomasse des feuilles vertes, estimée à partir de la litière foliaire fraîchement tombée, s'élève à près de 3,5 t/ha.

La biomasse des souches et des grosses racines a été calculée en prenant 13% de la biomasse totale aérienne; le poids des petites racines (< 5 cm de diamètre) a été

estimé à partir de l'extraction des racines de trois parcelles d'un mètre carré; leur biomasse a été ajoutée à celle des souches et grosses racines, ce qui porte la biomasse souterraine totale des arbres à 34,6 t/ha.

La biomasse de la strate arbustive, peu dense et formée de *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Crataegus oxyacanthoides* et *Cornus sanguinea*, a été estimée à partir d'abaques liant le poids total d'individus échantillonnés, à leur diamètre à la base. L'inventaire a permis d'estimer la biomasse à l'hectare à 2 153 kg.

La biomasse aérienne de la strate au sol a été déterminée à partir d'une série de récoltes de surfaces de 1 à 3 m²; elle s'élève à 2 189 kg/ha de matière sèche. La connaissance du rapport existant entre la biomasse aérienne et souterraine pour les différentes espèces a permis d'estimer la biomasse souterraine à 668 kg/ha.

À la biomasse totale aérienne et souterraine des arbres, arbustes et strate herbacée, il faut encore ajouter le poids des feuilles vertes (3,5 t/ha) et le poids des fleurs, fruits et écailles (458 kg/ha), ce qui porte la biomasse totale de la phytocénose à 156 t/ha.

LA PRODUCTIVITÉ (fig. 11)

La productivité de chaque arbre abattu a été déterminée par la mesure de l'accroissement radial des dix dernières années. Pour chaque espèce, on a établi une corrélation entre la production annuelle moyenne des troncs et des branches et la circonférence à 1,30 mètre; tandis que, pour les branches, on a déterminé un pourcentage d'accroissement pour chaque catégorie.

La productivité aérienne des arbres s'élève à 6 120 kg/ha; la productivité souterraine a été estimée arbitrairement à 2 t/ha, ce qui constitue un chiffre provisoire et peu satisfaisant.

La productivité des arbustes a été obtenue en divisant la biomasse de chaque espèce par l'âge moyen des individus; elle s'élève à 216 kg/ha.

La productivité aérienne du tapis herbacé s'identifie à sa biomasse pour la plupart des espèces (658 kg/ha); la productivité annuelle souterraine a été obtenue en divisant la productivité aérienne par 2; on obtient ainsi 334 kg/ha.

La litière des feuilles mortes récoltées à la fin de la période de végétation s'élève, pour 1967, à 3 165 kg/ha; le reste de la litière, formée par les retombées de rameaux et de branches mortes, de fruits, fleurs, écailles et divers, est récoltée tout au long de l'année et s'élève à 2 082 kg/ha (Duvigneaud, Denaeyer - De Smet et Marbaise, 1969).

La productivité annuelle aérienne s'élève à 12 241 kg/ha et la productivité souterraine à 2 334 kg/ha, ce qui conduit à une productivité primaire totale de 14 575 kg/ha comme indiqué à la figure 11. À ce chiffre, il conviendrait encore d'ajouter les quantités respectivement consommées par les phytophages et lessivées par les pluies, quantités dont nous discuterons dans le dernier chapitre de ce travail.

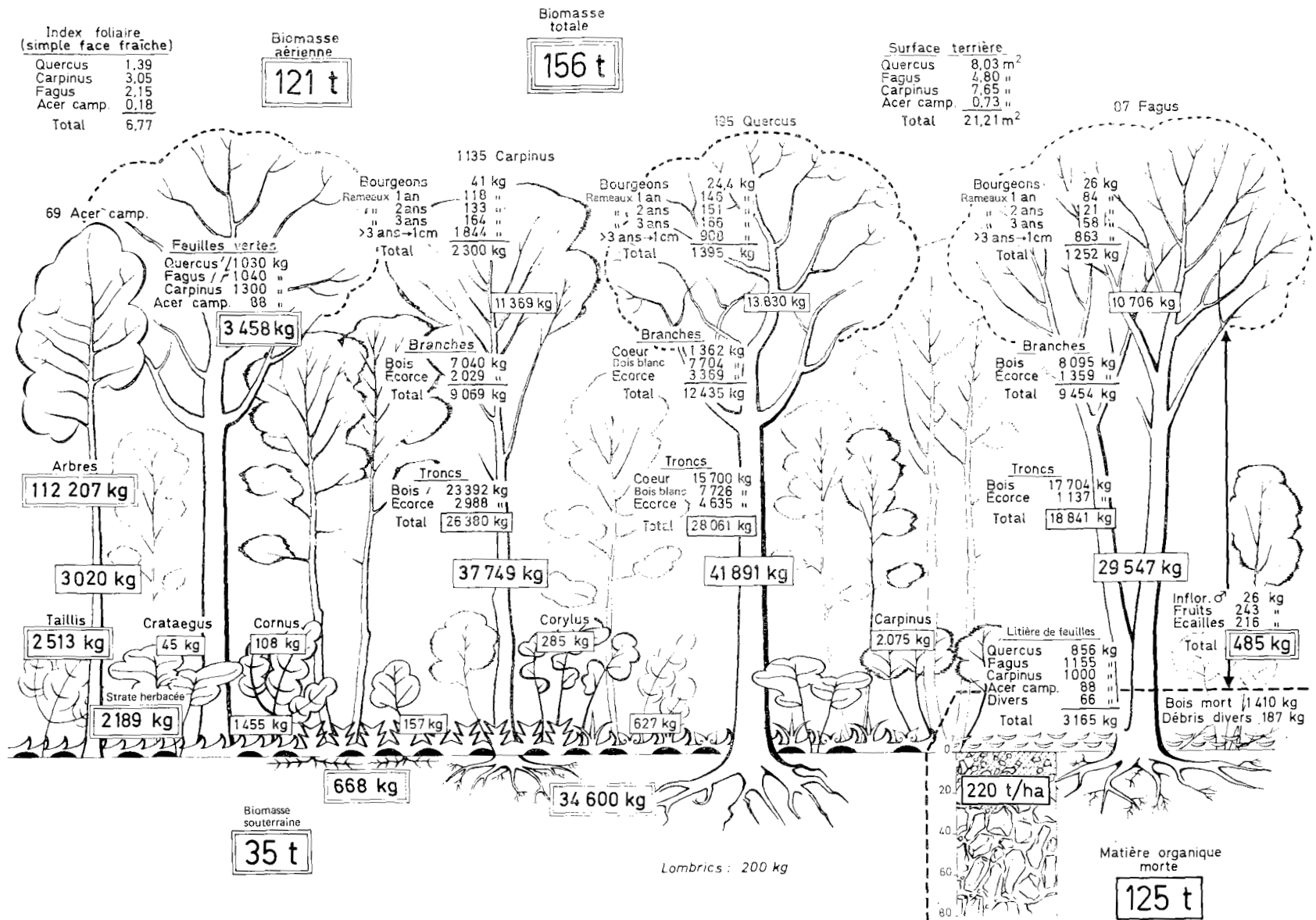


FIG. 10. Biomasse des différents compartiments de l'écosystème de Virelles-Blaimont. (D'après Duvigneaud et Denaeys - De Smet, 1970b.)

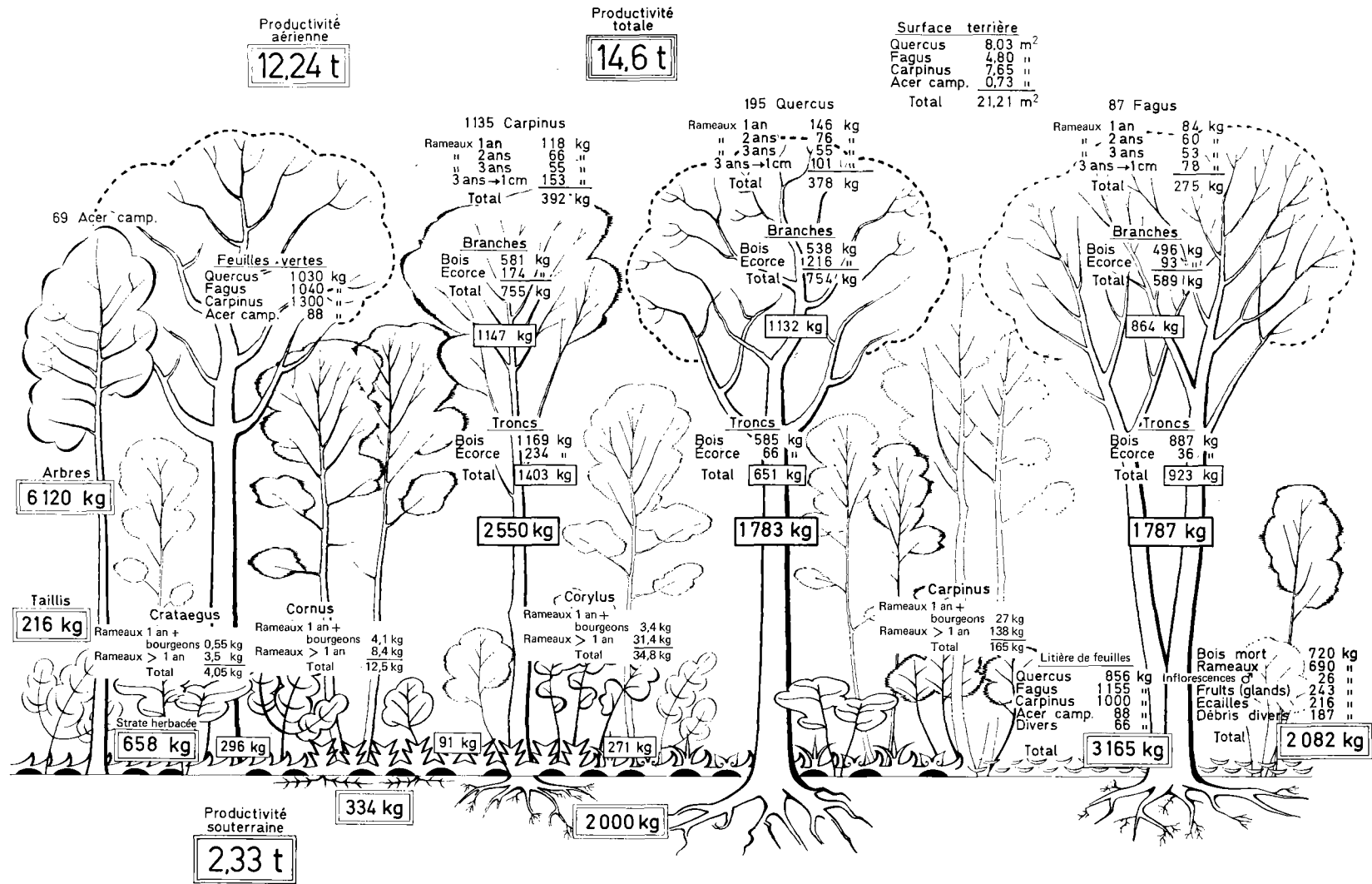


FIG. 11. Productivité primaire annuelle (en tonnes et kg/ha) de la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont. (D'après Duvigneaud et Denaeayer - De Smet, 1970b.)

L'index foliaire (*leaf area index* ou LAI) de la strate arborescente (simple face foliaire fraîche par unité de surface de sol) a été mesuré par une méthode photoplanimétrique (Vanséveren, 1969) et après mise au point d'un appareil optique utilisant des lentilles de Fresnel.

La valeur de l'index foliaire varie suivant l'association végétale considérée.

La chênaie mélangée développe 6,93 ha de feuilles par hectare de terrain, la chênaie secondaire a un LAI de 6,47, et la hêtraie développe une surface de feuilles de 6,80 ha par hectare.

L'index foliaire de la strate herbacée en période estivale a également été mesuré. Une plage dense d'*Hedera helix* et une population de *Mercurialis perennis* ont un LAI de 1,2 et 1,6. Tenant compte de la répartition des populations des plantes herbacées, le LAI de la strate au sol atteint une valeur moyenne de 0,94, soit environ 1/10 du LAI de la strate arborescente.

Les quantités de chlorophylle contenues dans la nappe foliaire des espèces arborescentes dominantes (*Quercus robur*, *Carpinus betulus* et *Fagus sylvatica*) varient entre 16 et 18 kg/ha; la strate herbacée contient environ 3 kg de chlorophylle à l'hectare.

Les feuilles, support principal de la chlorophylle, sont le premier chaînon où s'élabore la matière végétale. Les parties corticales brûlent de la matière par respiration. La surface corticale du peuplement a été estimée à 1,5 ha par hectare de sol (Grulois, 1968a).

La surface terrière, surface des troncs à 1,30 mètre, vaut 21,21 m² par hectare de sol.

PRODUCTIVITÉ SECONDAIRE

La productivité secondaire de la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont a été relativement peu étudiée.

Quelques observations relatives aux consommateurs et décomposeurs animaux ont cependant été faites.

D'après Tahon (inédit) les vertébrés sont relativement peu variés et peu abondants. Parmi les rongeurs, le mulot (*Apodemus sylvaticus*) et le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) sont cependant bien représentés. Sur les 30 espèces d'oiseaux nichant dans la forêt, 6 espèces sont représentées par plus de 3 couples pour 10 ha: le rouge-gorge (*Erithacus rubecula*), le troglodyte (*Troglodytes troglodytes*), le merle noir (*Turdus merula*), la mésange charbonnière (*Parus major*), la mésange nonnette (*Parus palustris*) et le gros-bec (*Coccothraustes coccothraustes*).

Le sous-bois forestier est peuplé d'une multitude d'insectes ailés; la récolte d'un bac (le 5 juillet 1966) livre par exemple 5 556 insectes, dont 5 288 diptères, soit plus de 90%. Les insectes se répartissent en 50 familles, 200 genres et 500 espèces (Gaspar, Krizelj, Verstraeten et Wolf, 1968).

Pendant la période d'étude 1963-1968, il n'y a pas eu, contrairement à ce qui fut observé dans les autres

forêts étudiées par le CNEG, de notable invasion de chenilles; cependant, un certain nombre de chenilles s'attaquent chaque année aux jeunes feuilles de *Quercus* et *Carpinus*; elles appartiennent principalement, selon Verstraeten (sous presse), aux espèces *Operophtera brumata* (géométrides) et *Orthosia cruda* (noctuelles). Ces populations de lépidoptères sont contrôlées par de nombreuses espèces d'hyménoptères.

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

Galoux (1953) a fait, en 1947-1949, l'inventaire de la pédofaune, inventaire qui fut complété par Moreau en 1965. Les résultats, par mètre carré, sont les suivants: enchytréides, nombreux (ordre de grandeur, 30 000 individus); mollusques, 36 individus; arachnides, 113-140; isopodes, 54-100; myriapodes, 331; collembolles, très nombreux individus et nombreux genres (en 1965, 35 000 individus); acariens, 85 000 individus en 1965; psocoptères, 23 individus; thysanoptères, 34; hémiptères, 332.

Les décomposeurs les plus actifs et les plus importants, du point de vue de la biomasse animale, sont certes les lombricides. En enfouissant les feuilles mortes dans leurs galeries, ils contribuent à un rapide cycle de la litière (mull calcique) [voir, plus loin, le cycle de la matière organique]. Timperman (dans Duvigneaud *et al.*, sous presse), utilisant le procédé classique d'extraction à la formaldéhyde complété par fouille du sol, a obtenu pour 1968 un nombre d'individus allant jusqu'à 1 350 000 à l'hectare, ce qui représente 1 150 kg/ha en poids frais et 185 kg/ha en poids sec.

Les nématodes n'ont pas pu être comptés bien que leur importance comme décomposeurs de litière et consommateurs de racines soit grande.

Chardez et Krizelj (1970) ont recensé 32 espèces ou variétés de thécamœbiens du sol; leur biomasse atteignait, en 1967, 3 490 g/are au maximum. Les thécamœbiens muscicoles comprennent 29 espèces ou variétés. Le nombre de ciliés présents dans la litière a également fait l'objet d'une estimation (environ 150 millions par are en 1967 et 1968).

Les microbiocénoses demeurent également fort peu étudiées. Seul Remacle, en 1966, a étudié comparativement la microflore amylolytique des sols de la chênaie mélangée et de la hêtraie. Par des incubations à différentes températures, l'auteur montre qu'aux basses températures, les germes psychrophiles sont riches en genres et sont surtout représentés par le genre *Pseudomonas*. Par contre, à 50°, la population microbienne se compose exclusivement de *Bacillus*. Les densités maximales se situent en avril-mai. La chênaie mélangée est plus riche en germes thermophiles que la hêtraie-charmaie mélangée.

Les mycocénoses ont fait l'objet d'observations répétées. Mommaerts-Billiet a recensé les macromycètes se développant sur les bois morts, les feuilles mortes et le sol. Vingt-deux espèces ont été dénombrées sur le bois mort à ses divers stades de décomposition.

Les feuilles mortes fraîchement tombées se couvrent d'innombrables fructifications d'ascomyètes appartenant principalement aux genres *Mycosphaerella*, *Gnomonia* et *Venturia*.

Sur le sol humifère apparaissent, dès le mois d'août, plusieurs espèces de *Russula* et de *Lactarius*. On les retrouve en septembre et octobre en compagnie de diverses espèces de *Tricholoma*, *Clitocybe*, *Cortinarius*, *Inocybe*. Parmi les espèces les plus abondantes, il faut citer *Lyophyllum aggregatum*, formant de grands demicercles, *Hygrophorus eburneus*, de petite taille mais extrêmement abondant, et *Lactarius pallidus*. En octobre 1967, soixante-neuf carpophores de ce dernier ont été récoltés sur 15 m², ce qui représentait une biomasse sèche de 124 kg/ha; *Clavaria pistillaris*, également très fréquent, atteignait 150 kg/ha.

CYCLE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

IMPORTANCES DES RETOMBÉES

Dans l'écosystème forêt, un chaînon important du flux d'énergie (cycle du carbone) et du cycle des éléments biogènes est constitué par les retombées annuelles d'organes morts. Cette litière totale provient, en majeure partie, de la phytocénose et est formée de feuilles mortes, bois mort, branches et rameaux et des débris divers tels que fleurs, fruits, écailles, morceaux d'écorce, etc. Elle a été étudiée pour les écosystèmes de Virelles et de Ferage par Duvigneaud, Denaeyer - De Smet et Marbaise (1969).

Le tableau 1 donne le nombre de feuilles, la biomasse et la composition spécifique de la litière des principaux types forestiers du plateau de Virelles-Blaimont.

Dans la chênaie mélangée où s'effectue le programme maximal, la biomasse des feuilles mortes varie notablement d'une année à l'autre. C'est ainsi que, de 1965 à 1969, on a enregistré des chutes totalisant successivement 2,2; 3,2; 3,2; 2,3; et 3,2 t/ha.

La proportion des autres éléments constitutifs de la litière est donnée dans le tableau 2.

Des récoltes périodiques des constituants de la litière ont permis à Duvigneaud *et al.* (1969) de déterminer la phénologie de la chute (fig. 12).

Enfin les éléments biogènes restitués au sol par les retombées annuelles de litière totale s'élèvent, dans la chênaie mélangée (1967), à: K, 21 kg/ha; Ca, 110; Mg, 5,6; N, 50,0; S, 6,8; P, 2,3.

DÉCOMPOSITION DES FEUILLES

La décomposition des feuilles de *Quercus robur* et *Fagus sylvatica* a d'abord été étudiée expérimentalement *in situ* sur des litières reconstituées (Froment et Mommaerts-Billiet, 1969). Pour permettre de suivre l'évolution de la disparition de la litière, cinq stades morphologiques ont été arbitrairement définis. La figure 13 illustre ces stades chez le hêtre.

La décomposition de la litière de feuilles est rapide et pratiquement complète endéans l'année qui suit la chute: la disparition des feuilles de chêne est complète après 12 mois, celle des feuilles de hêtre après 15 mois. Les feuilles de charme (*Carpinus betulus*), merisier (*Prunus avium*) et coudrier (*Corylus avellana*) disparaissent en 7 mois, celles de l'érable champêtre (*Acer campestre*) et de l'érable sycomore (*A. pseudoplatanus*) en 8 à 9 mois. Là où elles sont abondantes, les feuilles de tilleul (*Tilia platyphyllos*) et de frêne (*Fraxinus*

TABLEAU 1. Détails de la composition spécifique et de la masse (kg/ha) des litières de feuilles mortes, tombées en 1967, dans les principaux types forestiers du plateau de Virelles-Blaimont. (D'après Duvigneaud *et al.*, 1969.)

Types forestiers	Chênaie mélangée		Chênaie secondaire		Hêtraie	
	Nombre de feuilles ($\times 10^4$)	Kg/ha	Nombre de feuilles ($\times 10^4$)	Kg/ha	Nombre de feuilles ($\times 10^4$)	Kg/ha
<i>Quercus robur et petraea</i>	1 060	856	2 030	2 260	265	244
<i>Fagus sylvatica</i>	1 360	1 155	304	296	2 295	2 346
<i>Carpinus betulus</i>	2 080	1 000	1 235	544	513	289
<i>Corylus avellana</i>	9	4	89	52	+	+
<i>Acer campestre</i>	117	88	239	176	77	47
<i>Acer pseudoplatanus</i>	—	—	—	—	32	91
<i>Prunus avium</i>	49	46	3	3	40	49
<i>Tilia platyphyllos</i>	+	+	—	—	248	265
<i>Fraxinus excelsior</i>	—	—	149	83	194	126
Divers	33	15	54	14	+	+
TOTAL	4 708	3 165	4 104	3 428	3 665	3 457

excelsior) disparaissent également en 7 mois (Mommaerts-Billiet, 1971).

Le plateau forestier à mull calcique se caractérise donc par une décomposition annuelle rapide des feuilles. Dans la chênaie mélangée riche en hêtres (*Quercetum mixtum mercurialo-primulosum*) et la chênaie (*Quercetum*), 95% de la litière disparaissent annuellement, contre 60% dans la hêtraie calcicole (*Fagetum calciphytum*). Ces différences sont liées à la composition qualitative et quantitative du peuplement ligneux, mais sont aussi en relation avec la vitesse de minéralisation de la matière organique des sols.

La disparition de la litière est la résultante du processus de l'humification (*sensu lato*), qui comprend deux

TABLEAU 2. Proportion des éléments constitutifs de la litière totale annuelle de la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont, récoltée du 1-VII-1967 au 1-I-1968. (D'après Duvigneaud *et al.*, 1969.)

Constituants de la litière	Kg/ha	Total
		%
Feuilles mortes	3 165	60
Branches mortes	720	14
Rameaux morts	690	13
Fleurs et inflorescences mâles	26	0,5
Fruits	243	5
Écailles	216	4
Mélange non trié	187	3,5
TOTAL	5 247	100

phases distinctes: d'une part, la minéralisation, aboutissant, par l'intermédiaire d'une série de produits de dégradation, à la formation d'éléments solubles et gazeux; d'autre part, l'humification (*sensu stricto*), qui est à l'origine de la formation des complexes humiques de couleur foncée et difficilement biodégradables du sol.

MINÉRALISATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DU SOL

La minéralisation de la matière organique du sol (*humus sensu lato*) est lente. En milieu riche en Ca^{++} et en argile, les composés humiques sont énergiquement floculés et acquièrent une stabilité biologique très grande.

L'activité biologique globale du sol a été appréciée par la mesure du dégagement tellurique de CO_2 (respiration du sol) en utilisant la méthode de Walter (1952). Les résultats ont été mis en relation avec les facteurs éoclimatologiques importants: température et hydratation du sol et valeurs des précipitations sous le couvert forestier (Froment et Mommaerts-Billiet, 1969; Froment, sous presse).

La figure 14 donne l'évolution de la respiration du sol pour la plus grande partie de l'année 1968. Les minimums observés respectivement à la fin du mois d'avril et au début de juin correspondent à un assèchement temporaire de la couche superficielle du sol réduisant son activité biologique; il faut noter que le point de flétrissement permanent du sol est atteint pour une teneur en eau de 47%, ce qui est énorme mais s'explique par la nature des agrégats argilo-humiques hautement rétentifs.

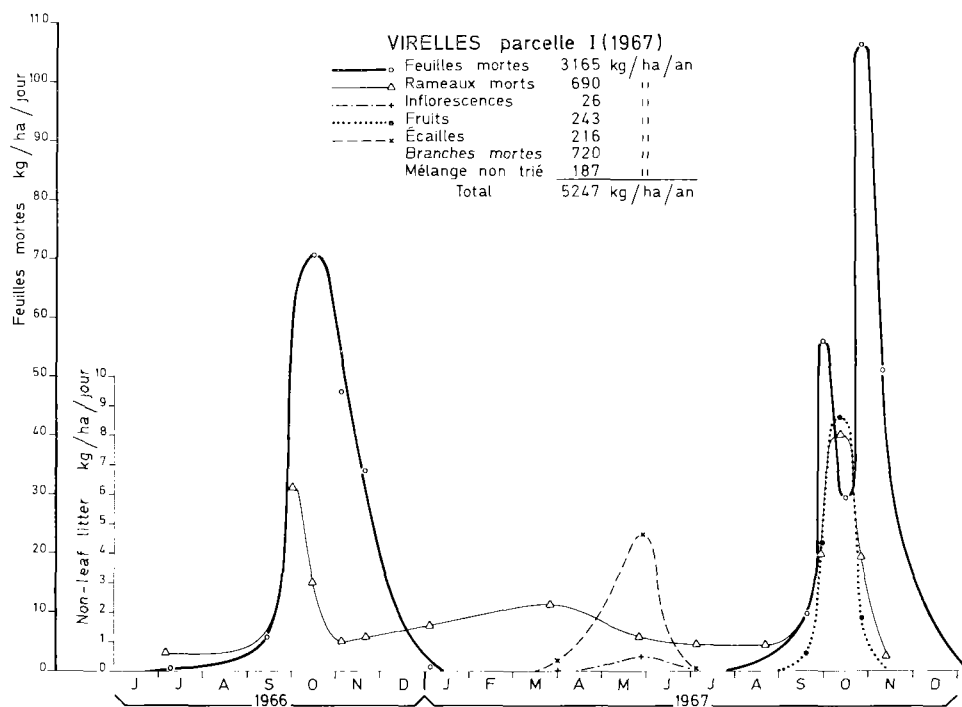


FIG. 12. Succession des chutes des divers constituants de la litière totale au cours de deux années successives dans la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont. Variations du montant journalier et du montant annuel par hectare. (D'après Duvigneaud, Denaeve - De Smet et Marbaise, 1969.)

L'activité spécifique de certains groupes de la microflore réductrice a été estimée globalement par des mesures de disparition de substrat cellulosique (papier) et de substrat riche en lignine (bâtonnets de bois). On constate que la cellulolyse et surtout la ligninolyse sont des processus lents à l'échelle de l'année: mise en veilleuse au cours de la période froide, leur reprise est conditionnée par un seuil thermique qui amène la multiplication de la microflore et le réveil de l'activité photosynthétique. Cependant, la cellulolyse est favorisée dans les milieux riches en bases et en azote; elle y est plus rapide que dans les sols acides dans lesquels seuls les champignons acidiphiles interviennent comme agent de dégradation.

Les activités cellulolytique et ligninolytique ont également été testées comparativement dans les différents types de sols du plateau forestier de Virelles-Blaimont (Mommaerts-Billiet, 197).

L'aptitude de minéralisation de l'humus peut être appréciée en suivant la formation d'azote minéral par des incubations au laboratoire ou, mieux, par des incubations sur le terrain.

Les teneurs en N minéral, déterminées, sur sol frais, au cours des années 1968 et 1969 sont toujours faibles et dépassent rarement 3 mg pour 100 grammes de sol sec (fig. 15).

La production cumulée *in situ* d'azote minéral dans la couche superficielle du sol (0-10 cm) de Virelles est faible: les valeurs de l'azote effectivement minéralisé dans l'horizon superficiel, à l'issue des différentes périodes d'incubation (les valeurs présentes au moment de la mise en incubation ayant été retranchées), sont données dans la figure 15.

La production cumulée de $N.NH_4$, $N.NO_3$ et $N. min$ ($N.NH_4 + N.NO_3$), au cours de deux séries de dix

périodes d'incubation, *in vitro* et *in situ*, est donnée ci-dessous:

		N. NH_4 (mg/100 g de terre sèche)	N. NO_3	N. min
Du 6-I au 4-XII-1968	<i>in vitro</i>	1,72	40,34	42,06
	<i>in situ</i>	2,07	14,03	16,10
Du 27-I-1969 au 16-III-1970	<i>in vitro</i>	1,95	53,60	55,55
	<i>in situ</i>	2,97	22,07	25,04

La comparaison des productions cumulées montre que les quantités de $N.NO_3$ minéralisées au laboratoire sont environ 2,5 fois plus élevées que celles obtenues dans les conditions stationnelles.

Toutefois, ces valeurs sont peu élevées et traduisent bien la lenteur de la minéralisation de l'humus particulier qu'est le mull calcique.

CYCLE DES ÉLÉMENTS BIOGÈNES

Le cycle biologique annuel est établi en additionnant la rétention des éléments biogènes dans l'accroissement annuel de matière organique (bois et écorces d'arbres) et leur restitution par chute de litière (feuilles, rameaux et branches mortes, écailles, inflorescences, fruits), mort des organes périssables de la strate herbacée et pluviollessivage de la phytocénose.

Rétention et restitution sont calculées à l'aide du poids par hectare de la matière sèche et de la teneur en éléments biogènes (fig. 16; voir aussi ce volume, Denaeyer - De Smet, tabl. 1, 6, 8) des divers organes et tissus concernés.

La figure 17 résume les principaux résultats concernant un tel cycle. Elle montre que, dans la chênaie

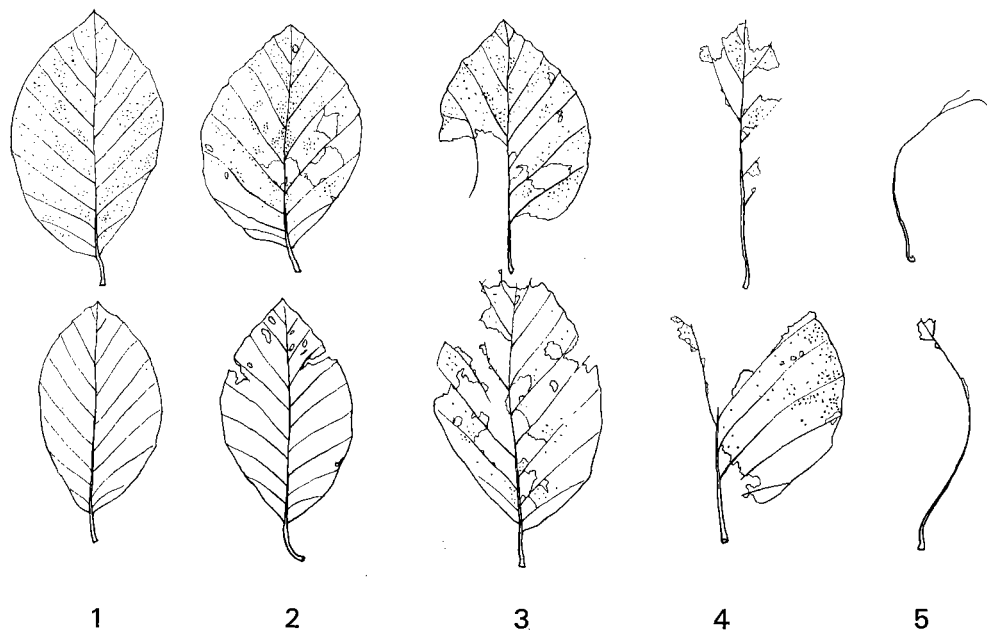


FIG. 13. Feuilles mortes de *Fagus sylvatica* illustrant l'évolution des stades morphologiques au cours de la décomposition; ces stades sont basés sur les pertes de superficie des limbes foliaires. (D'après Froment et Mommaerts-Billiet, 1969.)

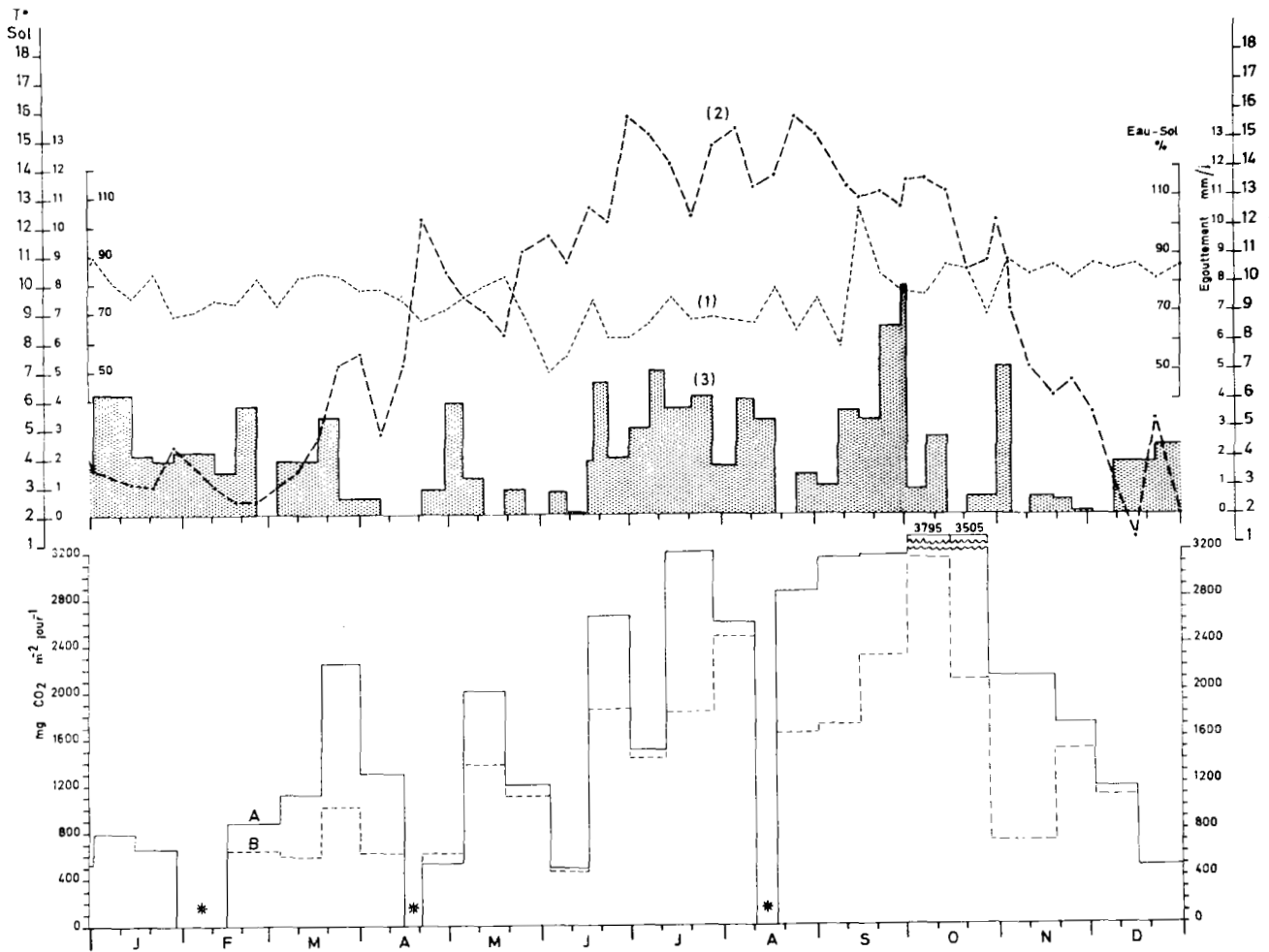


FIG. 14. Évolution de la respiration du sol dans la chênaie mélangée (A) et dans un faciès riche en hêtres de celle-ci (B), en relation avec les facteurs écoclimatologiques (Virelles-Blaimont, 1968): 1. La teneur en eau dans les 10 premiers centimètres du sol (valeur hebdomadaire, le sol n'étant pas toujours ressuyé), exprimée en pourcentage du poids sec; 2. La température du

sol à - 5 cm (lecture instantanée hebdomadaire); 3. L'égouttement à l'exclusion de l'écoulement le long des troncs (moyenne hebdomadaire), exprimé en mm/j. Les astérisques indiquent les périodes d'interruption des mesures. (D'après Froment et Mommaerts-Billiet, 1969.)

mélangée de Virelles, établie sur sol saturé en Ca, le cycle biologique est caractérisé par une dominance calcique; l'absorption annuelle de Ca est, en effet, beaucoup plus élevée (201 kg/ha/an) que celle des autres cations et résulte d'une consommation de luxe de cet élément par la phytocénose (accumulation de Ca dans les écorces).

L'absorption de K paraît assez réduite (69 kg/ha/an) pour une forêt jeune et de bonne productivité. Il est probable que la pauvreté de l'édaphotope en K (tant échangeable que total) et un certain antagonisme K/Ca au niveau de l'absorption racinaire de cet élément, sont responsables de la réduction du cycle biologique de K dans ce type de chênaie. C'est dans le cycle de K que le pluviolavage intervient le plus, car les pluies enlèvent des quantités importantes de cet élément aux feuilles jaunissantes avant leur chute (Denaeyer - De Smet, 1966, 1969).

L'absorption de Mg est faible (19 kg/ha/an) et paraît bien en rapport avec la pauvreté de l'édaphotope en cet élément.

L'absorption de N (91 kg/ha/an) et de P (6,9 kg/ha/an) est également plus faible que dans d'autres chênaies de productivité voisine, mais établies sur sol non calcaire (voir, dans ce volume, Duvigneaud et Denaeyer-De Smet, fig. 9).

L'absorption réduite de N, P et K, qui constitue peut-être une entrave à une productivité plus élevée de la chênaie de Virelles, semble apporter une preuve supplémentaire à l'appui de la théorie ancienne du célèbre rapport N-P-K, chère aux agronomes.

Les quantités totales d'éléments biogènes mises en circulation annuellement (fig. 17), de même que les miné-

ralomasses stockées dans la forêt par l'intermédiaire des rétentions annuelles successives (fig. 16), paraissent faibles en regard des quantités importantes d'éléments accumulés dans le sol.

Une grande frugalité caractérise donc le cycle biologique du *Quercetum* de Virelles.

Quelques résultats concernant le cycle des éléments biogènes au niveau des hétérotrophes ont également été obtenus.

Le tableau 3 donne une idée des teneurs et quantités totales d'éléments biogènes contenus dans la biomasse des lombrics d'un hectare de forêt (de l'ordre de 2 t/ha de matière fraîche, soit environ 185 kg de matière sèche). Ces organismes sont pauvres en cations, mais riches en anions, particulièrement en N; les quantités totales de N, S et P qu'ils contiennent sont à peu près égales à celles contenues dans un hectare de strate herbacée!

Quelques renseignements ont aussi été obtenus pour les champignons. Le tableau 4 donne les teneurs des espèces dominantes; une estimation très approximative de la biomasse de leurs carpophores (d'environ 124 kg de matière sèche par hectare) permet d'évaluer les quantités totales d'éléments biogènes qui, par l'intermédiaire des champignons, subissent une dérivation passagère du cycle général. Ces quantités ne sont relativement importantes que pour N (4,6 kg/ha) et pour K (2,7 kg/ha).

Contrairement aux restitutions vers le sol, qui sont assez bien connues, on sait peu de choses du flux d'éléments biogènes reliant le sol aux feuilles assimilatrices des arbres.

Des études de la composition chimique de la sève ascendante ont été entreprises par Denaeyer-De Smet (1968).

TABLEAU 3. Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Teneurs et quantités totales de polyéléments biogènes contenus dans les lombrics d'un hectare de sol forestier. (D'après Duvigneaud *et al.*, 1971.)

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

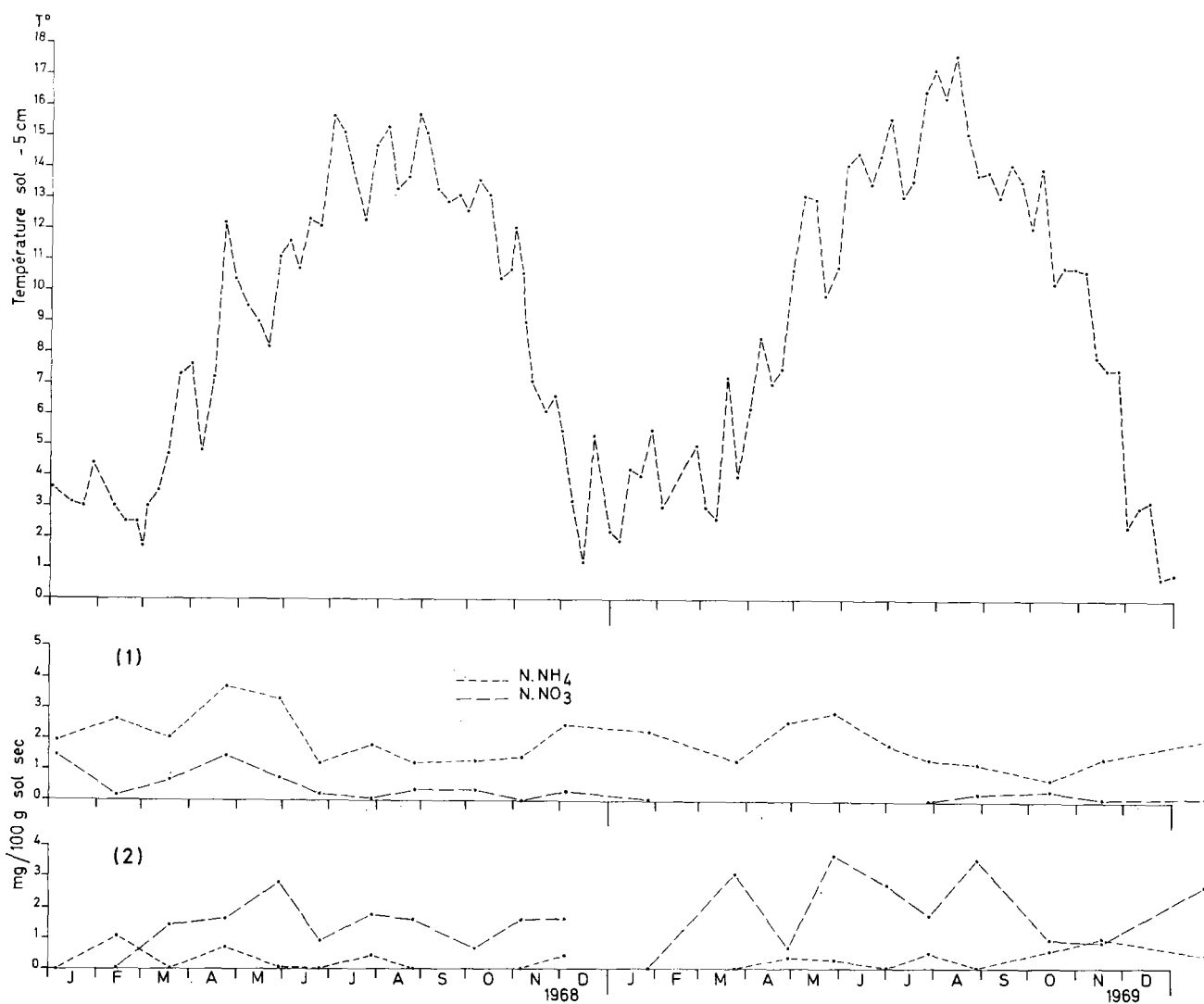


FIG. 15. Évolution de la minéralisation de l'azote organique dans la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont au cours des années 1968 et 1969: 1. Teneurs en N.NH₄ et N.NO₃ trouvées sur sol frais; 2. Valeurs de la minéralisation nette après des périodes d'incubation de 4 semaines *in situ*. (D'après Froment et Mommaerts-Biliet, 1969.)

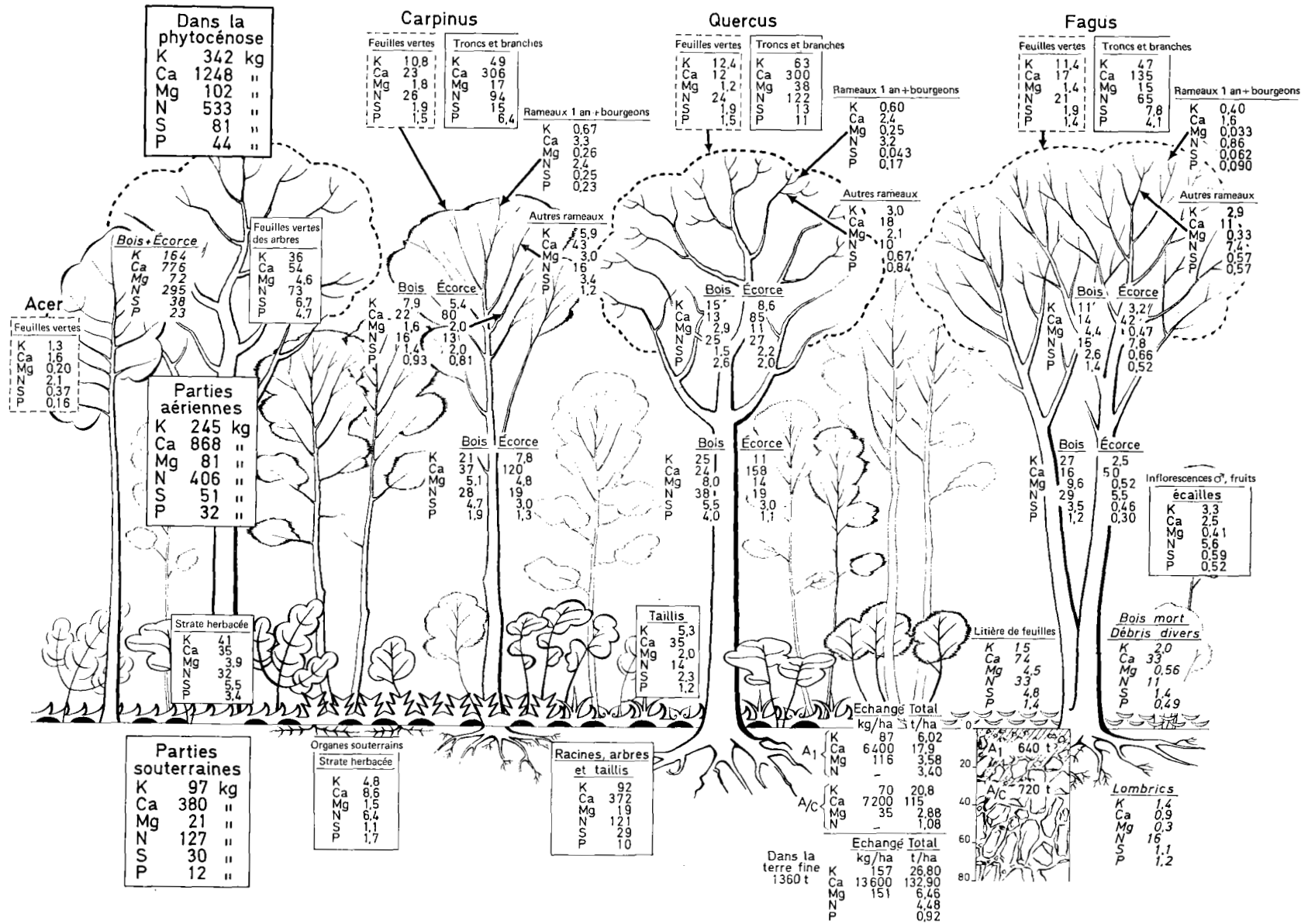


FIG. 16. Minéralomasse des différents constituants de la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont. (D'après Duvigneaud et Denaeyer - De Smet, 1970.)

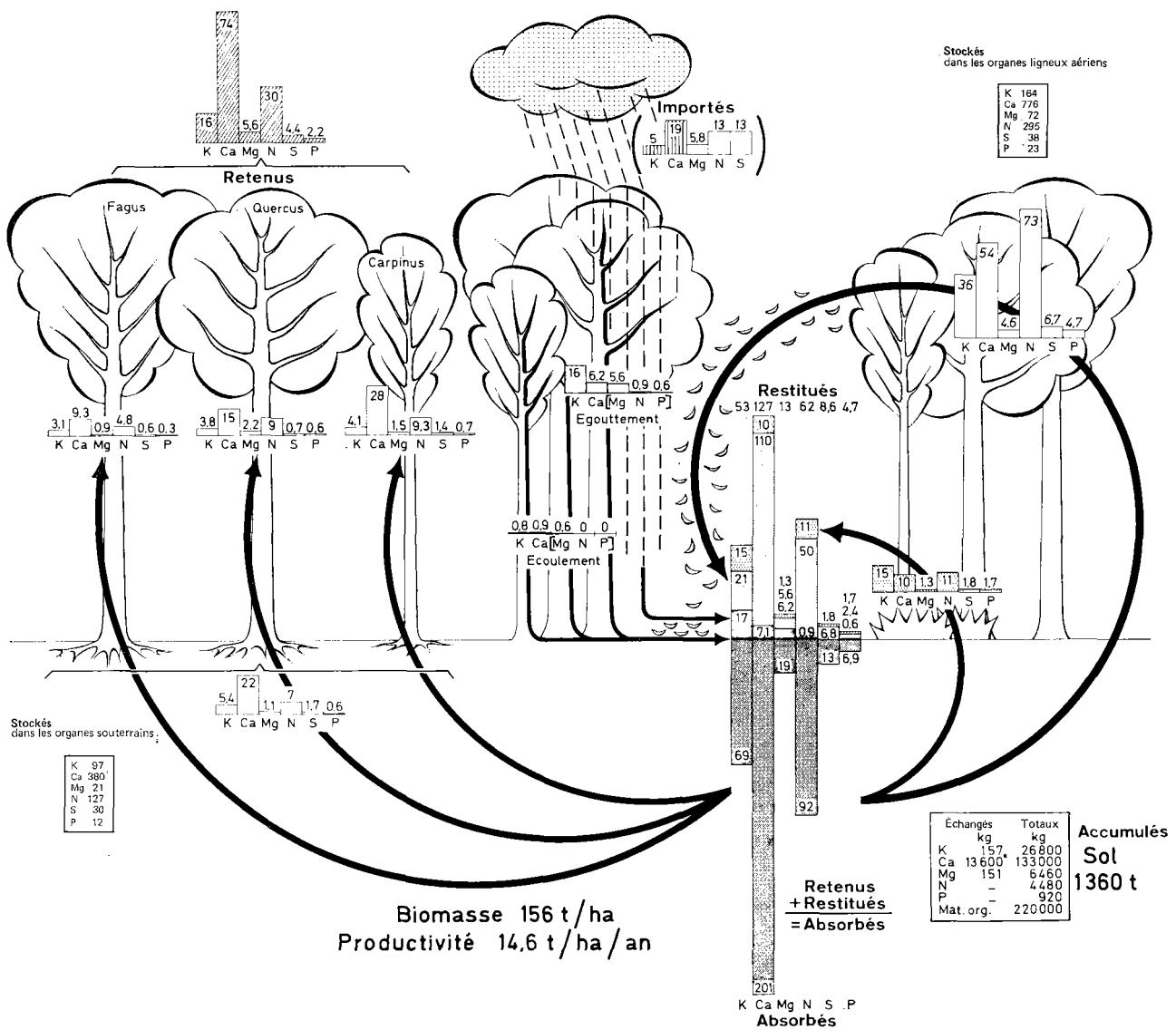


FIG. 17. Cycle annuel des polyéléments biogènes dans la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont. (D'après Duvigneaud et Denaeyer - De Smet, 1970.)

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

Restitués: par les organes aériens périssables de la strate au sol (en pointillé noir); par la litière des arbres et des arbustes (feuilles mortes et "non leaf litter" [bois mort, inflorescences, écailles, fruits, cupules]); par l'écoulement et l'égouttement.

Absorbés: somme des retenus et des restitués (en gris foncé).

Importés: par les précipitations incidentes; pour K et Ca, valeurs obtenues à Virelles-Blaimont; pour Mg, N, S, valeurs obtenues pour une région voisine (observatoire de Dourbes).

Stockés: dans les parties souterraines (coin inférieur gauche) et dans les parties ligneuses aériennes (coin supérieur droit) de la phytocénose. A droite, dans les frondaisons, polyéléments contenus dans les feuilles d'arbres en période de pleine végétation (juillet).

Accumulés (dans les 1 360 t/ha de sol): éléments échangeables et totaux. La valeur donnée pour Ca échangeable n'est pas très significative en raison de la présence, dans le sol, de CaCO₃, partiellement soluble dans la solution d'extraction (acétate d'ammonium).

Certains des premiers résultats sont consignés dans le tableau 5 et montrent des variations spécifiques et saisonnières importantes.

TABLEAU 4. Teneurs en polyéléments biogènes de quelques espèces abondantes de champignons récoltés le 4-X-67 dans la chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont.

Espèce	Cendres	K	Ca	Mg	N	S	P
en pourcentage de la matière sèche							
<i>Hygrophorus</i> <i>eburneus</i>	24,6	8,0	0,15	0,08	3,3	—	0,36
<i>Clavaria</i> <i>pistillaris</i>	11,6	5,5	0,076	0,07	—	0,31	0,32
<i>Lyophyllum</i> <i>aggregatum</i>	10,1	4,3	0,055	0,09	3,4	—	0,46
<i>Cortinarius</i> <i>sp.</i>	6,2	2,6	0,078	0,08	4,2	0,31	0,41
<i>Lactarius</i> <i>pallidus</i>	5,9	2,2	0,060	0,12	3,7	0,20	0,46

TABLEAU 5. Teneurs en K et Ca de la sève xylémique des branches minces (2-3 cm de diamètre) de diverses essences de la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont. (D'après Denaeayer - De Smet, 1968.)

	<i>Acer</i> <i>campestre</i>		<i>Fagus</i> <i>sylvatica</i>		<i>Carpinus</i> <i>betulus</i>		<i>Quercus</i> <i>robur</i>	
	K	Ca	K	Ca	K	Ca	K	Ca
en mg/l								
25-V-66	168	114	78	30	89	57	34	14
13-VII-66	58	64	57	30	75	36	29	3
14-IX-66	—	—	56	23	35	11	36	5
4-X-66	60	54	54	22	43	11	25	3

EXTENSIONS DES RÉSULTATS. CARTOGRAPHIE PAR LA MÉTHODE DES GROUPES ÉCOSOCIOLOGIQUES

On peut se poser la question de savoir quel est l'intérêt d'études intégrées approfondies, effectuées dans un nombre limité de sites choisis comme celui de Virelles, et, plus précisément, si la généralisation de leurs résultats est possible.

Il faut rappeler que le concept écologique d'écosystème rejoint les notions phytosociologiques-écologiques de "type forestier" de Cajander (1909) et d'"association stationnelle" (Schlenker, 1939), cette dernière étant définie comme une intrication de "groupes écologiques" (Duvigneaud, 1946, 1955, 1961; Duvigneaud et Denaeayer-DeSmet, 1970a), composés surtout des espèces

dominantes des strates au sol et exprimant le type d'humus, lequel intègre les conditions de l'environnement (Duchaufour, 1957). Les groupes écologiques indicateurs de types d'humus sont donc, lors d'une enquête rapide, la meilleure expression de l'intégration de l'édatopote, du climatope et de la phytocénose, c'est-à-dire de l'écosystème.

L'élaboration de tels groupes écologiques forestiers pour la haute Belgique est actuellement en cours, grâce aux études de Tanghe (1964, 1967, 1968), Vanséveren (1969b), Herbauts (1970) utilisant la méthode topographique, ainsi qu'à celles de Duvigneaud et Denaeayer - De Smet (1970a) effectuées sur une base phytochimique.

Dans la chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont prise comme exemple, les strates au sol sont caractérisées par l'intrication des groupes écologiques suivants:

Groupe du mull calcique, exprimant notamment la saturation du complexe absorbant en Ca; dominant ou codominant avec *Mercurialis perennis*, *Primula veris*, *Orchis mascula*, *Carex digitata*, *Melica nutans*, *Ctenidium molluscum*, *Thamnium alopecurum*; l'abondance de ces espèces, dont certaines sont également des thermophytes liées au thermisme particulier des sols calcaires (*Orchis mascula*, *Primula veris*), est en corrélation avec la présence, dans les strates ligneuses, d'*Acer campestre*, *Sorbus torminalis*, *Euonymus europaeus*, *Ligustrum vulgare*, *Rhamnus cathartica*, *Cornus mas*, *Viburnum lantana*; ces quatre dernières espèces étant des rélictuelles de succession.

Groupe du mull (au sens strict), dont l'importance s'explique par la parenté du sol rendzinoïde à mull calcique avec le sol brun calcaire à mull type, jointe à la faible concurrence exercée par le groupe du mull calcique là où la mercuriale ne forme pas des populations trop denses: *Lamium galeobdolon*, *Viola reichenbachiana*, *Campanula trachelium*, *Epipactis helleborine*, *Vicia sepium*, *Neottia nidus-avis*, *Melica uniflora*, *Polygonatum multiflorum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Hedera helix*, *Anemone nemorosa*, *Eurhynchium striatum*, *Thuidium tamariscinum*, *Fissidens taxifolius*, etc.

Groupe du mull actif, représenté par quelques espèces relativement peu caractéristiques (*Arum maculatum*, *Ranunculus auricomus*, *Paris quadrifolia*, *Scilla bifolia*, *Primula elatior*) et dont la présence, malgré une nitrification assez lente de l'humus, serait due à la saturation du complexe absorbant alliée à une humidité édaphique assez élevée au début de la période de végétation; ceci en rapport avec la haute capacité de rétention de l'argile de décalcification.

Outre ces groupes qui forment la base de la florule sylvatique de la chênaie mélangée calcicole, les strates au sol comportent aussi quelques représentants plus ou moins dispersés des groupes suivants:

Polyhydrophytes (*Cardamine pratensis*, *Heracleum sphondylium*), qui ont les mêmes origines que celles avancées pour le groupe du mull actif;

Poïkilohydrophytes (ou espèces de sols compacts: *Carex sylvatica*, *Ajuga reptans*, *Brachypodium sylvaticum*, *Deschampsia cespitosa*, etc.), dus au tassement local des sols par le piétinement, le charroi et l'épierrage (modification de la structure du sol et de son aération);

Mull acide (*Luzula pilosa*, *Potentilla sterilis*, *Fragaria vesca*, etc.), lié à l'acidification locale et superficielle du sol consécutive à l'activité humaine (essartage, épierrage);

Moder (*Lonicera periclymenum*, *Lathyrus montanus*, *Solidago virgaurea*, etc.), également lié à une désaturation locale du sol calcaire.

En fait, ces trois derniers groupes interviennent surtout dans la composition de la chênaie secondaire sur sol épierré.

La relative lenteur de la nitrification qui caractérise le sol calcaire de la forêt de Virelles-Blaimont expliquerait que celle-ci comporte si peu de nitrophytes (groupe *Urtica dioica*), ainsi que d'espèces typiques du mull actif (*Ranunculus ficaria*). De même, l'absence du groupe du mor (*Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, etc.) serait liée aussi bien à l'absence d'azote ammoniacal qu'à la présence de calcium dans le sol.

Déjà, dans le cas particulier de la forêt de Virelles-Blaimont, cette conception (groupes écosociologiques) permettrait d'étendre les résultats de productivité obtenus à un certain nombre de forêts présentant la même combinaison de groupes écosociologiques au niveau des strates au sol.

L'extrapolation pourrait être faite également en ce qui concerne les autres sites forestiers choisis en haute Belgique pour l'étude de la productivité, et qui, avec le site de Virelles, se situent précisément le long d'un gradient de types d'humus:

Virelles. *Quercetum mixtum* de mull — mull calcique (*Mercurialis perennis*, *Orchis mascula*, *Primula veris*, etc.)

Wavreille-Bure. *Querceto-Fraxinetum* de mull actif (*Ornithogalum pyrenaicum*, *Allium ursinum*, *Ranunculus ficaria*, *Primula elatior*, etc.).

Ferage. *Querceto-Coryletum* de mull — mull actif (*Lamium galeobdolon*, *Milium effusum*, *Melica uniflora*, etc.; *Ranunculus ficaria*, etc.).

Villers-sur-Lesse. *Querceto-Crataegetum* de mull acide — moder (*Viola riviniana*, *Potentilla sterilis*, *Luzula pilosa*, etc.; *Teucrium scorodonia*, *Lonicera periclymenum*, *Hypericum pulchrum*, etc.).

Vonêche. *Quercetum petraeae* de mor (*Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, etc.).

Les chiffres de productivité obtenus pour chacun de ces écosystèmes (voir, dans ce volume, Duvigneaud, Kestemont et Ambroes) sont assez différents et se répartissent dans l'ordre suivant: Ferage, 17,6 t/ha/an; Virelles, 14,4 (jeune futaie); Wavreille-Bure, 14,3; Villers-sur-Lesse, 14,1; Vonêche, 11,9. Ils correspondent donc assez bien au niveau écologique de l'association stationnelle rendue par le type d'humus.

Il semble donc qu'il y ait une corrélation satisfaisante entre les types d'humus, c'est-à-dire les groupes écosociologiques qui en sont l'expression, et la productivité de l'association stationnelle ou de l'écosystème. Cela permet d'étendre la cartographie des écosystèmes forestiers par la méthode des groupes écologiques — déjà réalisée pour le sud-est de la Belgique à l'échelle de 1/100 000 (CNEG, 1964, inédit) — à la cartographie de la productivité, moyennant la multiplication des mesures rapides de productivité dans les divers types forestiers reconnus. Ces mesures rapides se référeront aux abaques construites à partir des données fournies par les sites forestiers faisant l'objet d'une étude intégrée approfondie.

CYCLE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE. FLUX D'ÉNERGIE ET EFFICACITÉ

La productivité brute de l'écosystème (PB) est égale à la somme de la productivité primaire nette (PN₁) et de la respiration des organismes autotrophes (RA):

$$PB = PN_1 + RA$$

Faute d'informations relatives à la respiration des autotrophes, il ne nous est pas possible actuellement d'établir la productivité brute de l'écosystème forestier de Virelles-Blaimont.

Cependant, en déterminant la productivité primaire nette et la respiration des hétérotrophes, on a la productivité nette de l'écosystème (PNE) suivant la relation:

$$PNE = PN_1 - RH$$

Lorsque l'écosystème est en équilibre (forêt climax avec équilibre des phases de développement qui la composent). PN₁ est égal à RH et l'accroissement de la biomasse est nul (PNE = 0) et PB = RH + RA.

En ce qui concerne l'écosystème de Virelles, qui est une jeune futaie mélangée issue de la conversion d'un taillis simple sous futaie, PNE est positif et PN₁ > RH, PB > RH + RA.

Le PN₁ comprend: l'accroissement annuel des biomasses aérienne et souterraine; la somme des retombées, qui se compose de LF (litière des feuilles mortes), LnF (litière non feuilles, soit les chutes de rameaux, branches mortes, écailles, fruits, etc.) et LR (litière des racines mortes); la consommation par les herbivores; l'apport de matière organique au sol par pluviollessivage.

Le RH comprend: la respiration des herbivores invertébrés et vertébrés; la respiration des décomposeurs.

Le PNE comprend: l'accroissement des biomasses aérienne et souterraine de la phytocénose; l'accroissement de biomasse des consommateurs; l'accroissement de la quantité de matière organique du sol.

La connaissance des différents postes de PN_1 et de RH permet d'obtenir le cycle de la matière dans l'écosystème, qui peut s'exprimer en tant que circulation de matière sèche (kg/ha/année), soit comme une fraction du flux d'énergie traversant l'écosystème (kcal/m²/année¹).

LA PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE NETTE (PN_1)

On a vu que la productivité des divers constituants de la phytocénose forestière de Virelles s'élève à 14 575 kg/ha.

Il faut cependant encore y ajouter la quantité de matière consommée par les herbivores, principalement les chenilles, quantité variable d'une année à l'autre, mais toujours assez importante. En première approximation, on peut évaluer la biomasse consommée par les herbivores à environ 1/10 de la biomasse des feuilles, soit 300 kg, ce qui amène la productivité primaire nette à 14 875 kg/ha. En employant l'équivalent calorique de 4 700 kcal par gramme de matière sèche, uniformément pour tous les constituants de l'écosystème, on obtient un PN_1 total de 6 990 kcal/m² [1].

Provisoirement, il n'a pas été tenu compte de l'apport de matière organique arrivant au sol par voie de lessivage des couronnes dans l'établissement du PN_1 total.

L'ACCROISSEMENT DE BIOMASSE DE L'ÉCOSYSTÈME

L'accroissement de biomasse de l'écosystème se compose des accroissements de biomasses aériennes et souterraines.

L'incrément annuel aérien des arbres est égal à 6 120 kg/ha; qui se répartissent en: 1 787 kg de *Fagus sylvatica*, 1 783 kg de *Quercus robur*, 2 550 kg de *Carpinus betulus*. Celui du taillis est de 216 kg/ha, se répartissant en: 165,0 kg de *Carpinus betulus*, 34,5 kg de *Corylus avellana*, 12,5 kg de *Cornus sanguinea*, 4,0 kg de *Crataegus* div. sp. L'incrément aérien total est donc de 6 336 kg/ha, soit: 2 978 kcal/m² [2].

L'accroissement des espèces pérennes de la strate herbacée (*Hedera helix*, *mamium galeobdolon*, etc.) est faible et n'a pas été évalué.

L'incrément souterrain n'a pas été mesuré en raison de l'énorme difficulté technique que cela représente. Il a été calculé en adoptant le même rapport existant entre le PN_1 aérien et l'incrément aérien: le PN_1 aérien est égal à 12 541 kg/ha (fig. 11) et l'incrément aérien (6 336 kg/ha) représente donc 50,5 % du PN_1 aérien.

En appliquant ce pourcentage au PN_1 souterrain (2 334 kg/ha), on obtient un incrément annuel souterrain calculé de 1 179 kg/ha ou 554 kcal/m² [3].

L'incrément annuel de la phytocénose est égal à la somme de [2] et [3]: il s'élève donc à 7 515 kg/ha ou 3 532 kcal/m² [4].

LA RESPIRATION DES HÉTÉROTROPHES (RH)

La respiration des herbivores (RHc)

D'après Wiegert et Evans (1969), environ 35% seulement de la nourriture ingérée par les chenilles est utilisée par la respiration, le reste étant rejeté sous forme de déjections. En partant d'une biomasse de feuilles mangées de 300 kg, la quantité effectivement respirée serait de 95 kg, soit 45 kcal/m² [5].

La respiration des décomposeurs (RHs)

La détermination de la respiration des décomposeurs de la litière de feuilles et de la matière organique du sol a été abordée en estimant globalement l'activité des décomposeurs par la mesure du dégagement de CO₂, produit final du métabolisme de ces décomposeurs (méthode dite de la "respiration du sol").

Des mesures du dégagement tellurique de CO₂ ont été entreprises depuis mars 1966 et poursuivies sans interruption jusqu'à la fin de l'année 1968. La technique utilisée est celle de la cloche renversée (Walter, 1952; Haber, 1958, 1959). L'évolution du dégagement tellurique de CO₂ au cours de l'année 1968 est représenté dans la figure 14.

La production moyenne journalière s'établit comme suit: du 15-III-66 au 26-XII-66, 2 237 mg CO₂/m² j; du 27-XII-66 au 2-I-67, 1 798; du 3-I-68 au 30-XII-68, 1 797,5.

La production moyenne journalière des trois années s'établit à 1 863,5 mg CO₂/m² j, ce qui correspond à une production moyenne annuelle de 6 802 kg de CO₂ ou de 1 853 kg de C par hectare.

La production de CO₂ ainsi obtenue ne correspond évidemment pas uniquement à l'activité réductrice des organismes du sol, car elle comprend aussi le CO₂ dégagé par la respiration des racines des espèces ligneuses.

En se basant sur les rares renseignements de la littérature (Lundegardh, 1924; Shilova, 1967; Dommergues, 1968), et faute d'informations plus précises, nous avons adopté le chiffre de 30%, le plus communément admis, comme représentant la part de CO₂ d'origine radiculaire.

En retranchant cette quantité de la quantité totale de CO₂ mesuré par la respiration du sol, on trouve, comme fraction de l'énergie consommée par les organismes décomposeurs de la litière de feuilles et la matière organique des sols, 4 762 kg CO₂/ha, soit 3 243 kg de matière sèche ou 1 524 kcal/m² [6].

Toutefois, cette quantité de CO₂ ne provient que de la litière de feuilles (LF) et de la matière organique du sol. Pour obtenir la respiration des décomposeurs de la litière totale (LT), il faut encore ajouter la respiration correspondant à la litière non feuilles (LnF), ainsi que la grosse masse des racines mortes (LR).

En première approximation, nous avons considéré que 2/3 de la quantité de LnF et LR est effectivement respirée, tandis que 1/3 est transféré à l'humus (Kononova,

1968; Woodwell et Marples, 1968); la somme de LnF et de LR s'élève à 4 100 kg/ha, dont 2 734 kg/ha, ou 1 285 kcal/m² [7] sont respirés et 1 366 kg/ha transférés à l'humus.

La respiration totale des décomposeurs est alors la somme de [6] et de [7], soit 5 977 kg/ha, ou 2 809 kcal/m² [8].

L'ACCROISSEMENT DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DU SOL (AS)

L'accroissement de la matière organique du sol peut s'obtenir par différence, connaissant PN₁, RH et l'accroissement de biomasse de la phytocénose (PNE *pro parte*).

On peut aussi le déterminer en faisant le bilan des apports de matière organique du sol et des pertes par respiration (ce bilan est établi dans le tableau 6), ce qui conduit à une meilleure compréhension de la circulation de la matière organique dans l'écosystème (fig. 18).

La différence entre les apports et les pertes [9] — [10], donne l'accroissement de la matière organique du sol, qui s'élève à 1 288 kg/ha ou 605 kcal/m² [11].

Le stock de matière organique contenu dans les 50 premiers centimètres du sol de Virelles étant de 220 t/ha,

l'accroissement annuel de la quantité totale de matière organique du sol est donc de l'ordre de 0,58%.

LE FLUX D'ÉNERGIE AU SEIN DE L'ÉCOSYSTÈME

Les différents termes de l'équation liant la productivité primaire nette (PN₁), la productivité de l'écosystème (PNE) et la respiration des hétérotrophes (RH), viennent d'être précisés; ces résultats, susceptibles d'amélioration, sont synthétisés dans le tableau 7.

Une représentation synthétique de tous ces résultats est donnée dans la figure 18, qui est divisée en trois parties:

1. La partie droite schématise le cycle de la matière organique, exprimée en kg/ha. L'apport annuel au sol par retombées des parties aériennes s'élève à 6 110 kg, soit 3 165 kg de feuilles (LF) et 2 945 kg de litière non feuilles (LnF); la chute des racines (LR) a été estimée à 1 155 kg. La litière totale annuelle (LT) s'élève donc à 7 265 kg/ha.

La perte totale par respiration des décomposeurs (RHs) de la litière et de l'humus se monte à 5 977 kg; l'accroissement de la matière organique du sol (AS)

TABLEAU 6.

Aériens		Souterrains		Pertes	
en kg/ha					
Feuilles	3 165	Chute des racines	1 155	Respiration de la litière de feuilles (LF) et du sol	3 243
Branches, rameaux, etc.	2 082			Respiration de LnF et LR	2 734
Strate herbacée	658				
Déjections des herbivores	205				
	<u>6 110</u>		<u>1 155</u>		
		7 265 [9]			<u>5 977 [10]</u>

TABLEAU 7.

	kg/ha/an	kcal/m ² /an	
Productivité primaire nette (PN ₁)	14 875	6 990	[1]
Incrément annuel			
Aérien	6 336	2 978	[2]
Souterrain	1 179	554	[3]
	<u>7 515</u>	<u>3 532</u>	[4]
Respiration des hétérotrophes (RH)			
Respiration des herbivores (RHc)	95	45	[5]
Respiration des décomposeurs (RHs)			
Litière de feuilles et humus	3 243	1 524	[6]
Litière non feuilles et racines mortes	2 734	1 285	[7]
	<u>5 977</u>	<u>2 809</u>	[8]
Accroissement de la matière organique du sol (AS)	1 288	605	[11]

est obtenu par différence entre les apports (LT) et les pertes par respiration (RHs): elle s'élève à 1 288 kg.

La respiration des racines a été estimée à 1 394 kg/ha.

2. Dans la partie centrale de la figure les résultats sont exprimés en calories et rendent donc compte du montant des transferts d'énergie radiante en énergie chimique des fractions respectivement stockées et dégradées.

On peut écrire maintenant l'équation générale de l'écosystème:

$$\begin{aligned} \text{PNE} &= \text{PN}_1 - \text{RH} \\ 4\ 136 &= 6\ 990 - (45 + 2\ 809) \\ 4\ 136 &= 6\ 990 - 2\ 854. \end{aligned}$$

Le rapport PNE/PN₁ est égal à 0,59, ce qui indique que l'écosystème est en croissance (jeune futaie).

3. Dans la partie gauche de la figure est indiqué le

rayonnement solaire global (G) tombant sur l'écosystème (moyenne de 4 années) et sa distribution au travers de celui-ci.

L'efficacité photosynthétique nette, c'est-à-dire le rapport entre le montant de la productivité primaire nette (PN₁) et celui du rayonnement global incident, est égale à 0,76% en considérant le rayonnement global annuel et à 1,23% si l'on prend le rayonnement global correspondant à la période de végétation.

Cette efficacité photosynthétique peut encore se calculer par rapport au rayonnement photosynthétiquement actif (RPA) tombant sur l'écosystème, qui est considéré comme représentant 50% du rayonnement global. On obtient alors, respectivement pour l'année et pour la période de végétation, une efficacité photosynthétique nette de 1,51% et de 2,45%.

Enfin, l'énergie nécessaire à l'évapotranspiration (ETR) s'élève à 299 000 kcal/m² (chiffre arrondi), soit à près d'un tiers du rayonnement global incident (G).

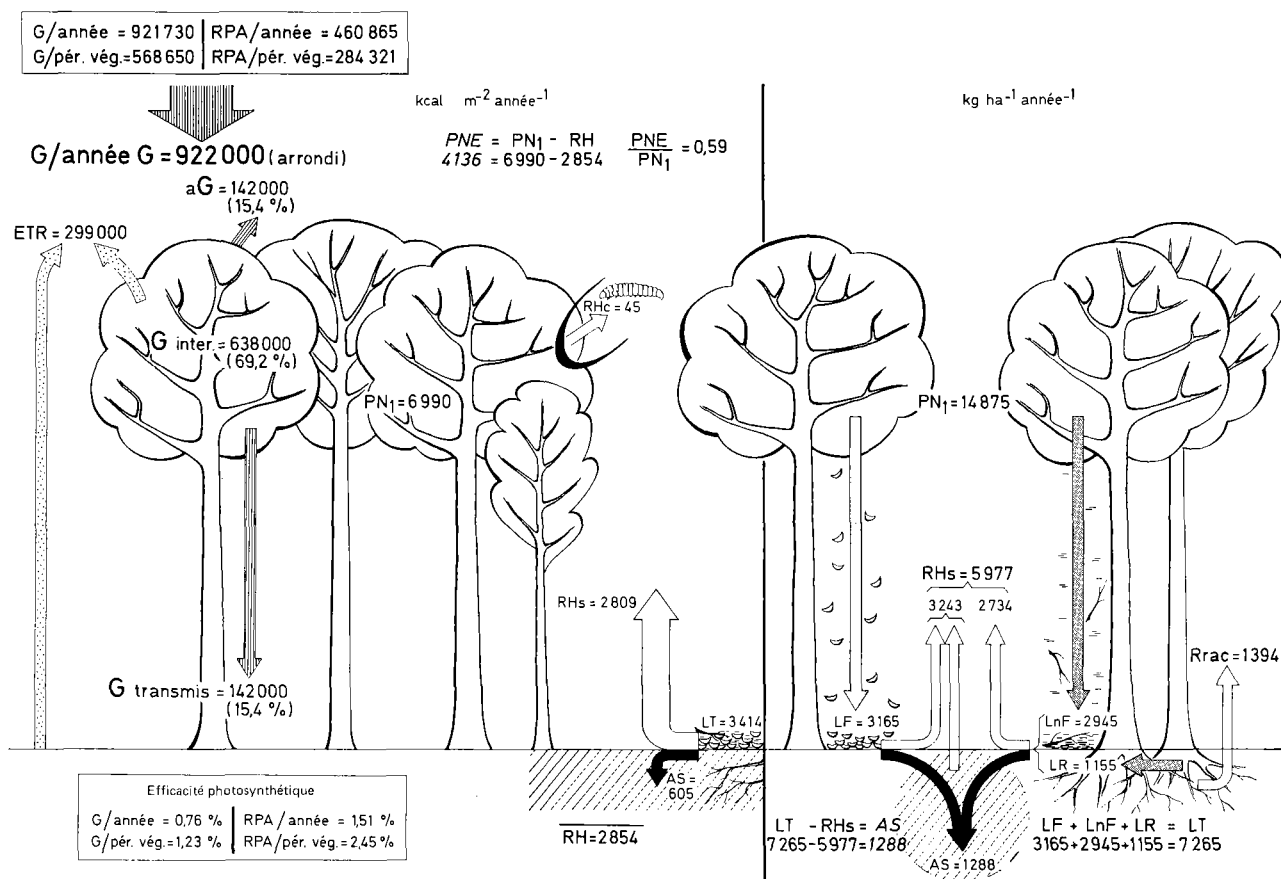


FIG. 18. Cycle de la matière organique, flux d'énergie et efficacité photosynthétique dans l'écosystème de la chênaie mélangée de Virelles-Blaimont.

Summary

The mixed calcareous oak forest of Virelles-Blaimont in Haute Belgique (A. Froment et al.)

The Belgian team from the Centre national d'écologie générale (CNEG) submits an initial general account of the integrated researches conducted since 1963 in the mixed oak wood ecosystem at Virelles-Blaimont (a mixed deciduous oak formation of *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Acer campestre*, *Tilia platyphyllos* and *Fraxinus excelsior* installed on compact calcareous soil).

The Belgian programme centred mainly on the bioclimatology, edaphology, the primary productivity and the cycles of biogenic nutrients. Only the most cursory studies were made of the primary productivity of the organs below ground and of the secondary productivity.

Research into the respiration of autotrophic organisms has not yet been started; it will be shortly.

After briefly describing the environment and forest types the authors recall the variability of the structure of the phytocoenosis over a period of time (phenology, Figs. 2 and 3). There follow, very succinctly, the results obtained for the climatope (energy flows and transfers, Figs. 6, 7 and 8, water balance, Fig. 9), a study necessitating the installation of very comprehensive ecoclimatological stations (Figs. 4 and 5), one under forest cover and the other in the open.

The characteristics of the edaphotope are given (grain size distribution, exchangeable and total biogenic elements, organic material). The methods employed in determining the biomass and the productivity of the different segments of the phytocoenosis are briefly

described. The total biomass (Fig. 10) amounts to 156 t/ha and the total productivity (Fig. 11) to nearly 15 t/ha (young forest in full growth).

Such results as have been obtained for secondary productivity are mentioned before going on to the turnover of organic materials in the ecosystem: quantity of litter fall (Tables 1 and 2), phenology of the fall of organs (Fig. 12), study of the rate of decomposition of leaf litter (Fig. 13), study of the mineralization of organic materials in the soil, estimated initially by the total biological activity (measurement of the release of CO₂ from the earth (Fig. 14), and secondarily by specific biological activity (mineralization of organic nitrogen (Fig. 15)).

The mineralomasses (Fig. 16) were calculated from the analysis of the biogenic nutrients content and the biomass of all the components of the phytocoenosis. The annual biological cycle (Fig. 17) was established by totalling the retention of biogenic nutrients in the annual increment of the woody organs and the restitution by total litter fall and the rainwashing of the phytocoenosis.

The possible extension of detailed results obtained on a particular site, is a fundamental problem and is briefly discussed.

The last section deals with the energy flow passing through the ecosystem. It is expressed as a cycle of dry matter and as a fraction of the energy flow in the ecosystem. The primary productivity of the ecosystem amounts to 6,990 kcal/m² and the total respiration of the heterotrophic organisms has been estimated at 2,854 kcals, thus giving a net ecosystem productivity of 4,136 kcal/m²/year (Fig. 18).

Bibliographie / Bibliography

LISTE CHRONOLOGIQUE DES PUBLICATIONS AYANT TRAIT
AUX RECHERCHES INTÉGRÉES SUR LA CHÊNAIE MÉLANGÉE
CALCICOLE DE VIRELLES-BLAIMONT

Recherches sur l'écosystème forêt, série B: La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont

GALOUX, A. 1966. Rythmes énergétiques et phénophases en chênaie calcaire. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 99, p. 189-200.

DENAËYER-DE SMET, S. 1966. Bilan annuel des apports d'éléments minéraux par les eaux de précipitation sous couvert forestier dans la forêt caducifoliée mélangée de Blaimont. *Bull. Soc. bot. Belg.*, n° 99, p. 345-375.

GALOUX, A. 1967a. Le mécanisme du refroidissement nocturne de l'air en forêt et hors forêt. *Bull. Soc. for. Belg.*, n° 2, p. 109-116.

GALOUX, A.; SCHNOCK, G.; GRU LOIS, J. 1967a. La variabilité phénologique et les conditions climatiques. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 100, p. 309-314.

DENAËYER-DE SMET, S. 1968. Quelques données sur les teneurs en K et Ca des sèves xylémiques des racines, troncs et branches des essences forestières en fin de repos hivernal. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 101, p. 155-176.

GRU LOIS, J. 1967. Extinction du rayonnement global, tropismes et paramètres foliaires. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 100, p. 315-334.

SCHNOCK, G.; GALOUX, A. 1967. Réception des précipitations et égouttement. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 43, n° 33, p. 1-30.

FROMENT, A.; TANGHE, M. 1967. Répercussion des formes anciennes d'agriculture sur les sols et la composition floristique. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 100, p. 335-352.

GRU LOIS, J.; SCHNOCK, G. 1967. Rayonnement global sous le

- couvert en phase défeuillée. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 43, n° 34, p. 1-12.
- SCHNOCK, G. 1967a. Cours annuel de la température de l'habitat (sol et atmosphère) et période de végétation (1965). *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 43, n° 35, p. 1-15.
- SCHNOCK, G. 1967b. Thermisme comparé de l'habitat dans la forêt et la prairie permanente. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 43, n° 36, p. 1-17.
- DUVIGNEAUD, P. 1968. Bisect biogéochimique et composition des nappes foliaires en polyéléments biogènes. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 101, p. 129-139.
- GRU LOIS, J. 1968b. La variation annuelle du coefficient d'albédo des surfaces supérieures du peuplement. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 101, p. 141-153.
- GALOUX, A.; SCHNOCK, G.; GRU LOIS, J. 1967b. Les installations écoclimatologiques. *Trav. Sta. Rech. Groenendael*, série A, n° 12, p. 1-40.
- REMACLE, J. 1966. La microflore amylolytique des sols forestiers du bois de Blaimont. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, vol. 3, n° 4, p. 563-570.
- SCHNOCK, G. 1967c. Réception des précipitations et écoulement le long des troncs. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 43, n° 37, p. 1-15.
- GASPAR, CH. 1968. Coléoptères piégés en 1965 et 1966. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n. s., vol. 3, n° 1, p. 76-82.
- GASPAR, CH.; KRIZELJ, H.; VERSTRAETEN, CH.; WOLF, F. 1968. Insectes récoltés dans des bacs d'eau. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n. s., vol. 3, n° 2, p. 294-300.
- GRU LOIS, J. 1968b. Réflexion, interception et transmission du rayonnement de courtes longueurs d'onde: variation au cours d'une année. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 102, p. 13-25.
- GRU LOIS, J. 1968c. Flux thermique et évapotranspiration au cours d'une journée sereine. *Bull. Soc. bot. Belg.*, n° 102, p. 27-41.
- CHARDEZ, D.; KRIZELJ, S. 1970. Protozoaires thécamœbiens et ciliés du sol. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 46, n° 12, p. 1-17.
- KRIZELJ, S. 1969. Diptères récoltés dans des bacs d'eau. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, n. s., vol. 4, n° 1, p. 111-120.
- GALOUX, A.; GRU LOIS, J. 1968. Échanges radiatifs et convectifs en phase vernale. *Trav. Sta. Rech. Groenendael*, série A, n° 13, p. 1-51.
- SCHNOCK, G. 1968. Bilan des apports hydriques pour 1966-1967. *Bull. Soc. for. Belg.*, vol. 75, n° 12, p. 617-633.
- DUVIGNEAUD, P.; DENAEYER - DE SMET, S.; AMBROES, P.; TIMPERMAN, J. 1969. Aperçu préliminaire sur les biomasses, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 102, n° 2, p. 317-323.
- AMBROES, P. 1969. La biomasse aérienne de la strate arborescente. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 102, n° 2, p. 325-338.
- DUVIGNEAUD, P.; DENAEYER - DE SMET, S.; MARBAISE, J.-L. 1969. Litière totale annuelle et restitution au sol des polyéléments biogènes. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 102, n° 2, p. 339-354.
- DENAEYER - DE SMET, S. 1969. Apports d'éléments minéraux par les eaux de précipitations d'égouttement sous couvert forestier et d'écoulement le long des troncs (1965, 1966, 1967). *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 102, n° 2, p. 355-372.
- VANSÉVEREN, J. P. 1969a. L'index foliaire et sa mesure par photoplanimétrie. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 102, n° 2, p. 373-385.
- FROMENT, A.; MOMMAERTS-BILLIET, F. 1969. La respiration du sol, l'azote minéral et la décomposition des feuilles de chêne et de hêtre en relation avec les facteurs de l'environnement. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 102, n° 2, p. 387-410.
- GRU LOIS, J.; VYNCKE, G. 1969. Relation entre les éclaircissements lumineux et énergétiques incidents et transmis sous forêt en phénophase feuillée. *Oecol. Plant.*, vol. 4, p. 27-46.
- VYNCKE, G. 1969. Étude du rapport entre l'éclaircissement relatif sous forêt et l'éclaircissement lumineux incident en phénophase feuillée. *Medelingen Rijksfakulteit Landbouwwetenschappen Gent*, vol. 34, n° 1, p. 71-85.
- DUVIGNEAUD, P.; DENAEYER - DE SMET, S.; AMBROES, P.; TIMPERMAN, J. 1971. Biomasse, productivité et cycle des polyéléments biogènes dans l'écosystème "chênaie caducifoliée" (*Querceto-Carpinetum calcicolum*). Essai de phytogéochimie forestière. *Mém. Inst. Sci. nat. Belg.*, n° 164, 101 p.
- GRU LOIS, J.; VYNCKE, G. 1970. Relations entre les éclaircissements lumineux et énergétiques en chênaie calcaire (phénophases feuillées et non feuillées). *Oecol. Plant.*, vol. 5, p. 395-409.
- MOMMAERTS-BILLIET, F. 1971. Aspects dynamiques de la disparition de la litière de feuilles. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 104, p. 181-195.
- VANSÉVEREN, J. P.; AMBROES, P. 1971. Note sur les quantités de chlorophylle à l'hectare et l'index foliaire. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 104, p. 297-306.
- FROMENT, A. 1971. Dynamique de la matière organique dans les sols calcimorphes du plateau. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 104, p. 271-280.
- . 1972. Soil respiration in a mixed oak forest. *Oikos* (sous presse).

AUTRES TRAVAUX CITÉS

- CAJANDER, A. 1909. Über Waldtypen. *Acta For. Fenn.* n° 1.
- DELVAUX, J.; GALOUX, A. 1962. *Les territoires écologiques du Sud-Est belge*. Bruxelles, Centre d'écologie générale. 2 parties, 311 p. (Travaux hors série. Surveys écologiques régionaux.)
- DOMMERGUES, Y. 1968. Dégagement tellurique de CO₂. Mesure et signification. Rapport général. *Ann. Inst. Pasteur* (Paris), vol. 115, n° 4, p. 627-656.
- DUCHAUFOUR, P. 1957. *Pédologie. Tableaux descriptifs et analytiques des sols*. Nancy, École Nationale des Eaux et Forêts. 87 p.
- DUVIGNEAUD, P. 1946. La variabilité des associations végétales. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 78, p. 107-194.
- . 1953. Les savanes du Bas-Congo. Essai de phytosociologie topographique. *Lejeunia, Rev. Bot., Mém.*, n° 10, 192 p.
- . 1955. Études écologiques de la végétation en Afrique tropicale. *Année biol.*, vol. 31, n° 5-6, p. 131-148.
- . 1961. Application de la méthode des groupes écologiques à la cartographie au 1/50 000 des forêts de la Lorraine belge (utilisation d'une méthode chromatographique). *Colloques internationaux du Centre national de la recherche scientifique*, n° 97, p. 83-86. Toulouse, Centre national de la recherche scientifique.
- ; DENAEYER - DE SMET, S. 1970a. Phytogéochimie des groupes écosociologiques forestiers de haute Belgique, I. Essai de classification phytochimique des espèces herbacées. *Oecol. Plant.*, vol. 5, p. 1-32.
- ; DENAEYER - DE SMET, S. 1970b. Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. Dans: D. E. Reichle (ed.), *Ecological Studies. Analysis and synthesis*, vol. 1, p. 199-225. New York, Heidelberg, Springer.
- ; FROMENT, A. 1969. Recherches sur l'écosystème forêt. Série E: Forêts de haute Belgique. Contribution n° 5: Éléments biogènes de l'édapotope et phytocénose forestière. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 45, n° 25, p. 1-48.

- GALOUX, A. 1953. La chênaie sessiliflore de haute Campine. Essai de biosociologie. *Trav. Stat. Rech. Groenendael*, série A, n° 8, 235 p.
- . 1967b. Les territoires écologiques. Analyse, description, classification. *Lejeunia, Rev. Bot.*, n.s., n° 41, 20 p., 1 carte.
- ; DUVICNEAUD, P. 1968. Cartographie forestière appliquée à l'organisation du territoire, dans le bas Luxembourg belge. *Exploration aérienne et études intégrées*, p. 447-450. Paris, Unesco (Recherches sur les ressources naturelles, VI.)
- HABER, W. 1958. Ökologische Untersuchung der Bodenatmung. *Flora*, n° 146, p. 109-157.
- . 1959. Vergleichende Untersuchungen der Bodenbakterienzahlen und der Bodenatmung in verschiedenen Pflanzenbeständen. *Flora*, n° 147, p. 1-34.
- HERBAUTS, J. 1970. Recherches sur l'écosystème forêt. Série C: La chênaie à galéobdolon et oxalis de Mesnil-Église (Ferage). Contribution n° 9: Aperçu sur la végétation forestière du bassin du Mahoux. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 46, n° 15, p. 1-20.
- KONONOVA, M. M. 1968. Transformations of organic matter and their relation to soil fertility. *Sov. Soil Sci.*, p. 1047-1055.
- LUNDEGARDH, H. 1924. *Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur*. Iéna, Fischer, 308 p.
- MOREAU, CH. 1965. Introduction à l'étude de la pédofaune. *Nat. belges*, vol. 46, n° 6, p. 257-282.
- PONCELET, L.; MARTIN, M. 1947. Esquisse climatographique de la Belgique. *Mém. Inst. mét. Belg.*, vol. 27.
- SCHLENKER, G. 1939. Die natürlichen Waldgesellschaften im Laubwaldgebiet des Württembergischen Unterlandes. *Veröff. Württ. Landesstelle. Naturschutz*, n° 15, p. 103-140.
- SHILOVA, Y. I. 1967. Origin of soil air carbon dioxide and influence of plant roots on a soil's chemical properties. *Sov. Soil Sci.*, p. 663-672.
- TANGHE, M. 1964. Contribution à l'étude de la végétation forestière de la haute Belgique. Note 2: Utilisation d'un transect topographiques des environs de Muno, pour la délimitation des groupes écologiques forestiers de la Gaume et de l'Ardenne. *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 98, p. 5-22.
- . 1967. Les groupes écologiques forestiers de la Gaume. *Lejeunia, Rev. Bot.*, n. s., n° 43, 64 p.
- . 1968. Recherches sur l'écosystème forêt. Série E: Forêts de haute Belgique. Contribution n° 3: La végétation forestière de la vallée de la Semois ardennaise. 1^{re} partie: Les groupes écologiques. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, vol. 44, n° 8, 55 p.
- VANSÉVEREN, J. P. 1969b. Étude phytosociologique de deux transects de la vallée de la Lesse (Belgique). *Bull. Soc. bot. Belg.*, vol. 102, p. 149-164.
- WALTER, H. 1952. Eine einfache Methode zur ökologischen Erfassung der CO₂-Faktors am Standort. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, n° 65, p. 175-182.
- WIEGERT, R. G.; EVANS, F. C. 1967. Investigations of secondary productivity in grasslands. In: K. Petrusewicz (ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, vol. 2, p. 499-518. Warsaw, Państwowe Wydawnictwo Nauk.
- WOODWELL, G. H.; MARPLES, T. G. 1968. The influence of chromic gamma irradiation on production and decay of litter and humus in an oak-pine forest. *Ecology*, vol. 49, n° 3, p. 456-465.

The Solling project, an IBP/PT integrated project in the Federal Republic of Germany

H. Ellenberg
Institut für Geobotanik, Untere Karspüle 2, Göttingen
(Federal Republic of Germany)

CONTENTS

General
Research plots
Research projects and collaborators
 Inventory of species
 Primary production
 Secondary production
 Environmental factors
 Cycling of elements
 Supporting investigations
Résumé

GENERAL

The "Solling project" is the main project of the Central Programme (Schwerpunktprogramm) on "Experimental Ecology" sponsored by the German Research Association (Deutsche Forschungsgemeinschaft). It was initiated in 1966, in accordance with the outline drawn up in Brussels in 1963 and adopted in 1964 by SCIBP for Section PT (Productivity of Terrestrial Biological Communities) of the International Biological Programme. Field work will be finished in 1972 and a synthesis of results probably in 1974. A first integrated survey of methods and results has recently been published in English.¹

RESEARCH PLOTS

The research area is situated 100 km south-west of Hanover and 65 km north-west of Göttingen on a plateau 500 m above sea level, called Solling. All experimental plots, in deciduous forest, evergreen coniferous forest as well as in grassland and arable field, have the same habitat conditions, i.e., a suboceanic, submontane climate with 1,100 mm average annual precipitation and an acid loessic loam soil (Braunerde) on mesozoic red sandstone (Buntsandstein). These plots comprise:
Beech forests (*Luzulo-Fagetum*) of different age (up to 120 years) representing the most frequent natural forest association of western Germany;
Spruce plantations (*Picea abies*) of different age (up to 113 years) typical of modern forest management in *Luzulo-Fagetum* regions;

1. H. Ellenberg, (ed.), 1970. Integrated experimental ecology. Methods and results of the German Solling project. *Ecological Studies*, vol. 2. Heidelberg, New York, Springer.

Hay meadows (*Trisetum flavescens*), normally managed, and with fertilization experiments aimed at maximum yield;

Arable field with annuals (*Zea mays* and *Lolium multiflorum*), the production of which can easily be measured.

RESEARCH PROJECTS AND COLLABORATORS

Nearly fifty scientists in about twenty institutions are collaborating in the Solling project. Their individual projects are briefly summarized below.

I. INVENTORY OF SPECIES

Inventory of plant and animal species of all research plots

Many collaborators of the following research projects and specialists for single taxa.

Vascular plants, mosses, lichens, algae, fungi and soil microorganisms. Vertebrates, insects, earth worms and other invertebrates.

II. PRIMARY PRODUCTION

(a) *CO₂ Gas exchange and transpiration*

Professor Dr. O. L. LANGE, Dr. E. D. SCHULZE, Botan. Inst. II, Univ. Würzburg.

Continuous measurements during one year (1968); twigs and leaves of *Fagus sylvatica* in climatic controlled gas exchange chambers. Some short measurements on herbaceous plants and cryptogams in the forest stands. Continuous recordings on meadow-plots (1970) and in a *Picea abies* plantation (1971).

(b) *Photosynthetically active leaf area and energy content*

Dr. E. GEYGER, Dr. H. HELLER, Dr. M. RUNGE, System. Geobotan. Inst. Univ. Göttingen.

Determination of Leaf Area Index of *Lolium multiflorum*, *Zea mays*, grassland species, *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and herb layer of the forests in different seasons.

Determination of caloric values (and of their seasonal variation) of different parts of beech and spruce trees and herbaceous species.

(c) *Total matter production of forest stands*

Timber Production: Professor Dr. R. SCHÖBER, Dr. G. SEIBT, Niedersächs. Forstl. Versuchsanstalt Göttingen; *total Biomass*: Dr. H. HELLER (b), W. EBER, Inst. Angew. Botanik TU Berlin; *subterranean Production*: Professor Dr. F. H. MEYER, D. GÖTTSCHE, Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Reinbek/Hamburg.

Annual inventory of diameters and heights of the trees on the sample areas. Special increment measurements.

Investigation of dry weight/ha of overground and subterranean parts by measurements of felled sample trees and special sampling in the herb layer.

(d) *Total matter production of grassland communities at different fertilizer treatments*

Professor Dr. B. SPEIDEL, A. WEISS, Hess. Lehr- und Forschungsanstalt f. Grünlandwirtschaft u. Futterbau, Eichhof/Bad Hersfeld, Professor Dr. D. BOMMER, C. SATOR, Inst. f. Pflanzenbau u. Saatgutforschung FAL, Braunschweig-Völkenrode.

Determination of total biomass of overground as well as subterranean (functional and non functional) parts. Estimation of maximum yield through fertilization, but without irrigation.

(e) *Maximum plant production on agricultural crop fields*

Professor Dr. K. BAEUMER, Inst. f. Pflanzenbau Univ. Göttingen.

After *Zea mays*, planted at various densities and under continuous fertilizer treatment, in the second year. *Lolium multiflorum* was tested under maximum fertilization and varied cutting frequency.

III. SECONDARY PRODUCTION

(a) *Biomass and production of herbivorous vertebrates*

Professor Dr. F. SCHWERDTFEGER, Dr. W. LÜTERS, Niedersächs. forstl. Versuchsanstalt Göttingen, and other zoologists.

Estimations in game and birds; special studies in small mammals.

(b) *Feed and energy turnover of leaf-eating insects, their dynamics and their influence on primary production*

Doz. Dr. W. FUNKE, R. GRIMM, J. SCHAUERMANN, II. Zoolog. Inst. Univ. Göttingen; Professor Dr. F. SCHWERDTFEGER, K. WINTER (a).

Quantitative studies mainly in *Chimabacche fagella*, *Rhynchaenus fagi*, *Phyllobius argeneus*, *Polydrosus undatus*, *Strophosomus melanogrammus*, *Otiorrhynchus singularis*.

(c) *Secondary production as influenced by the quality of primary products and climate*

Professor Dr. S. BOMBOSCH, Dr. J. LUNDERSTÄDT, Inst. f. Forstzoologie Univ. Göttingen in Hann.-Münden.

Test studies with *Cephaleia abietis* and *Gilpinia hercynia* in sprucestands.

(d) *Food and energy turnover of predatory arthropods on the soil surface*

Dr. G. WEIDEMANN, II. Zool. Inst. Univ. Göttingen (in close collaboration with b).

Main species studied: *Pterostichus oblongopunctatus*.

(e) *Biomass and production biology of litter-decomposing micro-arthropods and oligochaetes*

Doz. Dr. O. GRAFF, K. ENGEL, H. FAASCH, Inst. f. Bodenbiologie FAL Braunschweig-Völkenrode.

Main species: *Allolobophora caliginosa* and *Lumbricus terrestris* in open field; in woodland *Lumbricus rubellus* *Dendrobaena octaedra*, etc.

(f) *Biomass of soil insects*

Dr. H. FAASCH, II. Zool. Inst. Univ. Göttingen (in close collaboration with b).

Special studies in Oribatidae, Collembolae and Sciaridae.

(g) *Soil microorganisms*

Professor Dr. K. KÜSTER, Dr. G. NIESE, Inst. f. Landw. Mikrobiologie Univ. Giessen; Professor Dr. L. STEUBING, Dr. C. KUNZE, J. GNITKE, Botan. Inst. Univ. Giessen.

Abundance and metabolism of different groups of microorganisms.

(h) *The influence of mycorrhiza on productivity*

Professor Dr. F. H. MEYER, D. GÖTTSCHE, Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Reinbek/Hamburg.

Investigations on thin roots (less than 5 mm diameter) and root tips, types of mycorrhiza; metabolism of mycorrhiza.

IV. ENVIRONMENTAL FACTORS

(a) *Macro- and micro-climate, energy balance, heat and water balance*

Professor Dr. W. DAMMANN, O. KIESE, Inst. f. Meteorologie und Klimatologie TU Hannover.

Continuous registration of productivity-related climatic elements (temperature, humidity, wind) on different levels above ground. Calculating radiation balance after Sverdrup and evapotranspiration after Brogmus.

(b) *Light distribution on the forest floor and on different levels above ground*

W. EBER (II/c)

Continuous recordings, mapping of light (and plant) distribution at different seasons.

(c) *Precipitation, interception, soil water balance*

Dr. P. BENECKE, R. MAYER, Inst. f. Bodenkunde u. Waldernährung Univ. Göttingen in Hann.-Münden.

Various types of rain-gauges; tensiometers in different soil depths for calculating water movement.

(d) *Soil description and mapping of the sample areas*

Professor Dr. B. ULRICH, Dr. P. BENECKE (c.)

Description and analysis of soil profiles, mapping of the research areas with regard to their uniformity and comparability.

(e) *Micromorphological and micromorphometrical characterization of the soils*

Professor Dr. W. KUBIENA, Dr. E. GEYGER, Bundesforschungsanstalt f. Forst- u. Holzwirtschaft, Reinbek/Hamburg.

Qualitative and quantitative analysis of the fine structure of the soils.

V. CYCLING OF ELEMENTS

(a) *Cycling of elements important in primary production*

Professor Dr. B. ULRICH, M. PAVLOV, P. K. KHANNA (see IVc), Professor Dr. L. STEUBING, W. STRUBE, I. AUST, A. GRAMLICH, Botan. Inst. Univ. Giessen.

Analysis of important elements (N, P, K, Ca, Mg etc.) in rain water, stem runoff, soil water and soil as well as in different parts of the plants (see IIc).

(b) *Accumulation of mineral nitrogen in soils*

Dr. M. Runge, A. Gerlach, System.-Geobotan. Inst. Univ. Göttingen.

Actual content and accumulation of $\text{NH}_3\text{-N}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ under field conditions during the year.

(c) *Carbon-cycling*

Professor Dr. R. BORNKAMM, W. BENNERT, Inst. f. Angew. Botanik TU Berlin.

First investigations in the herb and moss layer of the beech forest.

VI. SUPPORTING INVESTIGATIONS

(a) *History of vegetation, forestry, agriculture and wildlife*

Professor Dr. H.-J. BEUG, Abt. f. Palynologie, Univ. Göttingen; A. GERLACH, System.-Geobotan. Inst. Univ. Göttingen.

(b) *Mapping of plant communities*

Professor Dr. B. SPEIDEL, F. v. BORSTEL, Hess. Lehr- und Forschungsanstalt für Grünlandwirtschaft u. Futterbau, Eichhof, Bad Hersfeld; Dr. W. TRAUTMANN, Bundesanstalt f. Vegetationskunde, Naturschutz u. Landschaftspflege, Bad Godesberg; A. GERLACH (a).

Mapping of the actual vegetation types and of the potential natural vegetation in the Solling region.

(c) *Phenological observations*

Professor Dr. R. SCHÖBER, Niedersächs. Forstl. Versuchsanstalt Göttingen, Professor Dr. F. K. HARTMANN, Hann.-Münden.

Phenology of the research plots, of the Solling region and of other mountain areas in the Federal Republic of Germany.

For further information please contact: Professor Dr. H. ELLENBERG (Co-ordinator) or Dr. H. HELLER (Scientific Secretary), System.-Geobotan. Institut d. Universität, 34 Göttingen, Untere Karspüle 2.

Résumé

Le projet Solling, un projet intégré PBI/PT en République fédérale d'Allemagne (H. Ellenberg)

L'auteur explique l'organisation et le programme de ce projet intégré, qui groupe quelque 50 chercheurs appartenant à 20 institutions différentes. Le programme est, dans ses grandes lignes, celui qui fut établi à Bruxelles

en 1963. Le site, à 65 km au N-O de Göttingen, comporte des parcelles expérimentales ayant toutes les mêmes conditions d'habitat et établies en forêt caducifoliée (*Luzulo-Fagetum sylvaticae*), en forêt sempervirente de conifères (plantation de *Picea abies*), en prairie (*Trisetum flavescens*), et en zone cultivée (*Zea mays*, *Lolium multiflorum*).

Study of woodlands productivity in Czechoslovakia

A. Jurko
Institute of Botany,
Slovak Academy of Sciences,
Sienkiewiczova 1,
Bratislava
(Czechoslovakia)

The land of Czechoslovakia, situated in the heart of Europe, is not large but extends over quite heterogeneous geographical conditions. As regards natural conditions and economic development, our woods are highly dissimilar. In the west part of the State conifer woods prevail, on the east side broadleaved ones. Their economic importance may be appreciated from the fact that they cover roughly one-third of the territory, i.e., 4,243,000 ha. Three representative woodland ecosystems were chosen for the study of productivity within the framework of IBP; they are: the spruce stands in Bohemia, the oak-hornbeam woodland in Slovakia and the alluvial flood-plain forest in Moravia.

The Czech countries were industrialized early and so, beginning with the eighteenth century, the original broadleaved and mixed forests, because of extensive wood consumption, were changed into pure stands of fast-growing spruce, pine and other conifers (87 per cent of forest land). The study of spruce stands in the Czech countries is therefore justified not only by the cultivation and production of these woods, but also by aspects such as water management, hygiene, and recreation. The research project managed by the Research Institute of Forest and Game Management at Zbraslav Strnady near Prague involves a detailed analysis of primary productivity in a spruce stand. This analysis naturally includes a study of the environment (soil characteristics, forms of humus, soil processes, radiation balance, microclimate, water relations in the atmosphere, soil and plants) and a study of the turnover of mineral nutrients and organic materials. The study of secondary productivity is directed towards the control of pests and diseases, as well as an attempt at a quantitative assessment of their adverse effect on net primary production. The "Zelivka" research project is situated in the east of Bohemia on the Sazava river (Lědec nad Sázavou) and about twenty scientists are working there.

The lowlands of Czechoslovakia are characterized by comparatively well-preserved flood plain forests. These stands, on soil rich in nutrients, are of great importance for our forest economy. Their vegetation and biomass are extraordinary luxuriant, and for that reason, the estimation of their productivity is an exacting task. One may therefore appreciate the enthusiasm of the Forestry Faculty workers in Brno who are engaged in studying this complicated, but very important ecosystem, which suitably completes the possibilities to compare productivity of various types of forest communities in Europe.

The flood plain forest area near Lednice in the south of Moravia has already been studied from the forestry point of view, but we must admit that only now will it be completely evaluated, not only as regards productivity, but also from the micro- and mesoclimatic and pedological standpoints. The study of the population of small vertebrates and invertebrates, including insects and zoedaphon, will also be included in this work.

It is not possible to give a detailed picture of all the study sites in Czechoslovakia in a short report. In the following, I shall refer particularly to the research project at Báb, in Slovakia, which I know best. Selection of individual stations was agreed upon in advance in the PP-PT/IBP Section, but each project developed independently according to its technical and staff possibilities. Co-ordination and co-operation were ensured in certain aspects, especially in respect to exchange of experience, the organization of research teams, and technical equipment of research areas. As the work progresses, and the problems increase, closer co-operation is envisaged, not only in methods, but also as regards the exchange of specialists.

The aims and principles of IBP found a wide echo in Slovakia. Quite a number of institutions and individual scientific workers responded with animation to this noble scientific, but also human task. As this is the first investigation of its kind to be accomplished in Slovakia, it was not possible to start on the basis of methods, results or experience already acquired in quantitative ecologic studies. In the course of time, a number of scientific workers have been gradually estranged from research in this project, for lack of technical equipment or staff, or the time, finance or other conditions essential in their sphere of action. Nevertheless, at present 14 scientific institutions, 40 scientific workers and 26 technical workers are co-operating in our project and are jointly solving 22 short-term and 42 long-term tasks.

Though the number of tasks may seem large at first sight, we cannot speak of studying the whole complex of woodland ecosystem research. The lack of certain specialists and instrumental equipment prevents us from studying all the most important productivity factors and processes in our project. We have focused our attention on young university students, from whose ranks we intend to train specialists for the lacking branches.

The oak-hornbeam wood near Báb (north-west of Nitra, western Slovakia) on loess substratum—a typical climax-unit for conditions in the Carpathian mountains—was chosen as the subject of the experiment. Phytosociologically it is, according to the Zürich-Montpellier classification, an association of *Primulae veris-Carpinetum R. Neuh. et Z. Neuh.*—November 1964; according to the typological classification of Professor Zlatnik, it is a *Fageto-Quercetum typ* with *Melica uniflora*, *Asperula odorata* and *Dactylis aschersoniana*. Only a small forest of 66 ha remains of the original forest communities in this area, which are now fertile fields. Really, it is a subnatural forest type, with dominance of oak (*Quercus petraea*) and hornbeams (*Carpinus betulus*), and with admixture of *Acer campestre*, *Quercus cerris* and *Quercus robur*. Productivity of this type will be easily compared with similar stands in Poland, Yugoslavia, Romania, Belgium, and so on. It is a pity that no grasslands are near at hand in this agricultural region to make possible the parallel study of the production of two different ecosystems. The production of near-by agricultural cultures is assessed in part only.

In the small forest, a strictly protected sample area of 1 ha, divided into separate 1-are (0.01 ha) plots, was reserved for non-destructive measurements only. Other measurements are made in the adjacent homogeneous areas of about 30 ha. The measurement area and its immediate vicinity, in total about 3 ha, is strongly enclosed by a wire fence which extends 30 cm underground. Not far from this forested area is the field research station with six laboratories, lodgings and supplies of electricity and water. Orientation and training started in 1967. With the progress of the area and the laboratories, work started on most of the tasks in 1968. Since 1969, all the planned tasks have been carried out completely.

The basis of primary—and, to a considerable extent, secondary production also—is the evaluation of total radiation, heat and water content of the ecosystem. This is the aim of meteorological and climatic observations carried out in the sample area and paralleled in the adjacent field. In the forest a metal instrument tower has been erected, reaching above the crown canopy of the trees, and in the field there is a complete meteorological observatory with standard instruments to measure all basic climatic elements (direct sun and indirect sky radiation and radiation from the atmosphere, and their reflection by the canopy, air temperature, vapour content, wind speed and direction, etc.). Continuous recording of elements of solar radiation and gradient measurements in different horizontal and vertical levels is carried out by a modern automatic device (trade-mark UM-10) made in Czechoslovakia. This research is completed by ambulatory microclimatic observation of both sample plots. A special aim is the study of precipitation in the forest and the dynamics of soil moisture, according to the method of the so-called intersequential transformation. For photosynthetic processes, absolute and relative

light intensity and other factors are important, such as their vertical distribution in connexion with the structure of the forest and field ecosystem. Therefore, measurement of the vertical distribution of PAR (photosynthetically active radiation), CO₂, H₂O (with the aid of the precise and approved URAS-2 infra-red analysers) and so on, were incorporated into the programme.

As far as pedological and microbiological research is concerned, the original programme was greatly reduced for staff reasons. Pedological characterization of the measurement area (chemical, mineralogical and physical soil qualities) and soil mapping is carried out, and the dynamics of some soil ecological factors (water content, redox potential, soil temperature, dynamics of available nutrition elements) are observed. Later on, it will be possible to start observing the entire mineral cycle and turnover in the soil-plant system. Research in soil microbiology, especially concerning the dynamics of some microbiological processes in the soil, was also reduced. By regular sampling, the quality and quantity of bacteria, micromycetes, also nitrogen fixers, aerobic and anaerobic decomposers of cellulose and other physiologic groups of micro-organisms (ammonification, nitrification, denitrification and the like) are studied. Beginning in 1970, special attention will be paid to the utilization of phosphorus from organic and inorganic materials with the aid of soil micro-organisms. Methods used in Czechoslovakia, as well as methods from all over the world, are employed in this work.

The central objective of the research project at Báb is to determine primary production. The first step was an inventory and mapping of plant species and communities, not only in the measurement area, but in its neighbourhood too. We were unable to undertake the study of bryophytes, lichens and fungi. When studying the production of trees and bushes, we follow the Newbould-Ovington method, adapted to our requirements. An inventory of the aerial stock of woody parts (number of stems, diameter at breast height, tree heights, trunk-wood volume) was made, and in connexion with this, the vertical and horizontal situation of trees in the sample hectare and their crown projection was mapped.

The production of the herb cover is specially assessed by regular sampling according to the modified method of indirect pattern-taking outside the hectare plot, on the basis of a statistical calculation derived from the selected 1-are small plots. In this connexion, we observe the phenology and annual rhythm of plant development, the structure of the herbaceous layer, increments of perennial plants, and assess the amount of plant losses and measure photosynthetically active leaf area and the like, mainly employing modified methods developed and tested in our sample plot. The biomass of mosses and lichens will not be summarily assessed until 1970, owing to lack of time; in the meantime, fungi will not be studied at all. On the other hand, measurements of soil algae and quantitative measurements of chlorophyll content of phytoedaphon are made in our sample area.

We are preparing a study of the blue-green algae (*Cyanophyceae*) which fixes atmospheric nitrogen. For lack of equipment, the study of the biomass of roots will not start until 1970.

Productivity processes are studied on model plants using the net assimilation rate; for this purpose, wood species (*Pulmonaria officinalis*, *Asperula odorata*), both under natural conditions and with reduced light, and cultivated plants (spring-barley and winter wheat) are studied. This is completed by observing the water saturation deficit of prevailing species in the forest. The growth analysis of the bean and the sunflower was studied under experimental conditions. In the field of processes, various fundamental studies are missing, especially a study of the water content of plants, the nutrient cycle, respiration, transpiration, and so on, which would help us to learn the laws governing production of the standing crop and to acquire a better understanding of the whole balance of the ecosystem.

The study of secondary production within the Báb project is well assured. The participation of zoologists in this study may be described as an extraordinary success of Slovak zoology. Under the guidance of Professor Ferienc, a large zoologist group for biotope research was organized, which from the zoological point of view is much more interesting and attractive than classical research. The zoologists were united by their common aim to study the fauna in comparison with the past in new, complex ways and to find new directions in dynamics, ecology, production and ecophysiological processes in animals.

Slovak zoologists were not wholly prepared for these tasks and, in the matter of secondary production of all the animal groups, could not start from existing research. It was chiefly a matter of entirely new aiming. Therefore, even the research on secondary production took shape gradually as new methods were tested and the content of the programme enlarged. In the first phase, the aim was to secure the study of all the main animal groups represented in the wood ecosystem. Lacking specialists for some animal groups, we were forced to narrow the work programme to groups which could be studied by our own scientific workers. Twenty-five scientific workers of nine scientific institutions in western and central Slovakia have a share in the study of secondary productivity.

The study of secondary production is one of the most exacting and highly complicated parts of our research, especially as regards annual animal cycles, migration and changes in the life of animals, and so on. In the first period, which lasted until the end of 1969 in the research area and its neighbourhood, the following were observed: qualitative and quantitative occurrence of animals, structure of the population according to age, sex, migration, fertility and mortality and their causes, and so on. Special attention was paid to consumption of phytophagous species, parasites and predators. Until now this research has been carried on by current observation, capture, breeding and experimental methods, but in

many cases traditional methods have been modified to suit the new aims.

At the moment, it is beyond our power to undertake a complex study of the biomass, acceptance and utilization of materials, energy and its transformations in life, etc., on hundreds of animal species. For this reason, our zoologists have limited their research on secondary productivity to some ecologically and quantitatively most representative species (groups) for which production and ecological and physiological processes will be studied in detail. Naturally this cannot be done without new methods, the building of new laboratories, breeding equipment and the like. Work in the field and, in some cases, taxonomical work will be finished in the winter of 1969/70; it is impossible at the time of writing to speak about the selection of the test species and groups for further study of secondary production and its processes in the Báb project. The results of qualitative and quantitative research obtained up till now will be published shortly.

As mentioned above, our programme for the Slovak biological branches is almost entirely new in its aims. For the first time, the co-operation in one area of different scientific branches, which have always worked in isolation, has been realized. The conditions were created for partners from different branches to meet for the solution of important problems and to look for a joint solution through field work and joint discussions. For traditional science, this project means a further development in quantitative and experimental aims and in the search for a new type of research.

In the first preparatory period, the individual branches worked independently, as a rule, and requests for co-operation were mainly internal, within the different branches, which analysed the habitat of an ecosystem, i.e., the need to start on the basis of meteorological, microclimatic, pedological, microbiological and vegetation results. As regards secondary productivity, integration initially took the form of improvement of co-operation between individual groups (co-ordination of collections, exchange of materials and technical equipment, and so on). Gradually, contact and co-operation deepened within the framework of closer thematic groups observing production, radiation and photosynthesis, ecological processes, soil and soil edaphon and the like. Problems concerning the complete synthesis of knowledge and the evaluation of organic production and energy flow are still before us and they will not be small ones. In this respect, we expect to obtain help and practical knowledge through co-operation at the international level.

International co-operation with foreign projects on studies of the forest ecosystem has not been so active as we would like it to be. Some organizational, technical and methodical knowledge has been received and in some cases we offered our knowledge to others. In our opinion, mutual information and exchange of materials, results and experience are still insufficient, not only at the level of individual projects, but even more so between indi-

vidual specialists. For this reason, a list of research workers, their specializations and addresses is annexed to the present report, so as to aid and extend personal contacts between workers engaged in similar projects in different countries.

Copies of the information bulletins, the IBP periodical, and the results of international and national symposia should be addressed first and foremost to individual workers of the IBP projects and should not be sent only to national committees where they cannot be utilized so well. It is impossible to reproduce important materials, sometimes of hundreds of pages, which we get in one copy only and must distribute to forty scientists scattered between different institutes and towns. We suggest making a list of all scientists working on wood ecosystem projects, with their specializations, to be given to all of them, so as to intensify co-operation for this great international purpose. Further mutual relations will thus be encouraged even after the IBP is officially finished. Moreover, we would suggest increasing mutual information about international and national action, always one year in advance at least, so that foreign travel can be planned and participation secured; in most cases, such participation is not only a very important aspect of international co-operation but is also a contribution to the development of individual scientific workers and their scientific branches.

LIST OF SCIENTIFIC WORKERS PARTICIPATING IN THE BÁB RESEARCH PROJECT (IBP)

Scientists responsible for individual scientific branches:

Climatology: Doc. Dr. F. SMOLEN, CSc.

Pedology: Ing. J. HRASKO, CSc.

Soil microbiology: Doc. Dr. J. BERNAT, CSc.

Geobotany: Doc. Dr. A. JURKO, CSc.

Forestry: Dr. Ing. V. BISKUPSKY, CSc.

Plant physiology: Ing. J. KOLEK, CSc.

Zoology: Professor Dr. O. FERIANC, DSc.

(a) Vertebrata: Professor Dr. O. FERIANC, DSc.

(b) Invertebrata: Professor Dr. L. KORBEL.

Co-ordinator: Doc. Dr. A. JURKO, CSc.

Dr. Adela BELAKOVA, CSc, Department of General Zoology and Animal Physiology, Safárikovo nám. 12., Bratislava.

Entomology, solitary bees of the wild plants (Apoidea).

Doc. Dr. Josef BERNAT, CSc, Department of Microbiology, Moskovská 2., Bratislava.

Soil microbiology.

Ing. Helena BÍROVA, CSc, Institute of Experimental Phytopathology and Entomology of the SAV, Ivanka pri Dunaji.

Ecology of insects and parasitology, study of the seasonal dynamics of the Lepidoptera and their parasites.

Dr. Ing. Vladimír BISKUPSKY, CSc, The Forestry Management Research Institute at Zvolen, Detached Working Place, Michalská 24, Bratislava.

Forest management, increment, production.

Dr. Ján BRECHTL, Botanical Institute of the Slovak Academy of Sciences, Department of Ecology, Dúbravská cesta 26, Bratislava.

Plant ecology, primary production, total root mass.

Dipl. Biol. Jozef BRESTOVSKÝ, University of Agricultural Sciences, Department of Zoology, Pavilón Z/II, Nitra.

Taxonomy and ecology of Apterygots-Insects, secondary production of Collembola.

Dr. Vladimír BRTEK, Department of General Zoology and Animal Physiology, Safárikovo nám. 12, Bratislava.

Taxonomy and ecology of Mammalia, Aves.

Dipl. Biol. Dušan CYPRICH, Department of Systematic and Ecologic Zoology, Moskovská 2, Bratislava.

The Aphaniptera of small mammals.

Doc. Ing. Miroslav CAPEK, CSc, The Forestry Management Research Institute, Detached Station, Banská Stiaavnica.

The entomophagous parasites and their role in the natural control of forest pests; the classification of the family Braconidae (Hymenoptera).

Dr. Alojz CAPUTA, Slovak Institute of Historical Monuments and Nature Conservation, Bratislava-Hrad.

Taxonomy and ecology of Lepidoptera and their parasites.

Ing. Michal DUDA, CSc, Botanical Institute of the Slovak Academy of Sciences, Department of Ecology, Dúbravská cesta 26, Bratislava.

Photosynthesis and utilization of solar energy level III, experiment.

Dr. Ján DRDUL, Pedagogical Faculty, Bottova 33, Trnava.

Entomology, Soil Arthropoda and Coleoptera.

Dr. Michal DZATKO, Research Institute of Soil Science and Nutrition of Plants, Roznavská 1536, Bratislava.

Pedology with special reference to the study of interrelationships between soil evolution and vegetation; dynamics of pedogenetic processes.

Dipl. Biol. Stefan ECED, Botanical Institute of the Slovak Academy of Sciences, Department of Ecology, Dúbravská cesta 26, Bratislava.

Ecology of plants; net assimilation rate, water saturation deficit.

Professor Dr. Oskár FERIANC, DSc, Department of General Zoology and Animal Physiology, Safárikovo nám. 12, Bratislava.

Ornithology and mammalogy; taxonomy and ecology.

Doc. Dr. Zora FERIANCOVA-MASAROVA, CSc, Institute of Landscape Biology of the Slovak Academy of Sciences, Sienkiewiczova 1, Bratislava.

Ecology, zoogeography and faunistics of Vertebrata.

Ing. Valentina GUNAROVA, University of Agricultural Sciences, Department of Zoology, Pavilón Z/II, Nitra.

Ecology of Diptera.

Ing. Peter HERCHEL, Botanical Institute of the Slovak Academy of Sciences, Department of Ecology, Dúbravská cesta 26, Bratislava.

Plant ecology, production of important crops in varying conditions.

Dr. Frantisek HINDAK, CSc, Botanical Institute of the Slovak Academy of Sciences, Department of Ecology, Dúbravská cesta 26, Bratislava.

Soil algae; taxonomy, ecology, primary production.

Ing. Juraj HRASKO, CSc, Research Institute of Soil Science and Nutrition of Plants, Roznavská 1536, Bratislava.

Genesis of soils, soil chemistry, mineralogy, pedogenetic processes, dynamics of available nutrients.

Dr. Anna HUSAROVA, CSc, Department of General Zoology and Animal Physiology, Safárikovo nám. 12, Bratislava.

Medicinal entomology, the synanthropic flies (Diptera: Anthomyiidae, Muscidae, Calliphoridae).

Doc. Dr. Robert INTRIBUS, CSc, The Forestry Management Research Institute, Strakonická cesta, Zvolen.

Meteorology, climatology, bioclimatology, ecological conditions of the biocenosis of forest stands.

Ing. Ján JASIC, CSc, Institute of Experimental Phytopathology and Entomology of the SAV, Ivanka pri Dunaji.

Ecology of insects, seasonal dynamics of the Lepidoptera and their parasites.

Doc. Dr. Anton JURKO, CSc, Botanical Institute of the Slovak Academy of Sciences, Department of Ecology, Sienkiewiczova 1, Bratislava.

Plant sociology, ecology, structure of plant communities.

Ing. Jozef KOLEK, CSc, Botanical Institute of the Slovak Academy of Sciences, Department of Ecology, Dúbravská cesta 26, Bratislava.

Plant physiology.

Professor Dr. Ladislav KORBEL, Department of General Zoology and Animal Physiology, Safárikovo nám. 12, Bratislava.

Entomology, taxonomy and ecology of Coleoptera.

Ing. Ján KRALOVIC, CSc, Institute of Experimental Phytopathology and Entomology of the SAV, Ivanka pri Dunaji.

Entomology, ecology of insects (Homoptera, Aphidodea).

Ing. Ferdinand KUBICEK, Botanical Institute of the Slovak Academy of Sciences, Department of Ecology, Dúbravská cesta 26, Bratislava.

Plant ecology, primary production, leaf area, relative growth rate, phenology.

Doc. Dr. Milan MRČIAK, CSc, Department of Systematic and Ecologic Zoology, Moskovská 2, Bratislava.

Parasitology, Acarina-Parasitiformes biology, taxonomy, ecology and relation to diseases.

Dipl. Biol. Iľja OKALI, Slovak National Museum, Vajanského nábr. 12, Bratislava.

Insecta-Homoptera, Auchenorrhyncha.

Dipl. Biol. Karol PACHINGER, Department of General Zoology and Animal Physiology, Safárikovo nám. 12, Bratislava.

Production and ecology of Mammalia.

Doc. Dr. Ján PATOCKA, CSc, The Forestry Management Research Institute, Strakonická cesta, Zvolen.

Forest entomology, Lepidoptera, larvae and pupae of dendrophilous species; population dynamics of forest Lepidoptera.

Doc. Dr. Vladimír PETERKA, CSc, Institute of Meteorology and Climatology, Trnavská 1, Bratislava.

Micrometeorology and microclimatology.

Dr. Mária SLAMECKOVA, University of Agricultural Sciences, Department of Zoology, Pavilón Z/II, Nitra.

Taxonomy and ecology of Diptera.

Doc. Dr. Frantisek SMOLEN, CSc, Institute of Meteorology and Climatology, Dúbravská cesta-Patrónka, Bratislava.

Solar radiation, the radiation and heat-balance.

Dr. Stefan STOLLAR, CSc, Department of Biology, Pedagogical Faculty, Roosewelta 3, Nitra.

Ecology and production of Syrphidae, Diptera.

Ing. Anton SALY, CSc, Department of General Zoology and Animal Physiology, Safárikovo nám. 12, Bratislava.

Soil eel-worms.

Doc. Dr. Olga STEPANOVICOVA, CSc, Department of General Zoology and Animal Physiology, Safárikovo nám. 12, Bratislava.

Ecology of Insects, Heteroptera.

Dipl. Biol. Anna VLACILIKOVA, Department of Microbiology, Moskovská 2, Bratislava.

Soil microbiology.

Dipl. Biol. Božena VOJKOVA, Botanical Institute of the Slovak Academy of Sciences, Department of Ecology, Dúbravská cesta 26, Bratislava.

Plant physiology.

Dr. Ivo ZAJONC, CSc, University of Agricultural Sciences, Department of Zoology, Pavilón Z/II, Nitra.

Taxonomy and ecology of earthworms (Lumbricidae, Oligochaeta).

Dr. Olga ZITNANSKA, Department of General Zoology and Animal Physiology, Safárikovo nám. 12, Bratislava.

Taxonomy and ecology of spiders (Arachnoidea).

Résumé

Étude de la productivité forestière en Tchécoslovaquie (A. Jurko)

L'auteur décrit en détail le projet Bab, qui se poursuit en Slovaquie avec la collaboration de très nombreux chercheurs, dont la liste est donnée en annexe, avec leur spécialité.

La forêt de Bab est un *Querceto-Carpinetum* à *Quercus petraea* et *Carpinus betulus*, riche en *Quercus cerris*,

Quercus robur et *Acer campestre*, avec strate au sol de *Melica uniflora*, *Asperula odorata* et *Dactylis aschersoniana*.

Le projet comporte une étude détaillée de la productivité primaire et des facteurs et processus dont elle dépend; la productivité secondaire au niveau des animaux fait l'objet de recherches approfondies d'une équipe très complète de zoologistes.

The Deciduous Forest Biome Programme in the United States of America

S. I. Auerbach
Ecological Sciences Division,
Oak Ridge National Laboratory,
Oak Ridge, Tennessee (United States)

CONTENTS

Scope and objectives
Objectives of the biome programme
Predicaments of man's environment
Strategy
 Research
 Time-phasing
 Location of research sites
 Administration and integration of research
Résumé

SCOPE AND OBJECTIVES

The Deciduous Forest Biome Programme is an integral part of the *Analysis of Ecosystems Programme* of the United States IBP. The over-all goals and objectives of the AOE programme have been described in detail elsewhere.¹ Likewise the scope and historical development of the programme as it relates to the international goals of IBP have been covered in the same document and IBP News 2 and 9. The research objectives for this biome were developed by biome scientists at a meeting at Brookhaven National Laboratory, December 1967 and Atlanta, Georgia, January 1968. Further meetings and discussions resulted in the formulation of the biome programme for developing a co-operative, integrated research programme to begin in July 1970. The long-term goal of this programme is to evaluate the impact of man's activities on regional complexes of ecosystems so that we can derive a scientific basis of resource management and long-term utilization of land and water in order to maintain or improve environmental quality; or conversely to help measure and predict environmental degradation quantitatively under various pressures and policies of growing human population.

OBJECTIVES OF THE BIOME PROGRAMME

1. Elucidation of the productivity, nutrient cycling, energy flow, and other ecosystem parameters of the Deciduous Forest Biome through integrated process studies in selected terrestrial and aquatic environments.

1. *Progress Report, 1969. Analysis of Ecosystems Program for NSF GB 7840 and NSF GB 6215*, Executive Board, Analysis of Ecosystems, 26 p., March 1969.

2. Determination of rates of change, transfer pathways, and food chain kinetics in major ecosystem types in the eastern United States.
3. Determination of the functional role of animals and micro-organisms in basic ecosystem processes—nutrient cycling, decomposition—which contribute to the integrity of the total ecosystem.
4. Determination of the rates and efficiencies of forested, agricultural and aquatic ecosystems for cycling of nutrient and other mineral elements.
5. Understanding of the influence of terrestrial ecosystems on the quality of water and on the biological productivity of aquatic ecosystems.
6. Analysis of production of important managed and unmanaged landscapes, including forest and agriculture, as modified by differential harvesting and fertilization.
7. Evaluation of the actual and potential efficiency of natural versus managed (forested versus agricultural or aquatic) ecosystems for utilization and conversion of solar energy.

PREDICAMENTS OF MAN'S ENVIRONMENT

Current trends in United States population expansion will result in serious demands on the landscape for food, fibre, and water—demands that our technology and land resources could find difficult to satisfy with 325 million people projected by the year 2000. Increased urban expansion is continually removing land from agricultural and forest production and already water is being used and reused several times before it flows into the sea, each time being returned with agricultural, industrial, or human pollution.

Erosion, atmospheric pollution and occupation of prime land by housing reflect additional influences of human populations—as components within whole regional environments and as agents modifying or eliminating local habitats. There is no present reason for confidence that man will succeed in bringing about a harmony between his populations and complex environment.

Marginal agricultural land is being allowed to revert to woodland in some areas; yet increased demand for food results in conversion of good forest land to agriculture elsewhere. Pressure on the remaining forest to supply the requirements for pulp and quality timber is thus increasing.

Meeting domestic and world demands for agricultural crops was possible only by increasing inorganic fertilizer applications and improved genetic strains for greater yield per unit area. Yet the accelerating applications of fertilizer add to potentially serious soil and urban water pollution in some agricultural regions of the United States, problems which could broaden further if we must resort to forest fertilization to meet wood demands of

the future. Use of pesticides also contributes to soil and water pollution, resulting in contamination of the food chains leading to numerous animals, including man. In many cases the trophic pathways and rates of tissue accumulation of these chemicals are not known. Also unknown are the other influences and thresholds at which serious disturbance of ecological structure and function occur.

Thus, technology alone cannot produce a long-term solution; it can increase food production and improve certain environmental conditions, but may also produce unforeseen environmental detriments. Problems of man's relation to his environment require difficult, long-range decisions on limitations of population, environmental zoning and improving of technological impacts on man and his environment.

STRATEGY

In planning the research programme in the Deciduous Forest Biome, scientists have recognized several considerations: *This region contains approximately two-thirds of the population of the United States. It contains about 350,000,000 acres of forest. Large tracts of forest lie in the mountains, the south and south-east. About 27 per cent of the latter is in pine, as plantation or successional stages. Roughly half of the total national forest acreage is found in this biome region.*

About 20 million acres are in water (not including the Great Lakes or smaller rivers and streams). *This is the major area of man's impact in terms of pollution, recreation, housing, transportation, and use of food and fibre.*

A large portion of the leading ecological research and modelling talent in the country is located here with an already developed strong interest in co-operative interdisciplinary research approaches to man's environment.

The research plan in the eastern biome is therefore planned to develop an understanding of the ecosystems at several scales of area and complexity so that future analyses and predictions are realistic in terms of the geographical and biological pattern. In order to provide data for predictions which will have generality, the programme will be organized around a number of sites whose local and regional characteristics made them desirable. These sites also have large pools of ecological and other environmental talent, constituting potentially strong teams. It was further envisaged that these site studies will be augmented by a comprehensive net of individual studies which would provide necessary geographic leverage. Some of these individual studies will be concerned with a particular process; others of a more regional nature will conduct syntheses of broader regional and biome coverage. Appropriate total biome and interbiome syntheses are planned on a national and international scale, combining both land and water ecosystems.

RESEARCH

During the initial phase of this programme, much of the research will be oriented toward processes (Fig. 1). Emphasis will be placed on the basic major processes that govern ecosystem function and structure. "Process studies" are those which focus on the pathways of exchange, fluxes and interactions between ecosystem components. Studies of processes will be made to understand the mechanisms which regulate these component variables through time, and how these mechanisms govern system behaviour. Associated with studies of processes will be inventories, monitoring changes in ecosystem components (e.g., standing crop of vegetation or animal biomass). These will be coupled subsequently with projects in which emphasis will be placed on experimental manipulations of ecosystem units. One objective of the experimental treatments will include addition of nutrients (or deletion, as in forest cutting or water treatment techniques) to provide more exact control of variables in order to determine how the manipulation of one system will influence the structure and function

of other systems. Although chemical relations between forest and aquatic ecosystem studies thus provide unifying focus of the proposed research, the importance of agriculture in this biome cannot be overlooked; nor can the fact that much agriculture and urban-suburban area utilizes what originally was forest land. The future needs for food and fibre coupled with the total economics and aesthetics of land use appear now to indicate that comparative studies of quality, as well as quantity, of the total production be made for some forest and agricultural ecosystems. It is not anticipated that these will be started until the initial research had resulted in suitable methods. Social evaluation, ecological data and system modelling will be combined to design studies and experiments that will yield information of the widest possible applicability.

A complex of techniques which appear to offer considerable potential for the biome research programme is remote sensing. Still developing rapidly, aerial photography, multichannel spectral remote sensing and imagery show promise for local and large-scale analysis of productivity, water quality, pollution, and other im-

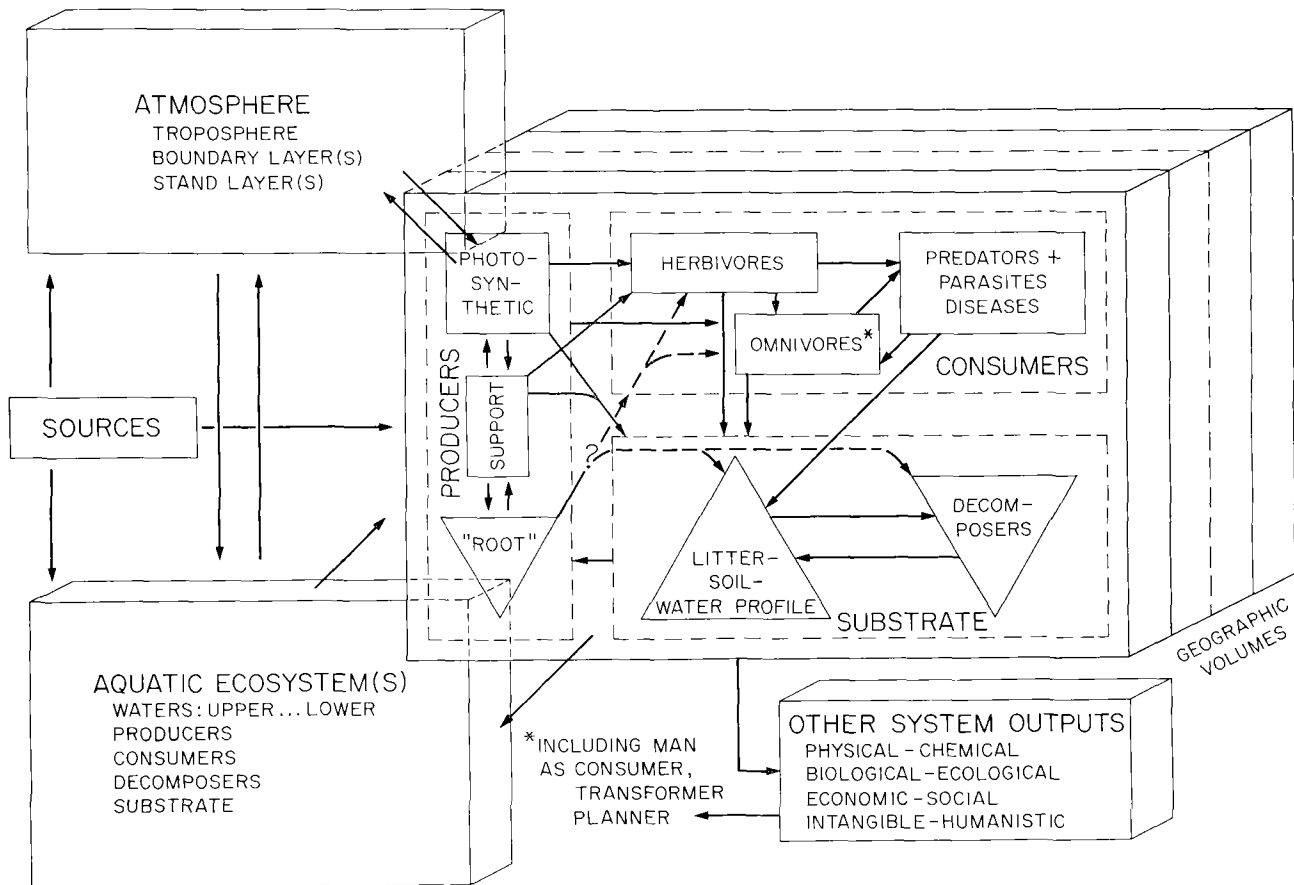


FIG. 1. Schematic diagram relating ecosystem analysis for land, water, their interactions and multiple landscape mosaics of the biome (after Olson (1970), copyright Springer-Verlag).

pacts of man on various environments. The National Aeronautics and Space Administration (NASA) has expressed interest in the biome programme, so we plan to initiate proposals to NASA for remote sensing studies soon after the biome programme is under way. Of extreme importance for evaluating Earth Resource applications is the implementation of adequate "ground truth" research and methods for massive information processing in extremely close co-ordination with over-flights. Thermal imagery sometimes must be co-ordinated with photographic flights.

Strong teams of ecological and applied mathematical modellers have been working for some time at the five sites selected for initial ecosystem research. Modelling (both research and application) will be a pervasive and recurrent theme of this research programme. Systems analysis will operate at all levels of research planning, data analysis and model synthesis—arranging for specialists in these areas to be coupled closely with other investigators.

Teams with modellers will work on problems of local process and on regional or biome-scale models. To facilitate this effort, to meet specific needs of biome research integration, and the broader, developing needs in environmental studies, there is urgent need for research and development for data storage and retrieval. Ultimately a central information processing centre will be developed in which many kinds of environmental data will be stored in systems amenable to ready retrieval and analysis.

TIME-PHASING

The research programme proposed here is planned as the initial start up of a minimum five-year programme. Obviously many needs will extend well beyond the official fifth year of the internationally organized IBP (1972). Even though the United States lag was unavoidable, the national problems to which this programme addresses itself will extend far beyond either of these limits. If the pattern of team co-operation is successful, it could well be the fount for innovative approaches to environmental research in subsequent years.

Five sites discussed below proved ready and willing to serve as foci for the initiation of this programme. These sites have considerable strengths and potential for certain phases of eastern biome ecosystem analysis. None have all the assets that are required, either in manpower or in location. Therefore, at this stage of programme development none have been designed as "intensive" sites as conceived in the early phases of the development of the Analysis of Ecosystems Programme. The extent to which activity at these sites becomes larger (or smaller) will depend considerably on the results and co-operation of the investigators and institutions.

The research programme is being structured so that research projects will be scheduled to meet the biome objectives in a logical order. Early emphasis will be on

those studies which are needed as a basis for later process analyses or related investigations. Some of these will function for only a few years. Others—especially some of the complex process studies—will undoubtedly operate for the duration of the programme. The results from the initial studies will guide the initiation of new projects one to three years from now; these will build on or complement the information already gained. The criteria for these will be based on needs for filling gaps in the model and simulation studies. In the "comprehensive" or "biome-wide" elements of the programme new projects will be encouraged as synthesis requires new data. Experimental treatments or manipulations will tie to additional groups of investigators at other sites. These and a number of funded IBP-related studies are already under way in the biome region.

Still later phases of the programme will be directed toward the linkage between forested and agricultural ecosystems; between streams and larger reservoirs; and toward the amplification of the biome-wide studies—all of which will help in meeting the goals of the Analysis of Ecosystems Programme.

LOCATION OF RESEARCH SITES

The five sites being proposed as the locale for most early work are indicated on the map in Figure 2. The sites and the institution responsible for the research efforts are as follows:

OAK RIDGE RESERVATION AND MELTON HILL LAKE BASIN (OAK RIDGE NATIONAL LABORATORY). Located in the Ridge and Valley Province in the upper Tennessee River Basin, this site has a major facility for land-water interaction. Water and related terrestrial nutrient cycling will be investigated in dolomitic limestone terrain. The streams draining the well-instrumented Walker Branch Watershed empties into Melton Hill Lake, an embayment of the Tennessee River system. The ecology group at the National Laboratory is one of the largest, integrated ecosystem research groups in the country.

LAKE WINGRA (UNIVERSITY OF WISCONSIN). Located on the edge of the city of Madison, this site offers great potential for studying the impact of urban, suburban, and recreational use on a body of water, including the lake basin ecology, hydrology, and its related physical systems. The University of Wisconsin has a strong group with a long and distinguished history in limnology and related studies.

LAKE GEORGE (RENSSELAER POLYTECHNIC INSTITUTE). Located on the east edge of the Adirondack Province, Lake George is an oligotrophic lake which is receiving increasing pollution from the resort development in the southern sub-basin. The group at RPI and several branches of State University of New York has been singularly successful in organizing an enthusiastic team

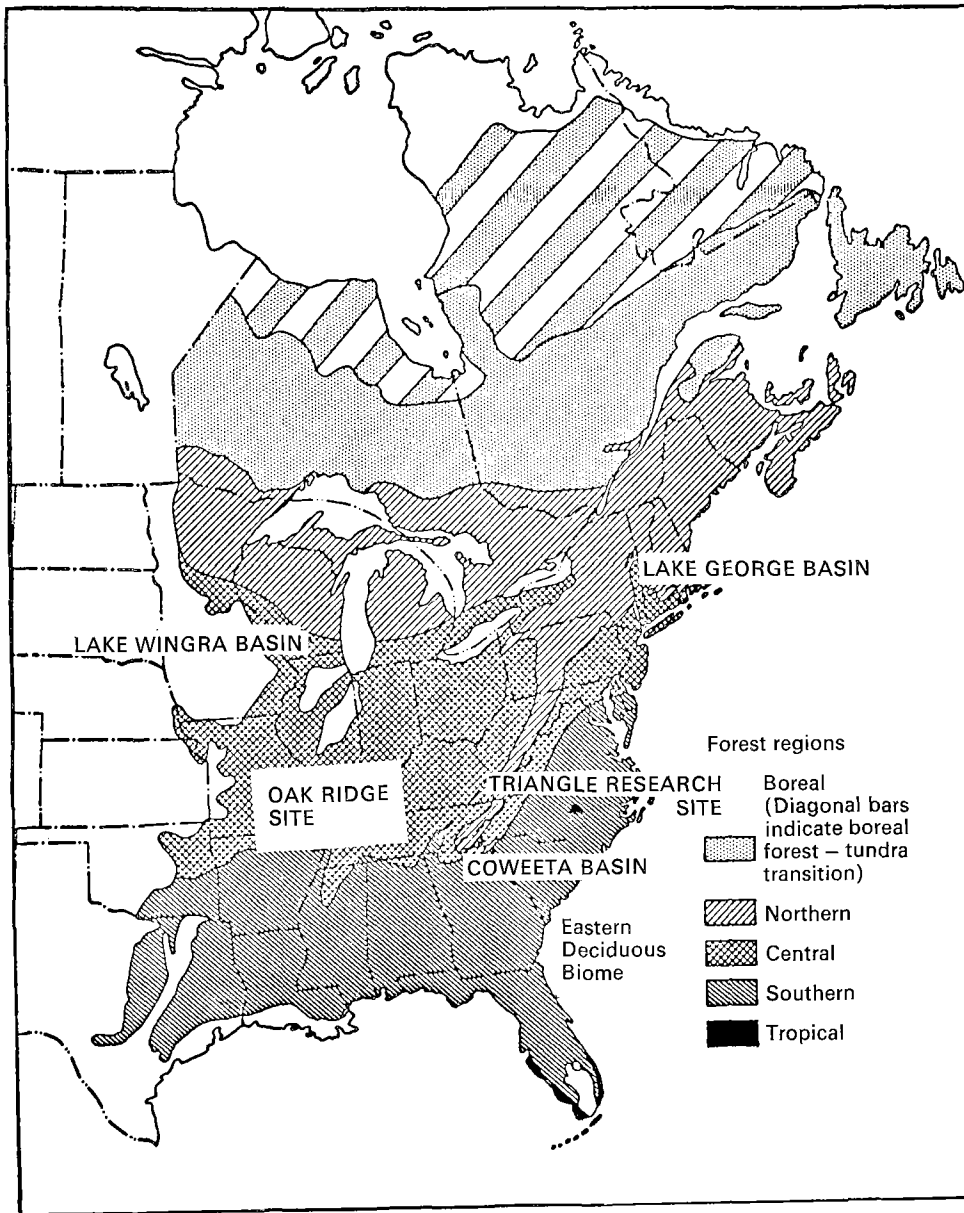


FIG. 2. Forest regions and locations of IBP research centres in eastern North America.

of investigators, with clear potential relations to teams at other sites.

COWEETA HYDROLOGIC LABORATORY, FRANKLIN, NORTH CAROLINA (UNIVERSITY OF GEORGIA, AND UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE FOREST SERVICES, USDA). Coweeta is located also on the upper Tennessee River basin. The stream system is located on base-poor crystalline bedrock. Land-water interaction studies will be conducted here. These will provide a valuable comparison with the lime-rich basin of the Oak Ridge site. Coweeta also will provide a latitudinal comparison with the Hubbard Brook, New Hampshire study. The University of

Georgia is the centre of a well-known ecology group with strong orientation to ecosystem levels of integration.

DUKE FOREST AND TRIANGLE UNIVERSITIES, DURHAM, NORTH CAROLINA (DUKE UNIVERSITY, UNIVERSITY OF NORTH CAROLINA AND NORTH CAROLINA STATE UNIVERSITY, FOREST SERVICE, USDA). This site is located on the edge of the Piedmont Plateau near the Coastal Plain, characterized by secondary southern pine forests normally replaced by deciduous forest. Work here will emphasize photosynthesis and forest productivity processes, with considerable emphasis on related meteorology. The Triangle group has a large group of ecologists

and is the site of two major phytotrons (Duke University and North Carolina State University).

In addition to these larger sites, selected process studies will be carried on in different parts of the biome by other groups in several institutions. These studies will complement or extend the data base to provide a more complete regional basis for analysis and more meaningful biome syntheses. Essentially, these additional sites are analogous to the "comprehensive" programme of the other biomes. As in the latter, only a few will be funded from this project initially, although some have on-going work under way and are willing to continue co-operation. Inclusion of more sites will of necessity depend on the development and progress of research at the large sites.

ADMINISTRATION AND INTEGRATION OF RESEARCH

The research programme will be co-ordinated by the Principal Investigator who is on the staff of the Oak Ridge National Laboratory. The organization of the biome is outlined in Figure 3. The Biome Director will be assisted by a deputy director and by co-ordinators at each of the five sites. Additionally, he will have a central staff to assist in the co-ordination of and provide services and technical advice in special areas such as modelling, data processing, information retrieval and analytical chemistry.

Information flow is required continuously in order to achieve an effective, integrated biome programme. The first level of synthesis is at the level of research teams

working on an ecosystem process. Each process study will have a team with a designated Process Leader who will be responsible for ensuring that studies undertaken will be done on a comparable basis and that information is exchanged between investigators at the different sites. Process leaders will hold meetings to compare or improve methods and exchange results. Some workers will move between sites, not only to further integration, but also to strengthen efforts when needed for rounding out the ecosystem balance for a particular site. For example, Oak Ridge National Laboratory and University of Georgia groups will co-operate in comparing base-poor and base-rich terrain and reservoirs in the upper Tennessee River basin, which drains the Blue Ridge and the Ridge and Valley Provinces.

The process research teams also will be responsible for synthesizing data into relevant forms, developing submodels and working toward a general model. In the latter instance they will be guided continuously by the Biome Modelling Committee and technical groups functioning out of the Biome Director's office. The biome office will bring the data and/or the teams together regularly to compare and combine their data and syntheses in relation to general biome models. This type of continuous interaction between, and feed-back from, the modelling groups will serve to ensure that the objectives of the programme are being addressed.

Another level of integration will take place at the sites. It is essential that there also will be integration among different process studies, so that the data for modelling and simulation are appropriately related (e.g.,

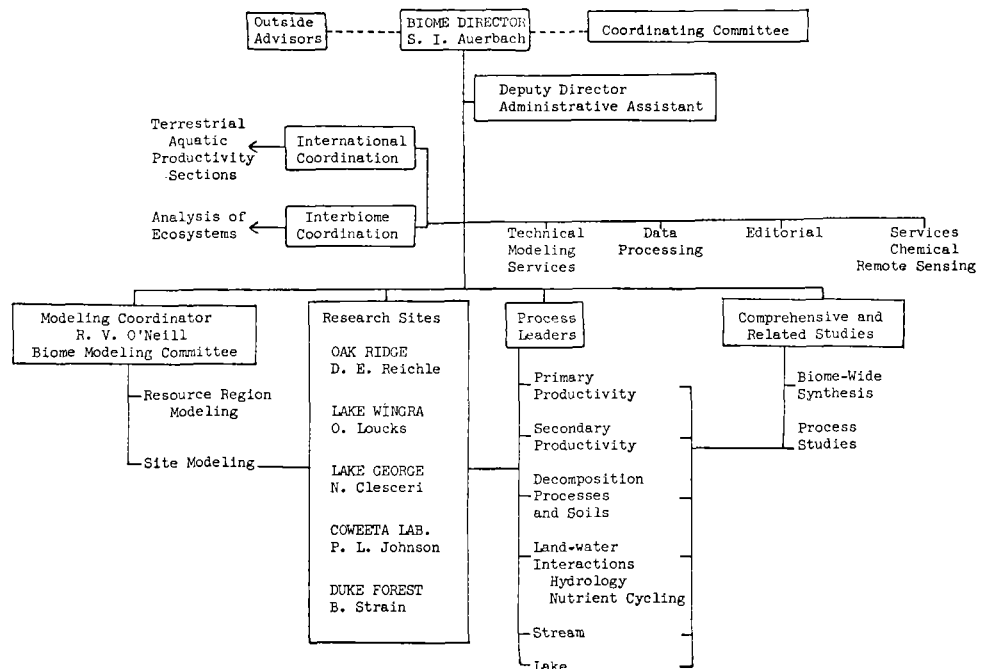


FIG. 3. Administrative organization of the Deciduous Forest Biome Analysis of Ecosystems Project, United States IBP.

primary productivity to secondary production to decomposition). The initial integration of these subsystem processes will be the responsibility of the site co-ordinators. The mechanism of developing site submodels will provide the requirement for input and integration of the multiple process studies. Local modelling teams, together with those from the Biome Director's office, again will provide the necessary feed-back to assist the project scientists in their investigations. Each initial major site and some additional ones in later years will thus become prepared to serve some functions of model testing—referred to as “validation sites” in the Desert Biome.

The Biome Director has the responsibility of enhancing communication and feed-back—key factors in scientific as well as administrative co-ordination. Reviews, working sessions and meetings also will be used to enhance this integrative effort.

Comparable studies at sites, convergence of process research teams, research teams moving between sites, development of data sets from these teams and from sites, plus biome-wide and other studies will provide biome coverage and integration.

Résumé

Le programme “Deciduous Forest Biome” aux États-Unis d'Amérique (S. I. Auerbach)

Le “Deciduous Forest Biome Programme” fait partie intégrante du programme d'analyse des écosystèmes du PBI américain.

Ce programme a pour objet d'évaluer les effets des activités humaines sur les complexes d'écosystèmes régionaux et doit permettre d'établir des bases scientifiques pour l'aménagement des ressources et l'utilisation à long terme des terres et des eaux; ainsi pourra-t-on conserver ou améliorer la qualité de l'environnement, ou bien prévoir et mesurer la dégradation que subira cet environnement sous la pression d'une population humaine en expansion.

Les travaux que comporte le programme “Biome” sont nombreux et se rattachent au programme initial du PBI (*IBP News*, 2 et 9); dans des milieux terrestres et aquatiques déterminés, procéder à des études intégrées portant sur les problèmes suivants: productivité; cycles des bioéléments; flux d'énergie et autres paramètres de l'écosystème “forêt caducifoliée”; cinétique des chaînes trophiques; rôle fonctionnel des animaux et des micro-organismes; vitesses et efficacités comparées des cycles biogéochimiques pour des écosystèmes forestiers, agricoles et aquatiques; influence des écosystèmes terrestres sur la qualité de l'eau et la production biologique des écosystèmes aquatiques; productivité des paysages importants, aménagés ou non aménagés; efficacité actuelle et potentielle d'écosystèmes naturels comparée à celle d'écosystèmes aménagés, pour l'utilisation et la conversion de l'énergie solaire.

La région choisie pour le programme (fig. 2) groupe près des deux tiers de la population des États-Unis. Elle comporte environ 140 000 000 d'hectares de forêts (dont 27% sont des plantations de pins) et 8 000 000 d'hectares de nappes d'eau (sans compter les Great Lakes et les petites rivières et ruisseaux).

C'est la surface la plus grande où se fassent sentir les activités humaines: pollution, récréation, habitation, transports et utilisation de la nourriture et des fibres.

Pendant la phase initiale du programme, la recherche sera orientée vers les processus qui gouvernent le fonctionnement et la structure des écosystèmes et qui sont les échanges, le flux et les interactions entre les composants des écosystèmes disposés en mosaïque dans les paysages du biome (fig. 1); les recherches sur le terrain seront couplées avec des observations par la photographie aérienne, dont les progrès sont aujourd'hui très rapides.

L'analyse des systèmes et la réalisation de modèles mathématiques se feront à tous les niveaux du programme. Les informations seront emmagasinées et traitées dans un centre d'information.

Pour ce programme, qui durera au minimum cinq ans, cinq stations principales ont été choisies, dont les caractéristiques locales et régionales sont celles recherchées, et qui disposent de larges pools de chercheurs spécialisés dans l'étude de l'environnement, qui constituent des équipes potentiellement fortes; ces sites ne sont cependant pas considérés comme “intensifs”, leur avenir dépendant des résultats des recherches et de la coopération des chercheurs et des institutions.

Ces sites sont indiqués sur la carte de la figure 2 et décrits dans le texte. Ce sont:

La réserve d'Oak Ridge et le bassin du lac de Milton Hill (Oak Ridge National Laboratory), favorables à l'étude des relations terres-eaux.

Le lac Wingra (University of Wisconsin), où seront étudiés les effets de l'activité urbaine, suburbaine et récréative sur l'hydrobiologie d'une nappe liquide.

Le lac George (Rensselaer Polytechnic Institute): hydrobiologie d'un lac oligotrophe de plus en plus pollué.

Le Laboratoire hydrologique de Coweeta, North Carolina (University of Georgia et U.S. Department of Agriculture Forest Services, États-Unis), où les interactions

terres-eaux sont étudiées dans un système très dense de bassins versants (roche mère cristalline pauvre en bases).

La forêt de Duke et les universités du Triangle (Duke University, University of North Carolina et North Carolina State University, Forest Service, USDA), forêt de pins en évolution vers la forêt caducifoliée, où seront faites des recherches sur la photosynthèse et les processus de productivité, en relation avec la météorologie.

Ce programme de recherches sera coordonné par un Principal Investigator, ou directeur du biome, assisté d'un directeur adjoint et des coordinateurs au niveau de chacun des cinq sites.

L'organisation du biome est schématisée à la figure 3.

Tout est mis en œuvre pour assurer l'intégration des recherches. Pour chaque processus à étudier est prévue

une équipe dirigée par un Process Leader, qui veillera à ce que les études entreprises soient réalisées sur une base comparable et à ce que les chercheurs attachés aux différents sites échangent les informations recueillies; il tiendra des réunions pour comparer et améliorer les méthodes, et échanger les résultats. Des équipes de recherche se déplaceront d'un site à l'autre, lorsqu'un effort spécial sera nécessaire. Les équipes de recherche devront effectuer la synthèse des résultats en élaborant des sous-modèles qui concourront à un modèle général.

Elles seront guidées par un Biome Modeling Committee.

L'intégration devra aussi se faire au niveau de chaque site, sous la responsabilité des coordinateurs de site.

Cet effort d'intégration à tous les niveaux doit assurer la réalisation du programme.

X Summary of the
symposium, remarks
and conclusions

X Résumé du colloque,
remarques et
conclusions

Résumé du colloque, remarques et conclusions

P. Duvigneaud
Université libre de Bruxelles,
28, avenue Paul-Héger
Bruxelles 5 (Belgique)

SOMMAIRE

Introduction
Résumé des communications et discussions
 Le climatope
 La phénologie
 L'édaphotope
 La productivité primaire
 La productivité secondaire
 Décomposition de la litière
 Modèles mathématiques
 Extension des résultats. La cartographie
 Projets intégrés
La collaboration nécessaire
Les divers niveaux du programme
Modèles mathématiques
En guise de conclusion: la résolution de Tokyo
Summary

INTRODUCTION

Le colloque de Bruxelles et la pré-réunion de Gatlinburg ont réussi à réunir, probablement pour la première fois en proportions à peu près égales, des spécialistes dont les activités sont très diverses mais concourent au même but, qui est l'élaboration de modèles illustrant l'écosystème forêt et son fonctionnement; les climatologues, pédologues, botanistes, zoologistes, microbiologistes, agronomes et forestiers ainsi rassemblés ont pu mesurer à quel point leur collaboration est nécessaire, dans le domaine de l'écologie, science dont il fut souvent montré qu'elle n'en est qu'à ses débuts, mais dont tous reconnaissent qu'elle est la base de la connaissance de l'environnement, et des combats à mener dans l'avenir pour que cet environnement soit préservé ou amélioré dans le contexte d'une humanité de plus en plus nombreuse, mais aussi de plus en plus désireuse d'adapter la technologie à un milieu salubre et beau, source de joie de vivre.

Le colloque de Bruxelles 1969 se devait aussi de faire le point après la réunion de Bruxelles de 1963, où avait été élaboré ce qui devait devenir le programme "Productivité terrestre" (PT) du Programme biologique international (PBI).

Le sujet était, vu les nécessités, d'une ampleur inaccoutumée, puisqu'il devait envisager l'écosystème forêt sous toutes les latitudes.

En fait, il correspondait au programme vertical du PBI: tous les compartiments de l'écosystème devaient être envisagés (climatope, édaphotope, structure, biomasse et productivité des phytocénoses, zoocénoses et microbiocénoses diverses, cycles biogéochimiques, cycle de la matière organique et reminéralisation), de même que la synthèse de l'ensemble et les possibilités d'extension des résultats obtenus localement à des pays entiers, par le développement d'une cartographie intégrée; comme tous les types forestiers, y compris les

plantations, étaient impliqués, la forme horizontale du programme apparaissait également.

Il va de soi que, pour un sujet aussi vaste, cinq jours n'auraient pas suffi, s'il avait fallu tout dire.

Et, cependant, tous les problèmes furent traités, tout au moins dans un domaine, ou pour une région, parce que les concepts ou méthodes utilisés sont valables pour une grande gamme de latitudes et, d'autre part, parce que plusieurs participants traitèrent d'une manière zonale le problème concerné: zonation du cycle de l'eau, zonation de la microfaune, zonation des lombrics, par exemple. En outre, plusieurs auteurs présentèrent des résultats globaux sur la productivité forestière au niveau de la biosphère.

C'est pourquoi les nombreux résultats présentés au colloque de Bruxelles 1969, ajoutés à ceux présentés précédemment à Gatlinburg, permettent de réaliser, pour la première fois, une synthèse relativement complète de l'étude scientifique de la productivité forestière biologique à l'échelle mondiale.

RÉSUMÉ DES COMMUNICATIONS ET DISCUSSIONS

LE CLIMATOPE

La forêt reçoit du soleil un flux d'énergie (photons) qui la traverse, assurant ainsi son organisation en système fonctionnel, et qui se dissipe ensuite dans l'espace sous une forme dégradée (rayonnement infrarouge). L'écosystème ainsi formé est donc le siège d'entrées, de transferts et de sorties d'énergie; des contingents d'énergie radiante de courtes et de grandes longueurs d'onde sont réfléchis, absorbés, transmis, transformés, transférés et enfin cédés à l'espace; ainsi sont engendrés les cycles biogéochimiques; des gradients d'énergie de types divers sont à l'origine de cycles atmosphériques (convection turbulente, advection) et du cycle de l'eau.

Le flux d'énergie

A. Galoux présente un rapport général détaillé sur l'ensemble très complexe de ces phénomènes; les valeurs les plus complètes proviennent d'une forêt d'épicéas de Bavière (République fédérale d'Allemagne), d'une forêt mixte de pins et hêtres à Eberswalde (République démocratique allemande) et de la forêt de chênes-hêtres de Virelles (Belgique).

Le flux du rayonnement solaire incident de courtes longueurs d'onde, ses variations journalières, saisonnières, annuelles, sa réflexion (albédo) en fonction de la nature de la couverture végétale, des phénophases, et des types de temps, son interception montrant la haute absorptivité des surfaces corticales et épiphytiques, son extinction accompagnée de tropismes foliaires, sa transmission au tapis herbacé montrant la forte transparence

des feuilles aux radiations infrarouges, ont pu être suivis pendant une année entière dans la chênaie de Virelles.

Le flux du rayonnement de grandes longueurs d'onde descendant de l'atmosphère a pu également être étudié, et il a été constaté que, durant l'été, la densité du rayonnement infrarouge descendant du couvert feuillé vers le tapis herbacé est plus élevée que celle du rayonnement descendant de l'atmosphère vers le couvert feuillé.

On possède aujourd'hui un certain nombre d'exemples de bilan radiatif net pour de courtes périodes. De tels bilans pour de longues périodes sont encore peu nombreux, mais ceux que l'on possède sont déjà suggestifs: ils montrent, par exemple, que la forêt d'épicéas à faible albédo (forte absorptivité) jouit d'un bilan radiatif net plus élevé que les forêts de feuillus ou les cultures agricoles.

En ce qui concerne les transferts d'énergie calorifique entre les diverses surfaces ou biomasses de l'écosystème, et dont on possède aujourd'hui de nombreuses données pour de courtes périodes (heure, journée), A. Galoux fournit des résultats complets pour les trois écosystèmes étudiés de manière maximale en Europe occidentale; ceux qui aboutissent à l'évapotranspiration consomment de 65 à 70% du bilan radiatif net. Les transferts de l'énergie radiante en énergie chimique au niveau primaire (photosynthèse brute), puis les transferts de cette énergie chimique du niveau chlorophyllien aux organismes consommateurs et bioréducteurs sont évoqués et des exemples chiffrés sont donnés; ces transferts évoqués par Galoux s'étudient en transformant des grammes de matières sèches de biomasse en kilocalories. Ils font l'objet principal du présent colloque sous les rubriques "productivité primaire", "productivité secondaire" et "décomposition de la matière organique". Mais la conception n'a pas encore été suffisamment généralisée de les analyser sous l'angle d'un transfert d'énergie, qui est cependant la base du fonctionnement de l'écosystème, et le but final de son étude.

Le bilan d'eau (import, contenu, export), qui dépend lui-même des flux d'énergie traversant l'écosystème, est tout aussi important pour le maintien et le fonctionnement de celui-ci. G. Schnock, après avoir décrit les diverses phases du bilan d'eau dans l'écosystème forêt, en insistant sur la terminologie, les techniques et les méthodes, donne un exemple de ce bilan complet pour une période de 5 années dans la forêt de Virelles-Blaimont (Belgique).

Molchanov étudie d'une manière zonale le bilan d'eau dans les forêts naturelles ou aménagées de l'URSS depuis la zone des forêts de conifères dans le Nord jusqu'à la zone des steppes dans le Sud.

Dans la taïga du Nord, le pourcentage d'évaporation totale ne dépasse guère 70% des précipitations totales, ce qui mène à un engorgement du sol et à un manque d'oxygène qui affaiblissent la productivité forestière et conduisent à la tourbiérisation.

Dans les forêts d'épicéas, l'évaporation est plus forte en raison d'une interception importante des précipita-

tions par les couronnes des arbres; la productivité s'améliore, mais elle varie suivant les endroits avec le niveau de la nappe aquifère.

Dans la zone des forêts mixtes (*Picea* et *Quercus*), l'évaporation dépasse en général 80% des précipitations (jusqu'à 90% pour les forêts d'épicéas). Les forêts consomment beaucoup d'eau et ont une productivité optimale.

Dans la zone des forêts-steppes caducifoliées de *Quercus*, *Fraxinus* et *Tilia*, l'évaporation totale atteint 90% des précipitations, et est de beaucoup supérieure à celle des forêts de pins, où, par contre, l'infiltration est forte.

Dans les boisements de la zone des steppes, l'évaporation totale est considérable, de même que l'infiltration; il y a gaspillage d'eau.

Cette étude, bien qu'encore incomplète, est exactement dans l'axe du programme du PBI, qui prévoit la comparaison de la productivité des écosystèmes et des facteurs de productivité en fonction de la latitude.

L'absence de réactions aux exposés sur le climatope de la plupart des participants au colloque (en grande majorité des écologistes à activités axées sur les compartiments biologiques de l'écosystème) fait apparaître un hiatus important entre bioclimatologistes et spécialistes de la productivité primaire ou secondaire. Il est probable que pour beaucoup d'entre eux (ne travaillant pas au sein d'un programme maximal), flux d'énergie et bilan d'eau sont apparus comme des processus de productivité qui ne les concernent qu'indirectement. Un résultat important du colloque est d'avoir attiré leur attention sur ce sujet.

LA PHÉNOLOGIE

Les aspects phénologiques des recherches sur la productivité primaire sont exposés par Lieth.

Les observations phénologiques permettent une intégration simple des facteurs du climatope, et l'analyse quantitative des cycles de vie; l'auteur insiste sur leur importance. Diverses méthodes ou techniques de phénométrie sont analysées, allant jusqu'à la détection à distance par satellites.

Le réseau de jardins phénologiques annexés aux stations météorologiques devrait être complété par l'adjonction des stations écologiques créées par le PBI; le PBI devrait aussi établir un réseau d'observateurs phénologiques bénévoles, contribuant à l'éducation écologiques des populations.

De toute manière, il y a, dans les observations phénologiques, la matière d'un programme minimal facile à réaliser et peu coûteux, et qui servirait cependant largement les objectifs du PBI.

L'échange de vues très important et très long qui suit l'exposé de Lieth démontre d'ailleurs l'importance du problème.

L'ÉDAPHOTOPE

Manil passe en revue les méthodes et techniques de recherche en édaphologie forestière concernant:

Les facteurs originels, lithologiques, qui conditionnent l'établissement des écosystèmes forestiers, en agissant par l'intermédiaire des propriétés physiques, physico-chimiques et chimiques du sol;

Les propriétés induites par les activités biocénotiques: complexe organique des sols, répartitions horizontale ou verticale des bioéléments, indices d'équilibre ionique, indices de décomposition organique et de circulation biocyclique, indices d'acidité.

Ulrich se préoccupe essentiellement de la valeur que présentent, pour l'information écologique, les données d'analyse chimique du sol. Les tests pédologiques les plus communs, qui s'expriment souvent en termes d'intensité (pH, bases échangeables), ne sont guère utiles pour une prospection profonde de l'écosystème et de son fonctionnement. L'auteur pense qu'il faut plutôt raisonner en termes de capacité, c'est-à-dire exprimer les bioéléments en fonction des volumes du sol ou des biomasses végétales occupant l'aire étudiée; sol et végétation devraient d'ailleurs être étudiés strate par strate.

L'auteur propose aussi la recherche de rapports non dimensionnels, comme le C/N ou le coefficient de sélectivité dans l'absorption des ions. Sa conclusion est qu'on n'est pas encore très avancé dans la caractérisation du sol à des fins écologiques, et que le PBI devrait stimuler, en même temps que l'élaboration de méthodes spéciales, la recherche des propriétés du sol qui sont reliées de manière causale aux processus caractérisant les écosystèmes et leur productivité.

À la suite de la communication d'Ulrich, un long débat s'organise sur les caractères de l'édaphotope (spécialement en rapport avec les bioéléments) qu'il convient d'étudier en rapport avec le fonctionnement de l'écosystème et de la productivité primaire. Diverses lacunes de la recherche pédologique sont mises en évidence; même les données valables qu'il conviendrait d'établir dans un programme minimal n'apparaissent pas clairement.

LA PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE

Méthodes et concepts

P. Duvigneaud introduit la série d'exposés consacrés à la productivité primaire par l'examen de certains concepts encore mal définis ou insuffisamment précisés. Il insiste sur la définition de la productivité en tant que vitesse de production.

L'auteur détaille le flux d'énergie dans l'écosystème forêt, et présente une terminologie des nombreuses ramifications et aboutissements de ce flux. Il y a avantage à exprimer ce flux en calories; on peut, de cette manière, évaluer l'efficacité photosynthétique d'une forêt caducifoliée de haute Belgique, de type moyen, en pleine croissance, pour le rayonnement photosynthétiquement actif (RPA), à 1,47% si l'on considère l'année entière, à 2,4% si l'on considère la période de végétation.

Les deux méthodes habituelles d'estimation de la productivité primaire nette, basées, l'une sur l'augmentation de biomasse, et l'autre sur l'incrément annuel courant, se heurtent à la difficulté d'estimer la fraction de bois mort qui doit être comptée dans chaque cas. Le problème de la biomasse végétale, ou phytomasse, se double d'un autre problème, celui de la nécromasse, qui est extrêmement complexe.

L'auteur insiste sur le grand intérêt de la méthode d'analyse dimensionnelle pour l'évaluation des parties ligneuses de la phytocénose; il discute les notions de "table de production" et "index de site", qui ont été établies par les forestiers pour évaluer la productivité économique, mais dont on peut faire usage, moyennant certaines "passerelles", pour estimer la productivité biologique sur des territoires étendus.

Le dynamisme de l'écosystème, conduisant à un climax où la productivité nette de l'écosystème devient nulle, est important à considérer; dans les régions tempérées, l'action humaine (par éclaircies calculées) maintient les forêts caducifoliées dans un équilibre fluctuant correspondant à une productivité primaire nette optimale, ce qui permet des comparaisons valables entre types forestiers les plus divers.

Pour pallier les difficultés dues à l'hétérogénéité souvent signalée de l'écosystème, l'auteur suggère de découper l'écosystème en tesseras, petites unités plantes-sols homogènes précédemment décrites par Jenny.

Pour terminer, Duvigneaud dresse un tableau de la grande complexité de la productivité primaire, tant quantitative que qualitative, des écosystèmes forestiers, susceptible de fournir de nombreux produits technologiques (bois, papier, carton, contre-plaqué, panneaux de fibres ou de particules), des résines, des substances sylvichimiques variées (dont beaucoup découvertes récemment), des aliments (à partir des feuilles d'arbres), des médicaments (à partir des bourgeons ou des écorces); cette productivité primaire débouche sur les nombreux rôles équilibrateurs de la forêt dans les paysages naturels et artificiels, et sur les espaces verts de plus en plus nécessaires à la récréation et à la santé physique et mentale des hommes.

Koch présente une communication de Schulze et Koch sur la mesure de la productivité primaire par la méthode des échanges de gaz en cuvettes (projet Solling du PBI allemand). Après une analyse des divers types de cuvettes utilisés pour la mesure sur le terrain des échanges de CO₂ au niveau des branches feuillées en place, les auteurs décrivent leur propre méthode, qui est une méthode de mesure de la compensation du CO₂ absorbé dans un environnement où la concentration de ce gaz est constante; la cuvette est climatisée par la technique de Peltier.

Des résultats ont été obtenus pour une année entière pour un hêtre (*Fagus sylvatica*) de 26 ans de la hêtraie de Solling.

Les auteurs font part des données recueillies sur le cours journalier des échanges gazeux de CO₂ et H₂O, et

sur le rôle holistique que jouent la lumière, la température et l'humidité. En ce qui concerne les corrélations lumière-photosynthèse au divers niveaux de la couronne, on constate qu'avant l'éclatement des bourgeons, seule une respiration est perceptible; immédiatement avant l'élongation de la pousse, la respiration est considérable; aussitôt que les bourgeons s'ouvrent, le point de compensation est dépassé; fin juin, la photosynthèse nette est le plus élevée pour les feuilles de lumière; à partir du début août, la photosynthèse nette de ces feuilles diminue progressivement jusqu'à la chute. Les corrélations lumière-assimilation sont différentes dans la partie inférieure, ombragée, de la cime: la croissance initiale y est plus lente, mais l'intensité de l'assimilation continue à s'accroître jusqu'en septembre; lorsque les feuilles de lumière jaunissent, les feuilles d'ombre, toujours vertes, assimilent considérablement.

D'autre part, il a été possible d'établir la balance annuelle des échanges de CO₂ dans les feuilles de hêtre, ce qui a permis une estimation du bilan de productivité d'une hêtraie pendant l'année 1968, à partir d'une assimilation nette de 8,6 tonnes de carbone par hectare.

Les corrélations entre le climat et les aptitudes physiologiques des feuilles ont permis une caractérisation numérique de l'action des différents facteurs climatiques sur la production primaire.

L'assistance est d'accord pour estimer que les divers résultats présentés constituent une contribution d'une exceptionnelle importance du PBI allemand, pour la connaissance du fonctionnement de l'écosystème forêt caducifoliée en général, et de l'écosystème hêtraie en particulier.

Whittaker fait, au nom de Whittaker et Woodwell, un exposé général sur les méthodes de mesure de la productivité primaire nette des forêts. Il discute d'une manière critique les trois méthodes les plus importantes: l'arbre moyen, les rapports de productivité, l'analyse dimensionnelle. Il montre que cette dernière est la plus précise, et il donne en détail la longue suite d'opérations, analyses sur le terrain et calculs en chambre qui forment la méthode intensive développée au Brookhaven National Laboratory à Upton, dans l'État de New York.

La forêt de *Quercus-Pinus* de Brookhaven, la plus étudiée du monde, est comparée à différents types forestiers des Smocky Mountains; une synthèse des données obtenues aux États-Unis, au Japon et en Europe a permis d'établir les caractéristiques dimensionnelles moyennes les plus importantes de la forêt tempérée climax.

Estimation de Whittaker et Likens sur la biomasse et la productivité primaire nette de la biosphère

	Biomasse (10 ⁹ t)	Productivité primaire (10 ⁹ t/ha/an)
Continents	1852	109
Océans	3,3	55
TOTAL	1855,3	164

Un calcul en calories montre que l'efficacité globale de l'énergie solaire incidente visible est de 0,25% pour la productivité primaire nette à la surface de la terre; l'efficacité de la productivité brute doit être le double de cette valeur.

Ce qui est intéressant c'est que la part due aux forêts dans la productivité mondiale annuelle est énorme (77×10^9 t), plus grande que celle des océans tout entiers.

Ce point montre l'importance des recherches du PBI sur la productivité forestière, et l'intérêt aussi du présent colloque, pour comprendre la formation des écosystèmes et les dimensions des ressources vivantes du globe.

Delvaux donne un aperçu sur les tables de production utilisées par les forestiers et expose la manière dont elles sont établies dans les divers pays.

Il montre le grand intérêt qu'elles présentent pour l'estimation de la productivité biologique primaire et, de là, pour l'établissement des bilans énergétiques de la forêt.

Productivité primaire des forêts de conifères

Selon Lahdeoja, les forêts boréales de conifères qui s'étendent sur tout le nord de l'Eurasie et de l'Amérique, et qui couvrent 12 millions de kilomètres carrés, ne sont pas suffisamment étudiées sous l'angle de leur productivité biologique (dans le sens du programme PBI), alors que de très nombreuses données ont été rassemblées sur leur productivité économique (production du bois de tronc). Une coopération devrait être établie entre les groupes PBI et les organismes de recherche forestière pour dresser un tableau valable de la production primaire totale dans des sites divers de la zone boréale.

Il s'agit là, très certainement, d'un des principaux points faibles du PBI/PT, et l'assemblée ne manque pas de le souligner.

Il ne faut cependant pas négliger les recherches effectuées en URSS sur les divers types de taïga, pour lesquels Rodin et Bazilevich donnent pour la productivité primaire nette les valeurs suivantes: taïga du nord, 4,5 t/ha; taïga moyenne, 7,0; taïga du Sud, 8,5.

Whittaker et Likens donnent, pour les forêts boréales, une productivité primaire nette de 8 t/ha.

Le Japon est particulièrement riche en forêts et plantations de conifères appartenant aux espèces les plus variées.

Satoo présente une synthèse de leur productivité primaire qui est plutôt un essai, vu les méthodes très différentes utilisées par les divers groupes de recherche. Satoo considère que cet essai devrait constituer un point de départ pour des recherches plus avancées et mieux coordonnées dans le cadre du PBI.

Certains moyens permettent d'utiliser les nombreuses données établies par les forestiers sur le volume des troncs pour passer à la biomasse et à la productivité totales. Il existe, par exemple, une relation très nette entre la biomasse des troncs et la biomasse totale

aérienne des arbres, dans les peuplements de *Cryptomeria japonica* et *Pinus domestica*, deux des conifères les plus utilisés au Japon. De même, la biomasse des branches devient constante pour une densité relative des arbres supérieure à 0,4, et la biomasse foliaire d'un peuplement adulte d'une espèce donnée est définie et spécifique de cette espèce. Chez *Larix leptolepis*, la productivité nette au-dessus du sol est proportionnelle à la masse foliaire.

De telles relations, si elles étaient établies dans les diverses régions riches en forêts de conifères, feraient rapidement progresser nos connaissances sur la productivité primaire de ces forêts.

Satoo montre encore que, appliquée à *Pinus densiflora*, la méthode non destructive d'évaluation de la productivité primaire (par différence de biomasse lue sur des tables de production) donne des résultats beaucoup trop bas par rapport à la méthode des récoltes.

Un travail préliminaire important reste donc à faire avant de passer à la réalisation définitive des projets du PBI sur la production forestière mondiale.

Cela apparaît encore si l'on aborde le problème de la productivité des forêts et plantations de *Pinus*, qui est un des principaux thèmes proposés initialement par le PBI: le genre *Pinus* est cosmopolite; des espèces de *Pinus* peuvent pousser pratiquement sous tous les climats; elles sont un matériel de choix pour la comparaison de la productivité biologique et de ses processus sous toutes les latitudes. Or les résultats sont souvent décevants. Il ressort, par exemple, des communications de Lemoine sur le pin des Landes (*Pinus pinaster*) et de Lossaint et Rapp sur le pin d'Alep (*Pinus halepensis*) que, dans le sud de la France, en dehors de la productivité économique (volume de bois fort à l'hectare) d'ailleurs faible (quelques mètres cubes) pour un genre qui peut atteindre des dizaines de mètres cubes à l'hectare, on ne possède encore aucun élément pouvant permettre une estimation de la productivité biologique totale.

Matte fait rapport sur l'extraordinaire succès remporté par l'introduction au Chili de *Pinus radiata* importé de Californie: l'accroissement annuel moyen (en bois utilisable) est de 24 à 31 m³ (soit 14,7 tonnes) par hectare et par an, et il peut même atteindre 45 m³/ha; cela représente 8 fois l'accroissement annuel moyen des forêts naturelles chiliennes.

Mais on peut déplorer le fait que la productivité biologique de cet "arbre miracle" n'ait pas encore été abordée.

Dans une synthèse sur la productivité des forêts dans la zone tempérée de l'hémisphère sud, Miller, à son tour, a montré l'extraordinaire succès de *Pinus radiata*, dont les plantations sont de plus en plus nombreuses, non seulement en Amérique du Sud, mais en Afrique du Sud, en Australie et en Nouvelle-Zélande.

En Nouvelle-Zélande, comme au Chili, la productivité économique de *Pinus radiata* est de 8 à 15 fois celle des forêts naturelles à *Nothofagus truncata*; il en va parallèlement de même de la productivité primaire nette.

	Productivité économique (bois commerciable)	Productivité primaire nette
Forêts de <i>Nothofagus</i>	m ³ /ha/an	t/ha/an
Plantations de <i>Pinus</i> <i>radiata</i>	3 25-50	9 24-45

La faible productivité de *Nothofagus* est attribuée à un manque de phosphore dans le sol.

Forêts mixtes

On appelle ainsi des forêts zonales établies dans une bande est-ouest séparant les forêts boréales de conifères au nord, et les forêts caducifoliées au sud. Composées d'un mélange de conifères et de feuillus, elles sont particulièrement bien représentées en URSS.

Dylis présente les résultats obtenus pour une forêt mixte (*Querceto-Piceetum Caricosum pilosae*) à dominance de *Picea abies* (85 ans) au sud de Moscou. Il décrit d'abord les techniques utilisées par les chercheurs soviétiques pour la mesure de la productivité primaire. Une importance particulière est donnée à la distribution verticale de la biomasse.

La productivité primaire nette de la phytocénose aérienne est estimée à 12,37 t/ha; l'incrément annuel moyen, de 550×10^8 cal/ha, aboutit, après 85 ans, à un stockage de $10\,000 \times 10^8$ cal/ha, ce qui correspond à une phytomasse de 218 t/ha; quelques particularités intéressantes de cette forêt: la surface de la phytomasse est de 22 ha par hectare, dont 15,55 ha par hectare de surface foliaire des arbres et arbustes, 1,46 ha par hectare de surface des feuilles d'herbe et 5 ha par hectare de surface des axes; longueur totale des axes: 1 600 km par hectare, dont 530 km de rameaux feuillés.

La forêt mixte de *Pinus-Quercus* peut être transformée en forêt secondaire; la productivité primaire de celle-ci est beaucoup plus faible: forêt secondaire à *Populus tremula*, 8,14 t/ha/an; forêt secondaire à *Tilia-Quercus*, 6,5.

Olson présente un rapport général sur les forêts caducifoliées tempérées, particulièrement importantes dans l'ouest des États-Unis. Leur rendement économique est bien connu (accroissement annuel en volume de 4,5% dans le Connecticut, jusqu'à 8% dans le Mississippi), mais il serait mieux compris si leur productivité biologique était mieux étudiée.

Les chercheurs américains ont établi que les vieilles forêts climax, qui subsistent dans certaines réserves de montagnes, ont une productivité primaire nette de 4,2-6,7 t/ha/an dans des sites peu favorables, et de 9,12 t/ha/an dans les vallons humides beaucoup plus favorables.

Les forêts jeunes en pleine croissance ont une productivité beaucoup plus forte, et l'on a observé une productivité de 24 t/ha/an dans une forêt jeune de *Liriodendron tulipifera*. Un tel type forestier est étudié en détail à

Oak Ridge avec utilisation des radio-isotopes, qui permettent une approche précise des cycles de bioéléments et des relations avec la productivité secondaire.

Olson fait part des nouveaux projets américains, qui consistent à intégrer les recherches sur des écosystèmes terrestres et des écosystèmes aquatiques contigus: l'étude d'ensembles d'écosystèmes formant un bassin doit mieux faire comprendre le drainage des eaux superficielles ou subsuperficielles vers les nappes liquides, et de là, les interactions terres-eaux, et les processus déterminant la qualité chimique des eaux.

Olson rompt encore une lance en faveur de la collaboration entre généralistes, étudiant de vastes paysages lors d'enquêtes régionales effectuées à des fins d'aménagement, et les spécialistes, qui étudient en profondeur des écosystèmes déterminés; la connaissance du fonctionnement des écosystèmes est nécessaire à l'interprétation correcte du paysage qu'ils constituent.

Enfin, l'auteur pense qu'une meilleure connaissance de la productivité biologique des forêts du globe permettrait une meilleure connaissance du cycle géochimique du carbone à la surface des continents; ceux-ci peuvent, aussi bien que les océans, jouer un rôle nécessaire dans la régulation de la teneur en CO₂ de l'atmosphère, problème clé pour la biosphère dans les prochaines décades.

Duvigneaud présente son rapport sur la productivité primaire nette des écosystèmes forestiers caducifoliés d'Europe, établi en collaboration avec Kestemont et Ambroes, en se basant sur les résultats obtenus en haute Belgique pour 6 types de chênaies (*Querceta*) extrêmement distincts en ce qui concerne l'édaphotope et le mode d'exploitation, mais placés dans des conditions climatiques similaires. Ces 6 forêts sont exploitées par l'homme dans des conditions optimales de productivité, ce qui les rend comparables. Les résultats font apparaître un gradient de productivité qui est directement fonction de la richesse de l'édaphotope, richesse s'exprimant entre autres dans la composition floristique de la strate herbacée. Il apparaît également que, malgré une grande amplitude de variation de la biomasse (de 101 à 384 t/ha), la productivité primaire nette varie dans une plus faible mesure (12-17 t/ha/an, bois mort inclus); cette fourchette couvre les résultats obtenus pour des écosystèmes similaires (*Querceta*) dans les programmes PBI anglais, hollandais et scandinaves, ce qui est naturellement très encourageant.

En Europe occidentale, l'écosystème chênaie aurait donc une productivité primaire nette caractéristique, mais variant entre certaines limites dues à des différences dans l'édaphotope.

L'importance des climats apparaît si l'on compare les chênaies occidentales aux chênaies orientales: la productivité de ces dernières est plus faible, probablement à cause de la continentalité du climat.

Comparées à d'autres écosystèmes des mêmes régions, les chênaies (*Querceta*) sont plus productives que les hêtraies (*Fageta*) elles-mêmes plus productives que les

pinèdes (*Pineta*). Cela s'applique bien entendu à des forêts qui n'ont pas subi l'adjonction d'engrais.

Kestemont présente les résultats de recherches effectuées en haute Belgique sur des forêts d'un type d'exploitation forestière peu étudié, malgré sa grande importance en Europe occidentale, le taillis; malgré une biomasse peu importante, la productivité primaire nette des taillis rejoint celle des futaies sur même sol. L'auteur aborde aussi un grand problème non résolu, celui de la mortalité forestière; il s'efforce de clarifier la notion de nécromasse.

Anderson présente les résultats obtenus en Suède, par un groupe du PBI suédois, pour une chênaie caducifoliée riche en *Corylus*, à peu près superposable à certaines chênaies étudiées en Belgique. Les résultats sont tout aussi superposables. La chênaie suédoise, pour une phytomasse de 235 t/ha, a une productivité primaire nette annuelle de 15 t/ha/an (bois mort inclus).

De Philippis fait remarquer qu'on se préoccupe beaucoup de la productivité primaire nette des forêts caducifoliées plus ou moins naturelles et de celle des plantations de résineux, mais qu'on tend à négliger celle des plantations artificielles d'essences feuillues comme le peuplier, le teck ou l'eucalyptus.

Il est cependant intéressant, à plus d'un titre, d'étudier les corrélations entre la productivité économique ligneuse (souvent énorme) et la productivité biologique de ces écosystèmes particuliers.

C'est pourquoi le sous-comité PT du PBI italien étudie simultanément certains systèmes naturels (hêtraie, chênaie de *Quercus ilex*) et une plantation artificielle de peupliers (*Populus*) dans les environs de Rome.

Les plantations d'essences caducifoliées du type *Populus* font mieux apparaître que dans les autres écosystèmes forestiers l'extrême importance du problème génétique.

Se plaçant à un point de vue totalement distinct de ceux qui ont prévalu jusqu'ici, Biskupsky analyse la productivité forestière globale de trois pays de l'Europe orientale: la Tchécoslovaquie, la Hongrie et la Bulgarie. Cette analyse est basée sur des inventaires économiques ne donnant que l'accroissement du bois fort sur écorce en mètres cubes. Cet accroissement est en moyenne de 3 mètres cubes par an, ce qui, calculé sur la biomasse des forêts dans les trois pays considérés, donne les accroissements annuels totaux suivants: Tchécoslovaquie, $5,30 \times 10^6$ m³/an; Bulgarie, $4,97 \times 10^6$; Hongrie, $30,20 \times 10^6$. L'auteur insiste sur le fait qu'il n'y a pas double emploi entre les inventaires forestiers élaborés à des fins économiques et commerciales et les recherches de productivité biologique. Ces dernières devraient faire l'objet des travaux d'un nouveau centre qu'on créerait à côté de la FAO.

Forêts tropicales

Kira, au nom de Kira et Ogawa, se préoccupe des difficultés techniques rencontrées lors de l'évaluation de la biomasse en forêt tropicale.

En ce qui concerne les arbres, la relation classique poids du tronc/D²H ne nécessite qu'une seule droite de régression valable pour l'ensemble des espèces.

Pour les feuilles et branches, on obtient une régression suffisante en fonction de D²H si l'on ajoute à chaque arbre les feuilles et branches des lianes qui l'ont envahi. Ainsi donc, le problème si compliqué des lianes est résolu assez facilement. Un autre problème est celui des racines étonçons; une estimation simple est possible à partir de la hauteur jusqu'à laquelle ces étonçons s'insèrent et du D'BH, diamètre à 1,30 mètre calculé pour le cas où les étonçons n'existeraient pas.

Utilisant ces données pour calculer la biomasse du climax de certaines forêts tropicales de l'Asie du Sud-Est, qui augmente quand on va des forêts de mousson de la Thaïlande du Sud jusqu'aux forêts denses ombrophytes de la Malaisie orientale (Bornéo-Septentrional), les auteurs montrent que les forêts les plus hautes tendent à avoir une plus grande biomasse de feuilles et, de là, une productivité primaire plus élevée.

La productivité brute des forêts denses ombrophytes peut atteindre 100 à 150 t/ha, pour une surface foliaire de 15 ha par hectare.

La productivité nette de ces forêts jeunes et en pleine croissance atteint 50 t/ha.

Revenant sur la difficulté d'estimer la biomasse des racines, Jenik expose le résultat de ses recherches au Ghana.

Il insiste sur l'intrication de ce qu'il appelle phyllosphère et rhizosphère, cette dernière (ensemble des racines) ayant, en forêt tropicale, une fraction aérienne importante qui se mêle aux tiges portant les feuilles.

En ce qui concerne la fraction souterraine, l'auteur la classe en 5 systèmes basés sur la forme et l'habitus, qui peuvent servir de base à une estimation de la biomasse; cette estimation peut se faire en ajoutant aux grosses racines squelettales de petites racines terminales obtenues par excavation de monoblocs de sol de 25 cm de côté.

La biomasse souterraine de la forêt dense au Ghana peut être estimée à 250 t/ha.

Se plaçant à un point de vue plus sylvicole et déplorant qu'en Indonésie le manque de moyens ne permette pas une étude suffisante de la productivité biologique des forêts, au sens indiqué par le PBI, Dilmy s'efforce, par des moyens détournés et à partir de la productivité du bois du tronc, de donner des valeurs approchées de la biomasse et de la productivité de cinq grands types forestiers de l'Indonésie.

C'est au même point de vue que se place Parkan, en ce qui concerne la production potentielle ligneuse de la région soudano-guinéenne, en Afrique tropicale. Comparant la production de bois fort des forêts denses humides, des peuplements artificiels d'essence à croissance rapide, et des savanes boisées, il montre que l'indice de Patterson leur est applicable. La communication de Parkan est importante en ce sens que, dans un colloque extrêmement chargé, elle est — hélas, faute de temps — la seule

qui fasse intervenir un index de productivité potentielle obtenu à partir de données climatiques régionales: on est bien là au cœur de l'objectif du PBI.

L'auteur montre d'ailleurs que l'index n'est pas applicable à des formations forestières édaphiques comme les mangroves, pour lesquelles il donne certains détails en ce qui concerne la Guinée, où elles sont particulièrement étendues.

Synthèse

Au nom de Bazilevich, Drozdov et Rodin, ce dernier développe une synthèse sur la productivité biologique des forêts dans le monde, ses régulations fondamentales et ses relations avec les facteurs climatiques. Il dégage l'importance relative, suivant les régions, du facteur température et du facteur eau (l'eau devient le facteur le plus important lorsque le bilan calorifique dépasse 40.10^3 cal/cm²/an), qui correspond à une zonalité chère aux écologistes et pédologues soviétiques. Il montre cependant aussi la grande importance, dans certains cas, de divers facteurs interzonaux, parmi lesquels les facteurs de nutrition minérale retiennent particulièrement son attention.

LA PRODUCTIVITÉ SECONDAIRE

Dommages causés par les pestes à la productivité primaire

Un des principaux aspects de la productivité secondaire dans les forêts est le problème des pestes, qui peuvent, certaines années, causer une diminution importante de la productivité primaire. Des consommateurs de premier ordre (phytophages), jouant normalement un rôle modéré dans le réseau trophique de la forêt, peuvent connaître des périodes de pullulation et parasiter la phytocénose au point de lui infliger des dégâts considérables.

Le colloque s'est cantonné essentiellement aux lépidoptères, dont les chenilles, par leur action défoliatrice, restreignent le processus de photosynthèse et diminuent ainsi la productivité de l'écosystème. Rifes a présenté des notes additionnelles à son rapport de Gatlinburg et Grison a fait une synthèse du problème; une analyse des importantes recherches de Voronov dans les forêts caducifoliées et mixtes de l'URSS a été présentée et l'on a exposé les techniques de détermination des pertes d'incrément mises au point par Golosowa.

Certains résultats obtenus dans une forêt caducifoliée de Belgique ont encore été communiqués par Verstraeten.

Dans les limites normales de fluctuation du phytophage (en fait, succession d'équilibres biocénétiques au sein du réseau trophique), la production animale a une incidence négligeable sur la productivité nette de la phytocénose; les pertes éventuelles peuvent être partiellement compensées par le développement d'une nouvelle phase feuillée et, d'autre part, la litière est enrichie en NPK par des fragments déchiquetés de feuilles jeunes et

surtout par des excréments de chenilles. En cas d'invasion, l'action destructrice des chenilles devient naturellement importante.

L'action des insectes défoliateurs a donc, à la fois, ses côtés nuisibles et bénéfiques pour l'écosystème.

Dans les forêts caducifoliées d'URSS, la phytomasse foliaire ingérée et déchiquetée par les chenilles défoliatrices est, dans les forêts moyennement attaquées, de 500 à 1000 kg/ha et, dans les forêts fortement attaquées, de 1000 à 2 250 kg/ha.

La pullulation des phytophages peut avoir une action particulièrement sévère sur la productivité primaire, si diverses espèces de phytophages se relaient au cours du printemps et de l'été. De plus, la pullulation peut se produire au cours d'années successives. Les expériences de Joly montrent que des défoliations sévères peuvent produire leurs effets sur la productivité primaire pendant plusieurs années consécutives succédant à l'invasion: il naît une sorte d'imprégnation rémanente empêchant la reprise normale de la production et pouvant même provoquer la mort d'arbres.

Le colloque a mis l'accent sur l'importance de l'attaque d'autres organes que les feuilles (la destruction des organes de reproduction influe sur la régénération et l'avenir de la forêt et de sa productivité) et d'autres consommateurs, comme par exemple la cochenille (*Matsucoccus heytaudii*), suceur de sève, qui a décimé, en moins de 10 ans, la forêt de pins maritimes des Maures, dans le sud de la France.

Productivité secondaire des vertébrés dans les forêts

Le rapport général, présenté par Turcek, dépasse largement le cadre de la productivité secondaire. La "body-mass" de vertébrés dans les forêts d'Europe est extrêmement faible (1,7 kg/ha de reptiles, 1,3 kg/ha d'oiseaux, 7,4 kg/ha de mammifères). Par contre, l'importance fonctionnelle des grands animaux dans l'écosystème forêt est considérable.

Étudiant une série végétale allant du jeune semis au subclimax de la forêt de *Quercus robur* de Bourgogne, Ferry et Frochot ont montré que l'abondance de l'avifaune présente une courbe à deux sommets.

Entomofaune circulante

En dehors des chenilles consommatrices, un grand nombre d'insectes volent, sautent, courent ou grimpent dans l'espace aérien des forêts. Étudiant le problème en haute Belgique, Krzelj montre que cette entomofaune, extraordinairement variée, est composée de plus de 90% de diptères.

DÉCOMPOSITION DE LA LITIÈRE

Divers groupes d'organismes interviennent dans la composition de la litière (cycle de la matière organique); ils sont rangés principalement dans la pédofaune et la

pédoflore. C'est la pédofaune (bactéries et champignons) qui, de très loin, manifeste l'activité la plus forte; la pédoflore joue cependant des rôles excessivement variés, dont la nécessité apparaît dans des écosystèmes aussi compliqués que les forêts.

Pédoflore

Une communication d'une importance considérable et d'un aspect nouveau est présentée par Witkamp sur les processus de reminéralisation résultant de l'action de la microflore sur la litière. A remarquer d'abord que l'auteur prend la défense des techniques classiques qui consistent à compter les bactéries (par dilutions successives) et à estimer la longueur du mycélium des champignons dans le sol. Les quantités d'éléments minéraux contenus dans cette biomasse microbienne et leurs coefficients de transfert le long des chaînes microbiennes peuvent être établis en utilisant des radionucléides comme ^{60}Co et ^{137}Cs .

Des systèmes sol-litière-organismes prélevés sur le terrain et ramenés au laboratoire ("microcosmes") sont soumis à des conditions très variables, ce qui permet de construire des modèles électriques analogues, qui peuvent simuler des transferts d'éléments minéraux par l'utilisation d'un ordinateur analogique.

En conclusion, des techniques de traceurs radio-actifs et de manipulation écologique de microcosmes de complexité croissante fournissent une base pour la simulation du flux minéral dans des modèles permettant d'en prévoir les effets sur la productivité forestière.

Pédofaune

En ce qui concerne la pédofaune, Berthet décrit une nouvelle méthode pour l'estimation du bilan annuel de consommation d'oxygène d'une communauté d'oribates; elle est à vérifier pour d'autres communautés d'oribates et d'autres communautés édaphiques.

Ghilarov fait une synthèse des problèmes concernant les invertébrés recyclant la litière forestière et les moyens d'augmenter leur activité. Il montre l'extrême importance de ces organismes et la complexité de leurs actions. Il traite du danger qu'il y a d'en affaiblir les populations par étrépage ou usage d'insecticides. Une stimulation de l'activité de la pédofaune par chaulage, drainage, introduction d'espèces favorables, peut modifier la productivité forestière dans un sens bénéfique.

La discussion fait cependant entrevoir que le problème n'est pas mûr: on peut, par exemple, observer une productivité très importante sur des sols très pauvres, où l'humus qui se forme est du mor mycogène.

Les lombricides sont parmi les plus actifs des organismes de la pédofaune; ils ont aussi généralement une biomasse fort importante. Zajonc a étudié en détail les populations de lombricides de la chênaie à charmes de Bab (PBI slovaque); elles comportent en moyenne 106 individus par mètre carré, représentant 14,8 grammes de

matière sèche ou 65,4 kcal. La structure des synusies de *Lumbricus*, *Octolasion*, *Allolobophora*, etc., a été étudiée au cours de l'année, en tenant compte du nombre, de la fréquence, de l'abondance, du nombre relatif d'adultes et de juvéniles.

Zajonc présente une seconde communication sur la distribution quantitative zonale des lombrics dans les grands types d'écosystèmes forestiers de la biosphère; cette étude zonale, depuis les toundras arctiques jusqu'aux forêts équatoriales, correspond à une des préoccupations principales du PBI. Elle montre que la quantité des lombrics, principaux transformateurs de la litière de feuilles, est le plus élevée dans la région des forêts tempérées caducifoliées et mixtes, et le plus faible dans les forêts tropicales et méditerranéennes. Si l'on considère le type d'essence, c'est dans les forêts de feuillus que les lombrics sont le plus abondants, parce qu'ils n'utilisent qu'exceptionnellement les aiguilles de conifères, trop peu pourvues en azote.

Se plaçant sur le plan des idées générales aussi bien que sur celui des techniques (utilisation d'éléments marqués) et de la recherche en profondeur, Reichle présente un rapport, illustré par de nombreux exemples, sur le métabolisme énergétique et nutritionnel des invertébrés de la litière forestière: détermination du niveau trophique, préférences alimentaires, intervalles de temps dans le transport des matériaux par une chaîne trophique; ingestion calorifique en fonction de la teneur calorifique du consommateur; vitesse respiratoire en fonction des dimensions du corps de l'animal; valeurs calorifiques et concentrations des aliments nutritifs dans les consommateurs et leur nourriture; efficacité des niveaux trophiques.

Autant de points qui correspondent à une attitude holistique et une "capacité de prédiction" compensant la recherche du moindre détail taxonomique.

Kitazawa présente un essai de synthèse sur la régionalité biologique de la pédofaune et de ses fonctions dans les écosystèmes forestiers. Dans 9 types d'écosystèmes, allant des forêts alpines de conifères du Japon aux forêts tropicales caducifoliées de Thaïlande et aux forêts équatoriales d'altitude du Kenya, l'auteur étudie la biomasse et le métabolisme respiratoire de la pédofaune, et la vitesse de recyclage, en relation avec le climat, la production primaire nette, la quantité de litière.

Une régionalité très nette apparaît, qui n'est naturellement qu'un premier aperçu de ce que devrait être une réalisation approfondie du programme du PBI. L'auteur, qui a travaillé seul, constate d'ailleurs que des résultats définitifs ne pourront être obtenus que par un travail en équipe groupant des spécialistes de la pédoflore aussi bien que de la pédofaune, de la productivité primaire aussi bien que de la décomposition de matière organique.

Cycle des éléments biogènes

Ulrich met l'accent sur les aspects théoriques du problème, comme l'hétérogénéité spatiale du sol, la diffi-

culté d'utiliser des périodes de temps inférieures à une année, le concept de stabilité de l'équilibre phytocénose-sol, le calcul de l'absorption des bioéléments, la concentration de ces derniers dans la litière, dans l'eau d'écoulement et d'égouttement, la caractérisation des écosystèmes au moyen des flux de bioéléments.

L'auteur présente des résultats obtenus dans une plantation de *Picea* en Allemagne; 73-93% des bioéléments absorbés sont retournés au sol la même année, les cycles de P et N se faisant principalement par la litière, ceux des cations par le lavage des couronnes. Un influx de S serait dû aux SO₂ et SO₃ atmosphériques.

Ellenberg définit le cycle de l'azote dans la forêt et se préoccupe surtout des formes d'azote: organique, nitrrique, ammoniacal.

Denacayer - De Smet présente un rapport sur la teneur en éléments biogènes des divers constituants des forêts caducifoliées d'Europe. Elle insiste principalement sur les polyéléments. Il faut remarquer qu'un aperçu de la question des oligoéléments a été présenté par Fortescue et Marten à la réunion de Gatlinburg.

Duvigneaud et Denacayer ont étudié le cycle biologique annuel dans six chênaies de haute Belgique.

Ce cycle a été obtenu en additionnant la rétention de K, Ca, Mg, N, S et P, dans l'accroissement annuel des organes ligneux aériens et souterrains, et leur restitution par la chute de la litière totale des arbres, la disparition annuelle des organes aériens de la strate herbacée et le pluviollessivage des arbres.

Le cycle biologique ne varie guère, dans la mesure où l'on considère des chênaies de productivité moyenne et établies sur des sols de type normal pour la région considérée. Lorsque le sol est calcaire, il y a réduction du cycle de K et augmentation très importante du cycle de Ca. Lorsque la productivité est faible, il y a réduction de la rétention de K dans les organes ligneux et déplacement du cycle de cet élément vers le niveau de la strate herbacée.

Quel que soit le type de forêt, le pluviollessivage joue toujours un rôle important dans la restitution de K; la restitution de Ca est essentiellement assurée par la litière d'arbres.

En raison de sa teneur élevée en K et en N, la strate herbacée joue un rôle important dans le cycle, lorsque sa productivité est importante.

L'importance du cycle varie en fonction du type forestier.

La comparaison avec d'autres écosystèmes montre que les divers types d'écosystèmes peuvent être caractérisés par leur cycle biologique.

Tsutsumi a étudié la circulation et l'accumulation des éléments nutritifs dans divers types d'écosystèmes forestiers s'étagant des forêts subarctiques du Japon aux forêts tropicales de la Thaïlande.

L'accumulation dans les arbres est naturellement fonction de la biomasse, mais peut varier dans des proportions de 2 à 3 pour une même biomasse dans un type forestier déterminé. Cela masque les différences qui

pourraient exister entre espèces distinctes. Ainsi, la spécificité ne paraît pas jouer un grand rôle dans l'accumulation; par contre, biomasse, conditions du sol et topographie seraient les facteurs importants de l'accumulation dans les arbres.

En ce qui concerne l'accumulation dans les sols, l'auteur confirme le fait, déjà mentionné par des orateurs précédents, que la quantité d'éléments accumulés dans l'horizon holorganique est bien plus faible que celle qui s'accumule dans les arbres ou la fraction minérale du sol. L'action du climat et de la topographie est discutée.

Une étude zonale de l'accumulation portant sur des écosystèmes de biomasse identique (environ 100 t/ha), allant de la taïga subarctique à la forêt équatoriale, montre une forte variation, compte tenu de la nature des roches mères.

Le cycle complet des éléments nutritifs d'une forêt caducifoliée a été comparé, au Japon, à celui d'une forêt de *Chamaecyparis*: le cycle est beaucoup plus intense dans la forêt caducifoliée.

Les diverses communications résumées ci-dessus portent sur le cycle biologique fermé, intrasystémique, de l'écosystème. Un autre cycle, ouvert sur l'environnement, est le cycle géochimique, caractérisé par l'importation et l'exportation d'éléments chimiques. Ce cycle, lié au cycle hydrologique, s'étudie le mieux par la méthode des petits bassins versants.

Likens, Bormann, Pierce et Fisher ont utilisé cette méthode dans 6 bassins couverts d'une forêt mixte (*Acer*, *Fagus*, *Picea*) de la Hubbard Brook Experimental forest, dans l'est des États-Unis.

Après avoir décrit la méthode, les auteurs donnent le bilan import (par les précipitations) - export (par l'eau de drainage), qui est négatif pour Si, S, Ca, Na, Mg, Al et K (classés dans un ordre d'importance décroissant), et positif pour N et Cl. Les pertes de matière particulières s'élèvent au sixième des pertes totales de substances dissoutes.

MODÈLES MATHÉMATIQUES

La réalisation de modèles mathématiques pour interpréter le fonctionnement des écosystèmes et en prévoir les modifications si certains paramètres viennent à changer a été traitée ou entrevue dans ce qui précède par Olson, Witkamp, Reichle, etc.

Lieth en donne la théorie, qu'il illustre par des exemples simples de photosynthèse, respiration ou mise en réserve.

EXTENSION DES RÉSULTATS. LA CARTOGRAPHIE

Les études approfondies qu'on peut faire sur l'écosystème et son fonctionnement n'ont qu'une valeur relative si l'on ne cherche pas à en étendre les résultats à une région plus ou moins étendue, ou tout au moins à un paysage. Auerbach donnera plus loin un aperçu du programme pour l'est des États-Unis, où il est question

d'étudier des bassins, c'est-à-dire des ensembles d'écosystèmes terrestres et aquatiques reliés entre eux par le cycle hydrologique et celui des éléments chimiques, et par les transferts de substances organiques pouvant jouer, dans certains cas, un rôle important dans les phénomènes de pollution et d'eutrophication.

Godron estime que l'extension des résultats obtenus pour un écosystème particulier pose trois problèmes "en cascade": évaluation de l'hétérogénéité de l'écosystème; extension à l'ensemble de la station; extension à la région.

Il montre à quel point l'analyse mathématique peut aider à résoudre ces trois problèmes. L'heure est également venue de reprendre scientifiquement le couplage des groupes d'espèces indicatrices avec la productivité, et de faire progresser la classification des écosystèmes.

Ozenda définit les rapports qu'il conviendrait d'établir entre la productivité primaire et la cartographie de la végétation.

Une synthèse de cet important problème qu'est la cartographie des écosystèmes est donnée par Rey sous forme de réflexions. Il définit d'abord les grandes tendances de la cartographie analytique: cartographie de l'environnement (cadre géographique et topographique, ambiance climatique et support édaphique des écosystèmes); cartographie biologique (cartographie des végétaux producteurs, aujourd'hui très développée, et cartographie des consommateurs et des décomposeurs, encore peu avancée); cartographie des productions.

L'auteur passe ensuite en revue les recherches de synthèses cartographiques partielles en cours aujourd'hui.

Les synthèses bioclimatiques peuvent se classer comme suit: synthèses indirectes théoriques (l'exemple le plus fameux est la méthode de Gaussen utilisant un symbolisme chromatique et graphique cohérent); synthèses indirectes réelles (la cartographie phénologique est une des meilleures approches de l'aspect énergétique des phénomènes à représenter); synthèses directes (cartographie de l'ensoleillement ou de son inverse, utilisant des méthodes plus modernes).

Les synthèses géomorphologiques et édaphiques comportent, entre autres: la cartographie géomorphologique générale (base raisonnable à l'interprétation de l'efficacité écologique des principaux facteurs du milieu), la cartographie des pentes et de l'orientation, supports de l'énergie, la cartographie du bilan d'eau.

Les synthèses phytogéographiques faisant appel à des notions récentes comme celles de groupes écologiques, de zones d'égale potentialité, sont directement en rapport avec une cartographie de la productivité.

Mais il ne s'agit donc que de synthèses partielles. Rey envisage la réalisation d'une cartographie intégrale des écosystèmes concentrée sur trois faisceaux de recherches: les synthèses cartographiques successives; les expressions mathématiques et la cartographie automatique; la cartographie intégrale.

Cette dernière serait le but ultime et rassemblerait sur le même document les résultats des intégrations partiel-

les aux différents niveaux d'approche; moyennant un double effort, d'ordre scientifique pour le choix des critères à retenir, d'ordre technique pour leur expression graphique, il n'est pas illusoire d'espérer d'heureuses conclusions dans ce domaine.

Rey, suivi en cela par de nombreux participants du colloque, pense qu'une réunion internationale est indispensable pour formuler les règles d'une expression cartographique harmonieuse des écosystèmes mondiaux.

PROJETS INTÉGRÉS

Un des principaux buts du colloque de Bruxelles de 1969 était de faire le point de l'état des recherches poursuivies par différentes équipes ayant adopté dans ses grandes lignes le programme défini par la réunion de Bruxelles de 1963 et repris en 1964 par le Sous-Comité PT du PBI.

Les résultats de ces recherches ont été exposés séparément dans ce qui précède par divers spécialistes, comme, par exemple, en ce qui concerne le projet Solling du PBI allemand, la photosynthèse par Koch et Schulze, le cycle des cations biogènes par Ulrich, le cycle de l'azote par Ellenberg; les premières données sur le rôle de la pédoflore dans le cycle de la litière furent déjà données à Gatlinburg par Steubing; Ellenberg décrit d'autre part le projet Solling lui-même et son extrême complexité; d'ici un an, des résultats beaucoup plus complets et mieux intégrés auront été obtenus et calculés et feront l'objet d'un livre publié chez Springer.

Certaines équipes sont suffisamment avancées dans leur travail pour pouvoir présenter des résultats d'ensemble, encore que susceptibles d'amélioration.

L'équipe belge du Centre national d'écologie générale (CNEG) présente, sur le terrain, à Virelles, et en présence des autorités forestières de Belgique et du bourgmestre de la commune, les résultats obtenus par une équipe de forestiers, botanistes et zoologistes (Galoux, Duvigneaud, Denaeyer - De Smet, Froment, Schnock, Grulois, Leclercq, etc.) dans la forêt désormais classique de Virelles; les participants forment le vœu que cette chênaie mélangée caducifoliée (chêne mélangé de *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Acer campestre*, *Tilia platyphyllos*, *Fraxinus excelsior*, sur calcaire compact), qui a vu défiler un grand nombre de chercheurs des pays les plus divers et a servi de "cobaye" et de point de départ pour de nombreux programmes européens, fasse l'objet de mesures de protection.

Ce programme belge est surtout axé sur la bioclimatologie (cycle de l'énergie, bilan de l'eau, phénologie), l'édaphologie, les cycles biologiques internes de la biocénose; la productivité aérienne est étudiée en détail dans toutes les strates; la productivité souterraine, jusqu'ici estimée, sera mesurée dans les prochaines années, de même d'ailleurs que la photosynthèse et la productivité brute.

Lossaint et Rapp présentent un programme assez voisin (CEPE) pour la chênaie d'Yeuse méditerrané-

enne; deux forêts de *Quercus ilex* établies sur calcaire karstiques dans la région de Montpellier ont été comparées, en ce qui concerne la matière organique, la productivité primaire et le cycle des éléments biogènes, à une pinède plantée de *Pinus halepensis* et à une garrigue de dégradation à *Quercus coccifera* établies sur le même type de sol.

Une des contributions du Royaume-Uni au PBI est l'étude du bilan énergétique dans la forêt de Meathop, dans le nord-ouest de l'Angleterre (chênaie caducifoliée mélangée sur taillis de *Corylus*, sur sol calcaire peu profond); cette étude implique la participation d'environ 30 chercheurs. Le bilan, encore provisoire mais déjà bien élaboré, est présenté par Satchell. Une particularité de ce programme est l'étude détaillée des niveaux de consommation et de décomposition, principalement en ce qui concerne les populations animales.

Pour d'autres groupes, il apparaît que leurs recherches ont commencé bien après 1964; certains mêmes n'en sont qu'à leurs débuts, c'est-à-dire que leurs protagonistes définissent ce qu'est ou ce que sera leur programme plutôt que d'exposer des résultats. Cela implique que, pour atteindre les objectifs qu'il s'est fixé, le PBI devra être poursuivi pendant de nombreuses années encore.

Van Den Drift expose le projet Meerdink du PBI hollandais; à partir de 1967, un ensemble de recherches a été mis en train par le Soil Biology Department de l'Institute for Biological Field Research sur la production et la décomposition de la matière organique dans une vieille forêt de chênes âgée de 135 ans, Meerdink, à Winterswijk.

Le but de cette étude est d'avoir un aperçu sur la productivité annuelle des arbres et de la végétation au sol, de rechercher quelle partie de cette productivité et de la production des années précédentes est fournie au sol, quelle partie de la matière organique du sol est décomposée et quelles sont les parts respectives de la pédofaune et de la microflore dans cette décomposition.

Un plan du programme en cours est donné en détail.

Jurko décrit en détail le projet Bab, qui se poursuit en Slovaquie avec la collaboration de très nombreux chercheurs, dont on donne la liste en précisant leur spécialité.

La forêt de Bab est un *Querceto-Carpinetum* à *Quercus petraea* et *Carpinus betulus*, riche en *Quercus cerris*, *Quercus robur* et *Acer campestre*, avec strate au sol de *Melica uniflora*, *Asperula odorata* et *Dactylis aschersoniana*.

On étudie en détail sa productivité primaire et les facteurs et processus dont celle-ci dépend; la productivité secondaire au niveau des animaux fait l'objet de recherches approfondies d'une équipe très complète de zoologistes.

Ellenberg résume le projet Solling du PBI allemand; il sera étudié en détail sur le lieu même des recherches, lors d'une excursion, accompagnée de discussion sur le terrain et de séance de travail, qui suivra immédiatement la réunion de Bruxelles.

Duvigneaud expose le programme PBI/PT belge, qui vient à peine de débiter. Calqué sur le projet Solling, mais disposant de moyens réduits, ce programme se propose de comparer la productivité, le cycle des éléments chimiques, le cycle de la litière dans quatre types d'écosystème situés à Mirwart, dans les Ardennes: *Fagetum* à *Festuca sylvatica* et plantation contiguë de *Picea abies* sur sol brun acide, prairie à *Festuca rubra*, marécage à *Filipendula*.

Auerbach a fourni, après la réunion de Bruxelles, le plan détaillé et l'organigramme du Deciduous Biome Program du PBI américain. Organisé dans la région orientale, la plus peuplée des États-Unis, ce programme a pour but, en évaluant l'impact des activités humaines sur les complexes d'écosystèmes régionaux, de déterminer les bases scientifiques de l'aménagement des ressources et de l'utilisation à long terme des terres et des eaux; ainsi il sera possible de conserver ou d'améliorer la qualité de l'environnement, ou, en sens inverse, de prédire et de mesurer la dégradation que subira l'environnement sous la pression d'une population humaine en expansion.

Les objectifs du programme "Biome" sont nombreux et se rattachent au programme initial du PBI (*IBP News*, 2 et 9): élucidation de la productivité, du cycle des bioéléments, du flux d'énergie et autres paramètres, par des études intégrées dans des milieux terrestres et aquatiques choisis, où seront déterminés, en outre, la cinétique des chaînes trophiques, le rôle fonctionnel des animaux et des micro-organismes, les vitesses et l'efficacité comparées des cycles biogéochimiques pour des écosystèmes forestiers, agricoles et aquatiques; compréhension de l'influence des écosystèmes terrestres sur la qualité de l'eau et la production biologique des écosystèmes aquatiques; analyse de la productivité des paysages importants aménagés ou non aménagés; évaluation de l'efficacité actuelle et potentielle d'écosystèmes naturels comparée à celle d'écosystèmes aménagés, pour l'utilisation et la conversion de l'énergie solaire.

L'analyse des systèmes et la réalisation de modèles mathématiques se feront à tous les niveaux du programme, qui durera au minimum 5 ans dans 5 centres qui peuvent disposer de larges pools de chercheurs spécialisés dans l'étude de l'environnement: Oak Ridge, lac Wingra, lac George, Coweeta, forêt de Duke.

Les sites choisis seront des paysages entiers formés d'une mosaïque d'écosystèmes le plus souvent terrestres et aquatiques, où les rapports terre-eau pourront être étudiés.

Le programme est organisé de manière à assurer l'intégration des recherches, dont l'avenir dépendra des résultats obtenus et de l'esprit de coopération des chercheurs et des institutions. C'est ainsi que le programme sera coordonné par un directeur (Auerbach), assisté d'un directeur adjoint et de coordinateurs au niveau de chacun des sites. Les équipes de recherche seront mobiles. Un Biome Modeling Committee guidera la synthèse mathématique des résultats.

LA COLLABORATION NÉCESSAIRE

Dans toutes les réunions, dans toutes les discussions, qu'elles s'effectuent en petits comités ou devant une large assemblée, un thème revient inlassablement: la collaboration et la façon de l'assurer.

Il y a d'abord la collaboration entre grands organismes internationaux. Voici ce que disent, à la fin de la réunion de Bruxelles, les délégués de la FAO et de l'UNESCO:

ANDERSON (FAO). Le Département des forêts de la FAO s'intéresse vivement aux travaux de recherche fondamentale qu'effectue la section PT du PBI et estime qu'une meilleure connaissance des rapports entre la productivité primaire et la production forestière sera utile tant pour la recherche fondamentale que pour les activités pratiques et la recherche appliquée. Nous souhaitons surtout savoir comment l'homme peut agir sur une situation forestière pour obtenir certains résultats déterminés en matière de production de bois et autres produits ou services. La qualité du bois d'œuvre est de ce point de vue un élément très important, dont il n'est pas tenu compte, en revanche, dans les recherches sur la productivité primaire. Tous les chiffres qui se rapportent en fait à la productivité primaire devraient être accompagnés d'une description détaillée de la situation forestière.

Au cours de réunions qui se sont tenues récemment à Rome et qui ont rassemblé de hauts fonctionnaires du PBI et des représentants de division de la FAO, il a été suggéré d'organiser en 1972 une réunion sur la productivité et la production forestières dans les régions tropicales. Cette réunion permettrait de confronter les points de vue et les objectifs des biologistes et des spécialistes de la sylviculture et de la gestion et grouperait des représentants de la FAO, du PBI et de l'IUFRO.

BUDOWSKY (Unesco). L'initiative dont a parlé M. Anderson, du Département des forêts de la FAO, mérite tout notre appui, en particulier parce qu'elle permettra d'établir un lien entre la science fondamentale et les sciences forestières appliquées. Cette initiative concorde en outre parfaitement avec le programme intergouvernemental interdisciplinaire à long terme dont la Conférence sur les bases scientifiques de l'utilisation rationnelle et de la conservation des ressources de la biosphère a recommandé l'exécution par les divers pays avec l'appui d'institutions internationales.

Je saisis aussi cette occasion pour suggérer que ceux d'entre vous qui feront partie des groupes de travail la semaine prochaine veillent à ce qu'il soit proposé d'incorporer dans ce programme certains des points étudiés qui se prêteront à une telle inclusion.

Il y a d'autre part la collaboration internationale, au niveau des divers comités ou sous-comités nationaux, et la difficulté (souvent d'ordre financier) de constituer des équipes internationales de chercheurs, surtout

pour la réalisation du programme dans les régions tropicales; heureusement on peut noter certaines exceptions, comme le projet de collaboration nippo-anglo-malais dans l'étude d'une forêt équatoriale en Asie du Sud-Est (programme PT/PF de la Malaisie).

Certaines difficultés reposent sur un manque d'informations. Un exemple en est donné par Alvim, qui lance l'invitation suivante:

"En ma qualité de coordinateur du Sous-Comité PP/PT du PBI au Brésil, je voudrais revenir sur ce que M. Lieth vient de dire au sujet de certaines difficultés rencontrées lorsqu'il s'agit d'obtenir des concours pour des travaux dans les régions tropicales. Je puis assurer tous les participants à la présente réunion que les institutions de recherche brésiliennes sont toutes prêtes à collaborer aux recherches effectuées dans les régions tropicales du Brésil. Comme l'indiquent les publications du PBI, des scientifiques brésiliens ont entrepris quelques projets. Nous reconnaissons cependant que le besoin d'une coopération internationale se fait vivement sentir dans plusieurs branches de la recherche. Je tiens à souligner que chez nous cette collaboration sera la bienvenue. Si l'un des spécialistes qui participent au présent colloque souhaite faire des travaux dans les régions tropicales du Brésil, je lui demande de bien vouloir se mettre en rapport avec moi, et je serai très heureux de prendre les dispositions nécessaires pour lui assurer un séjour profitable dans mon pays, que ce soit dans la région amazonienne (Blem, Manaus, Santarem) ou dans la zone tropicale de l'État de Bahia, où il existe maintenant un centre très moderne de recherches agricoles dont je suis le directeur. Mon adresse est la suivante: Centro de Pesquisas do Cacau, Itabuna, Bahia (Brésil)."

Il y a aussi la collaboration entre chercheurs de la même discipline ou de disciplines différentes au niveau national ou international.

De nombreux participants se sont plaints de l'insuffisance de cette collaboration et ont attribué cet état de choses à une mauvaise organisation de la direction du PBI et du sous-comité PT.

Réunis à Solling (République fédérale d'Allemagne), à l'issue du colloque de Bruxelles, un certain nombre de chercheurs de divers programmes européens ont tenu à faire la déclaration suivante:

"Il existe, en Europe, un réseau de groupes de recherches de sites forestiers correspondants où se poursuivent des programmes qui, par l'emploi de méthodes identiques, doivent permettre une interprétation homogène des résultats ainsi que leur comparaison. Ces programmes impliquent le plus souvent des dépenses financières importantes; afin d'en obtenir le maximum de rendement, il s'agit de promouvoir une collaboration étroite et pratique entre les divers groupes de recherches en les rassemblant dans un collectif indépendant de projets intégrés.

“C’est pourquoi les membres de ces groupes participant au congrès qui s’est tenu à Bruxelles et à Solling proposent la signature d’une convention les unissant et dont le but serait donc de mettre en accord les méthodes de recherches et d’échanger et comparer les résultats obtenus, sous toutes formes appropriées, suivant les objectifs et l’esprit du Programme biologique international.”

Le texte de la convention mérite d’être rappelé ici:

CONVENTION

La présente convention vise à réunir, dans une collaboration scientifique étroite, les groupes de recherches européens qui étudient la productivité primaire et secondaire et les processus de production de l’écosystème forêt.

Cette collaboration a pour but d’uniformiser les méthodes et de confronter et comparer les résultats obtenus.

Toutes les formes de collaboration sont envisagées, y compris l’échange de spécialistes.

La convention vise à promouvoir des méthodes susceptibles d’être utilisées par tous les groupes de recherches contractants, compte tenu de leur équipement technique et de leur potentiel humain, afin de favoriser la synthèse des résultats, aussi bien pour chaque projet que pour l’ensemble des recherches poursuivies en Europe.

Pour atteindre les buts ainsi fixés, il peut être nécessaire d’organiser des colloques internes au collectif de recherches, réunis sur proposition d’une ou plusieurs des parties contractantes.

Afin d’accroître la collaboration, des groupes de travail restreints peuvent être créés, destinés à étudier certains problèmes particuliers que peut poser l’écosystème forêt.

Le siège du comité de coordination de la convention est situé à Bruxelles.

La signature de la convention ne limite aucunement le pouvoir qu’ont les contractants d’établir d’autres collaborations pour l’étude de l’écosystème forêt.

La convention prend cours le jour de sa signature par les parties contractantes et son dépôt au siège central, à Bruxelles.

La convention est rédigée en français et en anglais.

LES DIVERS NIVEAUX DU PROGRAMME

Un autre thème qui imprègne les discussions (voir notamment les discussions autour de l’édaphologie) est le niveau auquel le programme doit être réalisé: superficiel ou approfondi, minimal ou maximal, ou intermédiaire.

Le problème a été examiné sous tous ses aspects dans les discussions de Mount Lecompte, et il est utile de

donner ici les conclusions de nombreux échanges de vues qui se firent souvent tard dans la nuit autour d’un feu de bois.

Dans les documents et au cours des débats des réunions de travail, il a été question de diverses façons d’appliquer les principes directeurs, élaborés au cours de la réunion de Bruxelles en 1963 (*IBP news*, 2 et 9) et généralement admis, à de nouveaux projets limités ainsi qu’à des programmes plus complexes. La notion, proposée par le professeur Ellenberg, d’un programme minimal axé sur des données importantes pour les uns comme pour les autres, peut probablement se traduire maintenant par une sélection plus précise des techniques éprouvées au cours de la phase I du PBI et de la première année de la phase II. Les participants sont tombés d’accord pour penser qu’il valait mieux éviter les connotations du terme “minimum” et ont suggéré l’emploi de l’expression “niveau A” pour qualifier ces travaux de base du programme PT. Les projets du niveau A peuvent acquérir, pendant les années d’exécution du PBI, les caractéristiques correspondant aux critères retenus pour classement aux niveaux B ou C.

Des mesures phénologiques et autres mesures structurales permettront à de nombreux pays en voie de développement de participer au réseau d’études du PBI et d’en tirer profit. Les observations de la première année ou les connaissances existantes permettront de noter la chronologie: (a) des changements de la biomasse; (b) des pertes dues à la mort ou à la chute d’organes végétaux ou animaux, appelés “rejecta” à la réunion de Varsovie; (c) de la récolte par l’homme, le cas échéant, (d) de la consommation ou de la détérioration de certains organismes par d’autres. Ainsi, au titre des programmes de niveau A, on pourra étudier par échantillonnage les taux de transfert ainsi que les quantités au moins de certaines parties de la production primaire nette (feuillage vert, organes de reproduction et branches tombées) qui ne sont pas mangées. Les connaissances acquises la première année quant à la chronologie des événements critiques devraient aider à choisir les moments les plus significatifs pour procéder, pendant la deuxième et la troisième année, à l’échantillonnage d’éléments importants de la biomasse végétale et animale vivante et à l’étude de leurs changements. Pendant ces années, il faudrait faire toutes les mesures possibles des pertes de matière organique vivante entre deux périodes d’échantillonnage, en déterminant la destination de celle-ci.

Aux mêmes étapes critiques (et à certaines étapes de transition), on fera des mesures plus détaillées, dans les études du niveau B, de la croissance des feuilles et des rameaux, de l’augmentation du diamètre des arbres et de la récolte de biomasse totale. Il est également suggéré de diviser en catégories homogènes et de calculer le poids sec des espèces importantes et de leurs parties, d’identifier les “groupes divers” et de faire certaines analyses chimiques. Les “groupes” devraient être constitués de manière à correspondre à des itinéraires de transfert distincts: par exemple, phyllophages et animaux suceurs;

mangeurs d'écorces et xylophages; agents de pollinisation; animaux qui se nourrissent de la litière et principaux groupes microbiens (champignons, bactéries). On s'efforcera de déterminer le pourcentage et le total des quantités consommées, ainsi que l'ensemble des effets pendant l'année ou les années étudiées, des prédateurs, des omnivores (et des "diversivores") et des parasites importants de tous ces groupes. Il conviendra d'établir des corrélations entre, d'une part, les moments où se produisent des changements de l'alimentation ou des détériorations et, d'autre part, les modes de comportement, les ressources en aliments, les relevés météorologiques et d'autres phénomènes particuliers que des observateurs locaux attentifs doivent noter au jour le jour.

Les études des niveaux A et B apporteront donc de nombreuses réponses aux questions sur "ce que sont les écosystèmes" et sur "ce qu'ils font"; mais elles soulèveront peut-être autant de problèmes au sujet de leur régulation. Comme il faudra davantage de matériel et de personnel pour les stations ou pour les équipes qui cherchent à aborder ces questions sous un angle nouveau, les études de niveau C seront moins nombreuses. Elles devraient cependant se faire en liaison avec les réseaux de stations A et B, afin que celles-ci contribuent aussi dans une large mesure à la solution de ces problèmes. Des études faites à tous les niveaux et dans toutes les régions aideront à déterminer les diverses utilisations possibles des écosystèmes et les critères de choix de la ligne de conduite à adopter en vue de leur exploitation.

Pour bien des raisons, la réalisation des projets et le développement de sites par des travaux des niveaux A, B et C progresseront à des rythmes ou à des degrés d'intensité différents. Les ressources en spécialistes de la science des systèmes, en ordinateurs et en programmeurs sont particulièrement inégales. C'est pourquoi l'essai de modèles et les décisions concernant la régulation des écosystèmes, en recourant à des informations provenant de toutes les sources possibles du PBI, devront aboutir à une meilleure coordination des projets de collecte des données dans de nombreux pays. On a débattu de l'utilisation des ordinateurs pour le stockage et la restitution des données. Les participants américains ont offert d'aider à obtenir des services d'ordinateur ainsi que plusieurs programmes d'échange d'informations disponibles; mais, pour le reste, ils ont préféré attendre le résultat des réunions prévues au Japon, en Union soviétique et en Scandinavie.

Certaines données, plutôt à l'état brut (c'est-à-dire dont les erreurs ont été corrigées, mais qui n'ont pas été modifiées par des transformations et des calculs de moyennes), devraient être conservées à proximité de leur source. Les répertoires des endroits où l'on peut les obtenir et des autres condensés qui en ont été faits devraient être tenus à jour par le personnel national ou les spécialistes des biomes, au profit des chercheurs eux-mêmes, des consultants spécialistes des biomes et des coordinateurs internationaux. Des centres nationaux et

internationaux d'information devraient présenter sous forme condensée des informations, y compris des coefficients de modèles descriptifs, explicatifs ou opérationnels.

Une idée à retenir est la proposition faite par Lieth que l'on procède à des études phénologiques avec la collaboration d'observateurs bénévoles dans tous les pays. Il s'agit là d'un programme typiquement minimal, mais dont les résultats seraient fort utiles, et qui aurait aussi pour effet de développer l'esprit écologique au sein des populations.

MODÈLES MATHÉMATIQUES

Un thème particulièrement discuté à Gatlinburg et à Mount Lecompte, mais qui devient de plus en plus important et a été développé à Bruxelles par Witkamp et Lieth, est celui de l'organisation des résultats en modèles susceptibles d'un traitement mathématique par ordinateur.

Voici les conclusions de Gatlinburg:

Beaucoup de travaux ont déjà été consacrés à la description quantitative de la répartition, à un moment donné, des divers éléments constitutifs entre les composants des "pools" d'écosystèmes. On a également examiné l'importance des flux d'entrée et de sortie d'un système dans son ensemble (en agriculture et en sylviculture notamment). Pour le PBI, il faudrait sans tarder mesurer directement le plus grand nombre possible de taux ou de coefficients de transfert de la matière sèche, du carbone, de l'énergie, de l'azote, du phosphore, etc., pour toutes les combinaisons intéressantes de sources et de destinations des échanges à l'intérieur du système. Parmi les variables d'état importantes figurent des quantités objectivement mesurables de ce genre, des variables économiques (liées à l'offre et à la demande dans la société considérée et d'autres paramètres (diversité, présence d'espèces rares ou de sujets vénérables) qui viennent s'ajouter aux critères scientifiques, éducatifs et même esthétiques permettant d'apprécier l'intérêt d'un écosystème, aux fins de conservation par exemple.

L'expérience générale et les impératifs de la cohérence interne des données et des hypothèses de modèles suggèrent que les modèles d'un "état d'équilibre" peuvent fournir d'assez bonnes approximations préalables dans certains cas, mais non dans d'autres. Le groupe de travail recommande qu'on s'intéresse aux états de déséquilibre (c'est-à-dire aux situations transitoires) de rajustement auxquels on peut s'attendre lorsque le flux d'entrée reste constant ou varie saisonnièrement, et aux coefficients constants d'échanges internes. Il faudra sans doute aussi faire intervenir des coefficients variables dans des modèles réalistes que des chercheurs spécialisés en biologie et en mathématiques devront étudier de façon suivie. L'aptitude à prévoir les changements des écosystèmes, à interpréter leurs causes et à les maîtriser

donnera la mesure de notre connaissance scientifique des écosystèmes et justifiera auprès du public le développement de la recherche écologique.

En ce qui concerne le côté physiologique de l'établissement des modèles, la division taxonomique et morphologique des composants de l'écosystème peut s'avérer inadéquate. Il faudra peut-être bientôt envisager une autre division par des éléments fonctionnels (organes de photosynthèse, éléments structuraux et réserves des plantes, phases du développement des animaux). Les chercheurs sur le terrain devraient prévoir et suggérer des ajustements (par exemple en ce qui concerne la chlorophylle de l'écorce, ou une meilleure détermination des rapports âge-poids chez les vertébrés et les invertébrés).

L'interaction de ces éléments fonctionnels a été étudiée de façon plus approfondie pour les écosystèmes des cultures et les plantations d'une seule essence d'arbres que pour les écosystèmes mixtes. Pour exprimer ces interrelations sous forme mathématique, il faudra exploiter les progrès récents en matière d'analyse des systèmes, d'établissement de modèles et de simulation par ordinateur. Ces techniques paraissent particulièrement utiles pour la reconstitution du comportement et de la sensibilité d'un système considéré dans son ensemble, à partir des connaissances et des hypothèses relatives à ses principaux composants et aux facteurs dont ils dépendent.

Les modèles semblent devoir connaître le développement le plus rapide et le plus poussé dans les programmes du niveau C, où l'on disposera du maximum d'observations et de résultats d'expérimentation. Toutefois, les sites étudiés aux niveaux A et B fourniront de précieuses occasions de vérifier la portée et la généralité de certains modèles. Il conviendrait donc de développer les contacts qui pourraient aider à rassembler les données selon des modes utiles à ces diverses fins.

EN GUISE DE CONCLUSION: LA RÉOLUTION DE TOKYO

Nécessité de choisir entre un programme maximal ou minimal suivant les circonstances et les régions, connaissance encore mal établie en ce qui concerne la matière d'un programme maximal ou minimal, interprétation encore hésitante des facteurs de productivité à rechercher dans le climatope et l'édaphotope, ignorance quasi totale des écosystèmes des régions tropicales et équatoriales, autant de leitmotiv qui reviennent constamment chez les participants, qui déplorent l'insuffisance de collaboration au niveau national comme au niveau international.

Toutes les propositions faites au colloque cadrent parfaitement avec les résolutions prises à Gatlinburg et à Tokyo.

Il semble que les résolutions de Tokyo résument bien la situation et se passent de commentaires.

"Réunis à Kyoto le 20 août 1968, les représentants japonais de la section PT et les invités du Programme biologique international ont constaté à l'unanimité la nécessité urgente d'établir un réseau, coordonné à l'échelon international, de programmes de base sur la productivité pour toutes les zones de la biosphère. Les participants à cette réunion libre ont souligné les mesures qui s'imposent, notamment pour qu'on se préoccupe davantage des régions chaudes. Les régions tempérées chaudes et tropicales sont potentiellement les plus productives en végétaux et en animaux et en ce qui concerne la satisfaction de nombreux besoins humains. Or ces régions répondent très inégalement à ces promesses, et les raisons écologiques de cet état de choses sont très imparfaitement connues.

"1. A l'échelon international, il faudrait maintenant, en particulier, prendre des mesures précises en vue de la constitution et du financement d'équipes internationales. (a) Certaines feront progresser des travaux en commun, analogues à ceux dont les Japonais ont prouvé la possibilité en Thaïlande, ou que plusieurs pays organisent en Malaisie et dans des régions d'Asie qui coopèrent au PBI. (b) Ces équipes, et d'autres, sont également indispensables auprès des responsables d'autres programmes (quelques semaines de séjour dans chaque cas), afin de participer à un "noyau" uniforme de recherches du PBI (*IBP news*, 9, notamment p. 9-11 et 15) et de donner des avis sur les activités continues entreprises pour répondre aux besoins locaux ou mondiaux.

"Pour faciliter la tâche de ces équipes et la coordination d'ensemble, les participants à la réunion de Kyoto ont approuvé la préparation d'un ouvrage relatif aux techniques simples préférées pour l'étude des forêts ainsi que des écosystèmes voisins d'herbages ou de cultures, compte tenu des manuels existants et de l'expérience la plus récente acquise au titre du PBI. Il a été suggéré que les auteurs en soient MM. Duvigneaud, président PT Écosystèmes forestiers, Kira et Ellenberg. L'expérience japonaise a confirmé que les programmes qualifiés de "niveau A" à Gatlinburg et de "mini-minimums" au Japon porteraient nécessairement sur la production primaire surtout.

"Néanmoins, M. Ono et d'autres participants ont également parlé du progrès important et des essais des méthodes, notamment pour l'étude de la production secondaire. Les professeurs Morisita et Shidei ont été chargés de la mise au point rédactionnelle des contributions japonaises, y compris celles qui se présentent sous la forme proposée dans l'annexe B des Actes de la réunion de Gatlinburg. Les suggestions de ce genre, en provenance de tous les pays, devront être envoyées à l'adresse suivante: Woodlands PT-cochairman David Reichle, Box X, Oak Ridge, Tennessee 37830 (États-Unis d'Amérique).

"2. Aux réunions tenues au Japon et dans le Tennessee, on n'a pas reconnu formellement un caractère international aux sites et centres. Il est ressorti des débats qu'un complément d'information sur les sites et les recherches faciliterait une désignation plus rapide de

ces lieux, selon les critères suggérés depuis longtemps par Stanley Cain dans une note du SCIBP:

“(a) En adoptant une politique libérale d’homologation, le Sous-Comité PT pourrait aider beaucoup de pays en voie de développement à rassembler les ressources locales et à attirer des chercheurs étrangers en vue de l’exécution de recherches qui devraient satisfaire au moins aux normes des méthodes de base du PBI (niveau A). Le Sous-Comité se chargerait de réexaminer les listes établies et de faire connaître le calendrier des travaux et leur état d’avancement.

“(b) Des résultats particulièrement intéressants et une avance incontestable dans de nombreuses disciplines (de préférence en associant les programmes de plusieurs sections du PBI et avec le concours de plusieurs pays) devraient permettre de déterminer, pour les principaux types (ou groupes) d’écosystèmes du monde, ceux des ‘grands domaines d’études’ du PBI (dont certains englobent plusieurs sites) qui méritent une désignation spéciale du SCIBP.

“3. A l’échelon international, des centres d’information devront mettre au point des moyens d’accélérer la

mise à jour et la diffusion des rapports d’activité que nécessitent toutes les mesures ci-dessus de coordination et d’équilibre du plan du PBI. Les spécialistes de passage au Japon ont été favorablement impressionnés par l’efficacité administrative et l’abondance des échanges de données. Les communications semblent très nombreuses et sont rapidement publiées. Lorsque d’autres chercheurs procèdent à une nouvelle synthèse et à une élaboration de ses données, le prestige d’un auteur s’en trouve non pas diminué mais accru. Dans plus d’un endroit, l’application des mathématiques à l’écologie est fort avancée, mais pour certains travaux, elle est freinée par le manque de services d’ordinateurs. Les noms de MM. Shinozaki et Satoo ont été avancés dès le début comme représentants du Japon pour coordonner la théorie et les données correspondantes auprès des centres d’information d’autres pays. MM. Iwaki et Olson ont été priés de collaborer avec eux, ainsi que d’obtenir les commentaires des personnes compétentes de l’URSS et d’autres pays sur les rapports des réunions tenues à Gatlingburg et au Japon et d’effectuer des essais pratiques d’échanges internationaux d’information fondés sur l’emploi d’ordinateurs.”

Summary

Summary of the symposium, remarks and conclusions
(P. Duvigneaud)

The papers and discussions at the symposium made it very clear that research on the biological productivity of forest ecosystems is still in its infancy and that in this domain at least the IBP will have been only a preparatory phase, though an essential one for later advances.

Thus the study of forest ecoclimates, which are the starting point for all the processes leading up to biological production, is often regarded as marginal by researchers on primary and secondary productivity and this neglect must undoubtedly be remedied in the future, at least for the “maximum” programmes.

In edaphology, on the other hand, a great deal of research has been done. However, it emerges that little success has been achieved in identifying those characteristics of forest soils which give the level of their fertility and which really control forest productivity.

We are beginning to have a very rough idea of the net primary biological productivity of forest ecosystems at least for some regions. Indeed, the mass of data on economic productivity collected over past decades can be converted into data on biological productivity with the help of a few equations bringing in the contributions of the trees’ branches, roots and leaves.

We can go on from this to an initial global estimate of the net primary productivity of the world’s forests

(77×10^9 t), which would seem to be much greater than that of the other land-based ecosystems (32×10^9 t) and even of the ocean systems (55×10^9 t). This is enough to demonstrate the primary importance of forests in the biosphere.

A start is being made on the study of forest ecosystems’ gross productivity with the help of extremely advanced techniques developed in the Federal Republic of Germany and the United States of America, making it possible, for instance, to put before the Symposium figures for a German beech wood (*Fagetum*) over a complete year.

A variety of subjects with a bearing on secondary productivity was touched on:

The bodymass/ha of the forest vertebrates is very low, although they play an important part at the ecosystem level.

There is already an abundance of studies of pests, which can reduce primary productivity considerably. The biomass of the larvae of *Lepidoptera* (caterpillars) and the weight of material destroyed have been the subject of numerous quantitative measurements, of which the essential features were described by various participants.

There has been much research on the soil flora and soil fauna which effect the turnover of organic material, from the point of view both of the food chains and of the decomposition or transformation processes.

A start is being made on the study of the regional distribution of the phenomena according to the major world climatic zones.

The use of labelled elements has enabled the Oak Ridge school to carry its investigations exceptionally far.

The mineral element cycles in forest ecosystems can be studied under two aspects, that of the internal biological cycle, and that of the external geochemical cycle. As regards the internal cycle, over and above the very advanced work of the Soviet school, a certain number of complete cycles are available, for France, Belgium, United States of America, New Zealand, and Japan. This is quite inadequate for an attempt at a valid synthesis, but it offers promise for the future none the less. Study of the external cycle demands much more costly equipment and little research of any depth has been done outside the United States, where the basis is the drainage basin. The results obtained show that the geochemical cycle has a much lower intensity than the biological cycle.

The importance of the mathematical study of the functioning of ecosystems was stressed once again, but little progress has been made beyond the stage of theoretical discussion.

In the first place, there is a lack of models which would allow computers to be used to provide a better understanding of the production possibilities of an ecosystem. In the second, the list of data to be secured to permit of the construction of such models is still lacking. This vicious circle will have to be broken as soon as possible.

The problem of preparing forest productivity maps, given a comprehensive character by mapping the individual productivity factors simultaneously, was broached, but what emerged was that global integrated mapping had barely made a start and that a meeting should be arranged on this important problem.

One of the chief aims of the PT section of the IBP is to carry out integrated projects consisting in the study on selected sites of all the matters discussed in earlier pages and to compare the results secured in different parts of the world. It is evident that, after six years of the IBP, in most cases things are still only in the initial phases. However, two integrated projects are sufficiently

advanced to serve as models: the CNEG's project at Virelles in Belgium and the Meathop project in the north of England, for which the United Kingdom National Committee of the IBP is responsible, both projects being concerned with mixed oak woods on compact calcareous soil. The French PBI Rouquet project, for the study of holly-oak (*Quercus ilex*) woodlands near Montpellier is nearing completion. The Federal Republic of Germany IBP Solling project, (combination of *Fagetum*, *Piceetum*, and cultivated *Zea* against *Lolium* meadow on the same type of parent rock) started late but is progressing very rapidly, as some forty participants saw for themselves when they were taken on an excursion to Solling at the close of the Brussels Symposium. The Báb project, which the Czechoslovak National Committee for the IBP is conducting in a mixed oakwood near Brno, is coming on rapidly too.

The inescapable fact is that the principal lack, as regards the rapid and needful advancement of research on biological productivity is co-operation at national and international levels alike. The way to bring about this collaboration is well known, but the material means are lacking.

Arising out of this, some fifteen pluridisciplinary teams signed a convention stressing the need and desire for collaboration and detailing the means of achieving it.

Auerbach produced the detailed plan and organigram of the American Deciduous Biome Programme. The programme is designed with an eye to maximizing the collaboration between researchers and the co-ordination of the researches and might well be taken as a pattern for all.

Another important point was the difficulty of organizing a programme in developing countries. But the lack of data on forest productivity for vast regions, principally tropical and equatorial, made success with the world programme a vain hope. Hence the need to arrange a minimum programme for these regions, to be carried out by itinerant international teams acting in collaboration with regional teams.

A programme of phenological observations, which would be easy to carry out and not very costly, would not only present enormous interest but would serve to introduce the populations concerned to the important problems of the environment.

List of participants¹ / Liste des participants²

- ADJANOHOUN, E., professeur de botanique à l'Université d'Abidjan, boîte postale 4322, Abidjan (Côte-d'Ivoire).
- ALVIM, P. de Tarso, PBI, Ceplac, Itabuna, Bahia (Brésil).
- AMBROES, P., M^{lle}, Laboratoire de botanique systématique et d'écologie, Université libre de Bruxelles, 28, avenue Paul-Héger, 1050 Bruxelles (Belgique).
- ANDERSEN, M., Division des forêts et industries forestières, FAO, Via delle Terme di Caracalla, Roma, (Italie).
- ANDERSSON, F. Department of Plant Ecology, O. Vallgatan 14, S 22361 Lund (Sweden).
- ATHIAS, C., M^{me}, Laboratoire de la faune du sol, 7, rue Sully, 21 Dijon (France).
- *AUERBACH, S. I., Ecological Sciences Division, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee (United States of America).
- AUSSENAC, G., 14, rue Girardet, CNRF, Station de sylviculture et production, 54 Nancy (France).
- BALCELLS, E. R., Centreo pirenaico de biología experimental, apartado 64, Jaca (Huesca), Egipcias, 15-Barcelona (Espagne).
- BALDY, C., Station centrale de bioclimatologie, INRA, route de Saint-Cyr, 78 Versailles (France).
- BARRETT, W. H., Instituto de Botanica (INTA), Castelar, Prov. Buenos Aires (Argentine).
- *BAZILEVICH, N. I., Dokuchaev Soil Institute, Moscow (U.S.S.R.).
- BERTHET, P., Institut de zoologie, 59, rue de Namur, Louvain (Belgique).
- BISKUPSKY, V., Institut de recherches forestières, Vyskumny ustav lesneko hospodarstva, Bratislava, Michalska 24/II (Tchécoslovaquie).
- BORDERIE, R., 40, rue de la République, 30 Nîmes (France).
- *BORMANN, F. H., School of Forestry, Yale University, New Haven, Conn. (United States of America).
- BØRSET, Ola, Agricultural College of Norway (Professor of Silviculture), 1432, Vollebekk (Norway).
- BOUCHE, M., chargé de recherches, Station de recherches sur la faune du sol, Laboratoire de la faune du sol, 7, rue Sully, 21 Dijon (France).
- BOUCHON, M., Station de sylviculture, Recherches forestières, 14, rue Girardet, 54 Nancy (France).
- BOURDEAU, Ph., chef du Service de biologie, Euratom, Ispra (Italie).
- BRUNO, F., Istituto Botanico, Città Universitaria, 00185 Roma (Italie).
- BUDOWSKI, G., Division des recherches relatives aux ressources naturelles, Unesco, place de Fontenoy, 75 Paris-7^e (France).
- CHARLES, P. J., INRA, Station de recherches de lutte biologique et de biocénologie, La Minière, 78 Versailles (France).
- DAMM, V., Naturhistorisk Museum, 8000 Aarhus C. (Danemark).
- DELVAUX, J., Station de recherches des eaux et forêts, 1990 Gronendael-Hoeilaert (Belgique).
- DENAEYER - DE SMET, S., Laboratoire de botanique systématique et d'écologie, Université libre de Bruxelles, 28, avenue Paul-Héger, 1050 Bruxelles (Belgique).
- DESIERE, M., Laboratoire de zoologie, Université de Liège, quai Van-Beneden, Liège (Belgique).
- DILMY, A., Director emeritus Herbarium Bogoriense, Djl. H. Djuanda 18, Bogor (Indonesie).
- DROSTE ZU HÜLSHOFF, von, Institut für Forstliche Ertragskunde der Forstlichen Forschungsanstalt, 8000 München (République fédérale d'Allemagne).
- *DROZDOV, A. V., Geographical Institute, Academy of Sciences of the U.S.S.R., Moscow.
- DUVIGNEAUD, P., professeur, directeur du Laboratoire de botanique systématique et d'écologie, Université libre de Bruxelles, 28, avenue Paul-Héger, 1050 Bruxelles (Belgique).
- DYLIS, M., Laboratoire de biocénologie, 16, rue Goubkine, bâtiment 2, Moscou W 333 (URSS).
- ECKARDT, F. E., CNRS, boîte postale 1018, Montpellier (France).
- EGRE, D., La Maison de la forêt, 17, rue Esprit-des-Lois, Bordeaux (France).
- ELLENBERG, H., Institut für Geobotanik, Untere Karspüle 2, Göttingen (République fédérale d'Allemagne).

1. Authors marked with an asterisk did not participate in the symposium, but have contributed a paper.
2. Les auteurs dont le nom est précédé d'un astérisque n'ont pas participé au colloque mais ont fourni une communication.

- EVENS, F., professeur, Rijksuniversitair Centrum, Middelheimlaan 1, Antwerpen (Belgique).
- FALKENHAGEN, Ingénieur agronome, Faculté des sciences agronomiques de Gembloux (Belgique).
- FERRY, D^r C., Laboratoire de zoologie, Faculté des sciences, boulevard Gabriel, 21 Dijon (France).
- *FISHER, D. W., U.S. Geological Survey, Washington, D.C. (United States of America).
- FOLSTER, D^r H., Institut für Bodenkunde und Waldernährung, 351 Mann.-Münden, Mitscherlichstrasse 3 (République fédérale d'Allemagne).
- FOUGEROUZE, INRA, Station de recherches de lutte biologique et de biocénétique, La Minière, 78 Versailles (France).
- FRILEUX, P., maître assistant, Laboratoire de botanique et de biologie végétale, Faculté des sciences de Rouen, 76 Mont-Saint-Aignan (France).
- FROCHOT, B., Laboratoire de zoologie, Faculté des sciences, boulevard Gabriel, 21 Dijon (France).
- FROMENT, A., Centre national d'écologie générale, 28, avenue Paul-Héger, 1050 Bruxelles (Belgique).
- GALIANO, E., Laboratoire de botanique, Faculté des sciences, Université de Séville, Séville (Espagne).
- GALOUX, A., Centre national d'écologie générale, 15, avenue Joli-Mai, Genval (Belgique).
- GILAROV, M. S., Institut de morphologie animale, 33, avenue Lénine, Moscou W-7 (URSS).
- GODRON, M., Centre d'études phytosociologiques et écologiques, boîte postale 1018, route de Mende, Montpellier (France).
- GOSSUIN, M^{lle}, 33, avenue Tijtgat, Bruxelles 15 (Belgique).
- GRISON, P., Station de recherches de lutte biologique et de biocénétique, 78 La Minière, Versailles (France).
- GRUOIS, J., 64 Chaussée (Jolimont), Haine Saint Paul, (Belgique).
- GUITTET, M., maître assistant, Laboratoire d'écologie végétale, bâtiment 431, Faculté des sciences, 91 Orsay (France).
- HADLEY, D^r M., Faculté de médecine, 45, rue des Saints-Pères, 75 Paris-6^e (France).
- HEIM, G., Centre d'études phytosociologiques et écologiques, boîte postale 1018, Montpellier (France).
- HERTZ, M^{lle} A., étudiante, Molslaboratoriet, 8443 Femmøller (Danemark).
- JENIK, J., Department of Botany, Caroline University, Prague 2, Benatska 2 (Czechoslovakia).
- JENSEN, T. F., étudiant, Naturhistorisk Museum, 8000 Aarhus C (Danemark).
- JURKO, A., Institut de botanique, Académie des sciences slovaque, Sienkiewiczova 1, Bratislava (Tchécoslovaquie).
- KESTEMONT, P., stagiaire de recherche FNRS, Laboratoire de botanique systématique et d'écologie, Université libre de Bruxelles, 28, avenue Paul-Héger, 1050 Bruxelles (Belgique).
- KIRA, T., Department of Biology, Faculty of Science, Osaka University, Sugimoto cho sumiyoshi ku, Osaka (Japan).
- KITAZAWA, Y., Biology Department, Tokyo Metropolitan University, Fukasawa Setagaya, Tokyo (Japan).
- KOCH, W., Forstbotanisches Institut, Amalienstrasse 52, München 13 (République fédérale d'Allemagne).
- KRECMER, D^r V., Vyskumny Ustav Lesniho Hospodarstvi a myslivosti, Zbraslav n. Vlt., Strnady 167 (Tchécoslovaquie).
- *KRIZEL, S., Faculté des sciences agronomiques de l'État, 5800 Gembloux (Belgique).
- LAHDEOJA, M. J., Department of Botany, University of Helsinki, Unioninkatu 44, Helsinki 17 (Finland).
- LAMOTTE, M., directeur du Laboratoire de zoologie de l'École normale supérieure, 24, rue Lhomond, 75 Paris-5^e (France).
- LAWTON, R. M., Land Resources Division, Directorate of Overseas Surveys, Tolworth Tower, Surbiton, Surrey (United Kingdom).
- LEBRUN, J., professeur, Laboratoire d'écologie végétale, Université de Louvain, 72, avenue Cardinal, Héverlé (Belgique).
- LEBRUN, Ph., Institut de zoologie, 59, rue de Namur, Louvain (Belgique).
- LECLERCQ, J., professeur, Faculté des sciences agronomiques de l'État, 5800 Gembloux (Belgique).
- LEMÉE, G., Laboratoire d'écologie végétale, Faculté des sciences, 91 Orsay (France).
- *LEMOINE, B., Stations de recherches forestières, INRA-CNRS, Bordeaux (France).
- LIENARD, U., ingénieur principal des eaux et forêts, 57, avenue du Derby, Bruxelles 5 (Belgique).
- LIETH, H., Department of Botany, University of North Carolina, Chapel Hill, N.C. 27514 (United States of America).
- *LIKENS, G. E., Section of Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, New York 14850 (États-Unis d'Amérique).
- LOSSAINT, P., Centre d'études phytosociologiques et écologiques, B.P. 1018, route de Mende, 34 Montpellier (France).
- LUXTON, Dr. M., Naturhistorisk Museum, 8000 Aarhus (Danemark).
- MANIL, G., Laboratoire de pédologie, Faculté des sciences agronomiques, 5800 Gembloux (Belgique).
- MATERNA, J., Research Institute of Forest and Game Management, Zbraslav n. Vltavou (Czechoslovakia).
- *MATTE, V., Universidad de Chile, Escuela de Ingeniería Forestal, Casilla 9206, Santiago (Chile).
- MAYER, R., Institut für Bodenkunde, 351 Hann.-Münden, Mitscherlichstrasse 3 (République fédérale d'Allemagne).
- MEDINA, D^r E., Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, apartado postal 10-098, Caracas (Venezuela).
- MERLE, P., du, zoologiste forestier de l'INRA, Station de recherches de lutte biologique et de biocénétique, La Minière, 78 Versailles (France).
- MILLER, R. B., Soil Bureau, P.B. Lower Hutt (New Zealand).
- MOLCHANOV, A. A., Laboratory of Forestry, p.o. Uspenskoye, Zvenigorod, Moscow district (U.S.S.R.).
- MOLTOR, M^{lle} M., Faculté des sciences, Université libre de Bruxelles, 50, avenue F.-Roosevelt, Bruxelles (Belgique).
- MOREAU, M^{me}, Laboratoire de zoologie, 22, quai Van-Beneden, Liège (Belgique).
- MULLENDERS, W., professeur, Institut des sciences de la terre, 42, avenue de Croy, Héverlé (Belgique).
- NIELSEN, Dr. M. Gissel, Naturhistorisk Museum, 8000 Aarhus (Danemark).
- NIELSEN, Dr. B. Overgaard, Naturhistorisk Museum, 8000 Aarhus (Danemark).
- O'CONNOR, B., Naturhistorisk Museum, 8000 Aarhus C (Danemark).
- OLSON, J., Radiation Ecology Section, Health Physics Division, Building 2001, Oak Ridge National Laboratory, P.O. Box X, Oak Ridge, Tennessee 37830 (United States of America).
- OZENDA, P., Domaine universitaire, B.P. 16, Saint-Martin-d'Hères, 38 Isère (France).
- PARKAN, J., expert de l'Unesco, B.P. 119, Bamako (Mali).
- PARKINSON, D., Professor of Microbiology, Dept. of Biology, Faculty of Arts and Science, University of Calgary, Calgary 44, Alberta (Canada).

- PELISEK, J., College of Agricultural Science, Faculty of Forestry, Department of Geology and Soil Science, Lesnicka 37, Brno (Czechoslovakia).
- PETERSEN, H., Naturhistorisk Museum, 8000 Aarhus (Denmark).
- PETIT, J., conseiller au Centre national de documentation scientifique et technique, Bibliothèque royale de Belgique, 4, boulevard de l'Empereur, Bruxelles 1 (Belgique).
- PHILIPPIS, A. de, Istituto di Ecologia Forestale e Selvicoltura, Univ. di Firenze, piazzale delle Cascine, 50144 Firenze (Italie).
- *PIERCE, R. S., Northeastern Forest Experiment Station, U.S. Forest Service, Durham, New Hampshire (United Kingdom).
- PUIGDEFABREGAS, Centro Pirenaico de Biología Experimental, apartado 64, Jaca (Huesca); Egipcíacas, 15 Barcelona (Espagne).
- *RAFES, P. M., Laboratoire des sciences forestières, Uspenskoje, Odintsovskiy rayon, Région de Moscou (URSS).
- RAMBELLI, A., professeur, Centro di Sperimentazione, ENCC, Roma (Italie).
- RAPP, Centre d'études phytosociologiques et écologiques, B.P. 1018, route de Mende, 34 Montpellier (France).
- REICHLE, D. E., Radiation Ecology Section, Health Physics Division, Building 2001, Oak Ridge National Laboratory, P.O. Box X, Oak Ridge, Tennessee 37830 (United States of America).
- REMACLE, D^r J., boulevard de l'Ourthe, 31, Chênée (Belgique).
- RENARD, Dr. Ch., Laboratoire d'écologie végétale, 92 Kard. Mercierlaan, Héverlé (Belgique).
- *REY, P., directeur du Service de la carte de la végétation, professeur à la Faculté des sciences de Toulouse, CNRS, 29, rue Jeanne-Marwig, 61 Toulouse (France).
- RIOM, J., zoologiste forestier de l'INRA, Station de recherches de lutte biologique et de biocénétique, La Minière, 78 Versailles (France).
- RODIN, L. E., professor, Botanical Institute of the U.S.S.R. Academy of Sciences, Popova 2, Leningrad 22 (U.S.S.R.).
- SANJURJO, M., Instituto de Ciencias, casilla de correo 876, Asunción (Paraguay).
- SATCHELL, J. E., Merlewood Research Station, Grange-over-Sands, Lancashire (United Kingdom).
- SATOO, T., Department of Forestry, Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Hongo, Tokyo (Japan).
- SCHNOCK, G., Centre d'écologie générale, 15, avenue Joli-Mai, 1320 Genval (Belgique).
- *SCHULZE, E. D., Botanisches Institut II, Würzburg (République fédérale d'Allemagne).
- SCHVESTER, zoologiste forestier de l'INRA, Station de recherches de lutte biologique et de biocénétique, La Minière, 78 Versailles (France).
- SIKA, Dr. A., Vyskumny Ustav Lesního Hospodarství a myslivosti, Zbraslav n. Vlt., Strnady 167 (Czechoslovakia).
- SYKES, M. J., The Nature Conservancy, Merlewood Research Station, Grange-over-Sands, Lancashire (United Kingdom).
- TAMM, C. O., Professor of Forest Ecology, Royal College of Forestry, Stockholm 50 (Sweden).
- THAMDRUP, H., Zoological Institute, University of Aarhus, Aarhus C (Denmark).
- *TSUTSUMI, T., Laboratory of Forest Ecology, Department of Forestry, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto (Japan).
- *TURCEK, F. J., Institute of Landscape Biology, Slovak A.S. Research Station, Banska Stiavnica (Czechoslovakia).
- ULRICH, B., professeur, Institut für Bodenkunde und Waldernährung der Universität Göttingen, Mitscherlichstrasse 3, D-351, Hann.-Münden (République fédérale d'Allemagne).
- VANDENBERGHE, 65, avenue J.-Dubreucq, Bruxelles (Belgique).
- VAN DER DRIFT, J., Kemperbergerweg 11, Arnhem (Pays-Bas).
- VAN MIEGROET, Ryksfaculteit der Landbouw Wetenschappen, Algemeene en Vergelykende Bosbouw, 235 Coupure Links, Ghent (Belgique).
- VANNIER, Laboratoire d'écologie, 4, avenue du Petit-Château, 91 Brunoy (France).
- VAN PRAAG, Laboratoire de pédologie. Faculté des sciences agronomiques, 5800 Gembloux (Belgique).
- VANSÉVEREN, J. P., Laboratoire de botanique systématique et d'écologie, Université libre de Bruxelles, 28, avenue Paul-Héger, 1050 Bruxelles (Belgique).
- VERSTRAETEN, Laboratoire de zoologie, Faculté des sciences agronomiques, 5800 Gembloux (Belgique).
- VINS, Dr. B., Vyskumny ustav lesního hospodarství a myslivosti, Zbraslav n. Vlt. - Strnady 167 (Tchécoslovaquie).
- VISONA, Institut de botanique, Città Universitaria, Roma (Italie).
- WARING, Dr. R., c/o Prof. Dr. W. Larcher, Institut für Allgemeine Botanik der Universität Innsbruck, Sternwartestrasse 15, A-6020, Innsbruck (Autriche). [Oregon State University, Corvallis, Oregon, United States of America].
- WHITTAKER, R., Department of Cornell University, Ithaca, New York 14850 (United States of America).
- WILSON, M^{lle} A., Division des recherches relatives aux ressources naturelles, Unesco, place de Fontenoy, 75 Paris-7^e (France).
- WITKAMP, M., Radiation Ecology Section, Health Physics Division, Oak Ridge National Laboratory, Building 2001, Oak Ridge, Tennessee 37830 (United States of America).
- WOLF, Faculté de sciences agronomiques de l'État, 5800 Gembloux (Belgique).
- *WOODWELL, G. M., Biology Department, Brookhaven National Laboratory, Upton, New York 11973 (United States of America).
- ZAJONC, I., Katedra Zoologie, Vysoka skola poľnohospodarska, Nitra (Tchécoslovaquie).
- ZOLYOMI, B., Institut botanique de l'Académie des sciences, Vácrotot (Hongrie).