



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : <http://oatao.univ-toulouse.fr/>
Eprints ID : 14392

To cite this version : Chauvet, Eric and Jean-Louis, Anne-Marie
Production de litière de la ripisylve de la Garonne et apport au fleuve.
(1988) Acta Oecologica, Oecologia Generalis, vol. 9 (n° 3). pp. 265-
279. ISSN 0243-766X

Any correspondence concerning this service should be sent to the repository
administrator: staff-oatao@listes-diff.inp-toulouse.fr

Production de litière de la ripisylve de la Garonne et apport au fleuve

E. Chauvet et A. M. Jean-Louis

Centre d'Écologie des Ressources renouvelables, C. N. R. S.
29, rue Jeanne-Marvig, 31055 Toulouse Cedex

RÉSUMÉ

Les retombées de litière des bois riverains de la Garonne (aulnaie, peupleraie, saulaie, formation mixte) ont été mesurées sur le sol au moyen de bacs récepteurs. Pendant deux années consécutives, les formations ont produit en moyenne 4,7 à 6,0 t.ha⁻¹.an⁻¹ de litière totale (branches et troncs exclus). Ces valeurs sont en général supérieures à celles des forêts caducifoliées françaises de milieu non humide. La phénologie et la proportion des différentes catégories de litière (feuilles, fleurs-fruits, brindilles et écorce) sont variables selon les espèces.

L'apport direct de litière de saule a été mesuré au-dessus de l'eau. Il est maximal à 2 m de la rive, puis diminue et devient négligeable au-delà de 15 m. Rapporté à la largeur de la Garonne, il représente 42 g.m⁻².an⁻¹ de litière, dont 29 g de feuilles mortes. Le calcul montre qu'un tronçon de Garonne d'une longueur de 4 km intercepte 25 t de litière, soit l'équivalent de la production d'une saulaie de 4,8 ha. Les apports indirects de litières via le sol et les crues apparaissent négligeables en comparaison des apports directs.

MOTS-CLÉS : Forêt alluviale - Aulne - Peuplier - Saule - Litière - Production - Rivière - Apport allochtone.

ABSTRACT

Litter production of the Garonne riparian forests (alder, poplar and willow stands, mixed forest) has been determined by means of litter-fall traps. During two years, average total litter production (excluding boles and stems) was 4.7 to 6.0 t.ha⁻¹.yr⁻¹. These values generally exceeded the litter fall totals reported for French non wetland deciduous forests. Seasonal patterns and percentages of litter components (leaf, flower-fruit, twig-bark) varied according to species.

Litter fall above the river was maximum at 2 m from the river bank, then decreased and was negligible beyond 15 m. Litter input per unit area of river surface was 42 g.m⁻².yr⁻¹, including 29 g.m⁻².yr⁻¹ of dead leaves. A 4 km-segment of the Garonne river was estimated to collect the whole litter production of a 4.8 ha-willow stand. Floods redistributed litter stocks on the floodable zones, but lateral input was supposed to be minor in the total allochthonous contribution to the benthic organic load of the river.

KEY-WORDS: Alluvial forest - Alder - Poplar - Willow - Litter - Production - River - Allochthonous input.

INTRODUCTION

Les retombées de litière constituent un phénomène périodique important dans la vie d'une forêt. De la quantité et la qualité de litière produite dépendent le cycle des nutriments et le fonctionnement interne de l'écosystème forestier. De nombreux

auteurs à travers le monde ont mesuré la production de litière des forêts les plus variées. Les travaux de référence de BRAY & GORHAM (1964) et RODIN & BAZILEVICH (1967) montrent que les stocks annuels de litière sont largement influencés par les conditions climatiques à la surface du globe, liées en particulier à la latitude. Cependant, comme le signalent SHURE & GOTTSHALK (1985), les forêts de zones humides sont rarement prises en considération dans les études générales de production de litière. Or, les quantités produites dans les forêts alluviales se révèlent fréquemment supérieures à celles des forêts équivalentes de zone non humide (BELL *et al.*, 1978; BRINSON *et al.*, 1980; SHURE & GOTTSHALK, 1985). Les travaux récents sur la production de litière et le fonctionnement des forêts alluviales sont nombreux outre-Atlantique mais sont paradoxalement absents en Europe et plus précisément en France où pourtant l'intérêt pour ces formations alluviales est désormais bien établi (CARBIENER, 1970, 1983; DECAMPS, 1984; PAUTOU & DECAMPS, 1985).

Il est clair que le fonctionnement écologique des ruisseaux forestiers est largement tributaire des retombées de litière (HYNES, 1963; ANDERSON & SEDELL, 1979; BIRD & KAUSHIK, 1981). Dans une perspective plus vaste, la théorie du continuum fluvial a récemment établi que la contribution relative des apports terrestres dans le bilan général de matière et d'énergie de la rivière diminuait vers l'aval des réseaux hydrographiques, au profit d'une production primaire autochtone accrue (VANNOTE *et al.*, 1980). Les travaux alimentant cette théorie sont très abondants lorsqu'ils concernent les petits cours d'eau (ordre (*) inférieur à 3) mais se résument à de rares études sur les grandes rivières (ordre supérieur à 5 ou 6). Ainsi, MATHEWS & KOWALCZEWSKI (1969) ont évalué les apports de litière à la Tamise et KARLSTRÖM (1978) a mesuré les retombées foliaires au-dessus d'une grande rivière suédoise. Plus récemment, CONNERS & NAIMAN (1984) ont quantifié les apports terrestres de litière en relation avec la dimension des cours d'eau étudiés (ordre 1 à 6). Ces exemples concernent des régions du Nord de l'Europe et du Canada. Jusqu'à présent, aucune tentative d'évaluation n'avait été faite en Europe non septentrionale. Par ailleurs, les modalités des retombées des différents constituants de la litière au cours de l'année, rarement considérées le long des grands fleuves, nous paraissent intéressantes à prendre en compte dans l'analyse du rôle des ripisylves dans le fonctionnement fluvial.

L'objectif de la présente étude est de décrire la phénologie et la production de litière des formations alluviales de la Garonne et de mesurer les apports de litière au fleuve.

Site d'étude.

Six stations sont localisées sur les bords de la Garonne et ses affluents à l'amont de la ville de Toulouse (fig. 1). Dans la zone du confluent de l'Ariège où la forêt alluviale est relativement vaste et diversifiée, nous avons choisi quatre sites correspondant à des formations boisées homogènes : une aulnaie à *Alnus glutinosa* (***) et sous-bois à *Carex pendula* et *Urtica dioica* (1), une peupleraie cultivée à *Populus*

(*) L'importance des cours d'eau peut être décrite en terme d'« ordre » selon la numérotation hiérarchique proposée par STRAHLER (1957) : les cours d'eau d'ordre 1 sont ceux qui ne reçoivent pas d'affluent, ceux d'ordre 2 sont formés par l'union de cours d'eau du premier ordre, ceux du troisième ordre par l'union de cours d'eau du second ordre, etc.

(***) Nomenclature selon TUTIN *et al.*, *Flora Europea*, 1964-1980. Vol. 1, 2, 3, 5, Cambridge University Press, Cambridge.

gr. *nigra* et sous-bois à *Rubus* sp. (2), une saulaie à *Salix alba* avec un sous-bois à *Rubus* sp. et *Galium aparine* (3), toutes trois hors de la zone inondable, et une saulaie à *S. alba* en situation riveraine avec *Impatiens glandulifera*, *I. parviflora* et *Urtica dioica* (4). Une autre saulaie de bord des eaux et de composition analogue recouvre la totalité d'une île d'un hectare (5). Enfin, le bois du Four de la Louge (6), au sol engorgé par la nappe une partie de l'année, est une formation mixte composée essentiellement d'*Alnus glutinosa*, *Fraxinus angustifolia*, *Populus nigra*, *Quercus robur*, *Salix alba* et *Ulmus minor* (PINAY *et al.*, 1988).

Le climat toulousain est contrasté avec des hivers doux et humides (tendance atlantique) et des été chauds et très secs (tendance subméditerranéenne). Les températures moyennes mensuelles sont de 5° C en janvier et 21° C en juillet. Les hauteurs moyennes des précipitations annuelles sont de 670 mm (période 1950-1979).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les litières des formations boisées étudiées ont été récoltées dans des bacs de 0,25 m² placés à la surface du sol. Au total, 37 bacs ont été utilisés et répartis en fonction de la dimension et de l'hétérogénéité apparente des stations. Les prélèvements ont eu lieu chaque semaine pendant la chute des feuilles, et chaque mois durant le reste de l'année. L'aulnaie, la peupleraie, la saulaie haute (saule I) et la formation mixte ont été suivies pendant la période d'octobre 1983 à janvier 1986, les saulaies de la bordure du fleuve et de l'île (saule II), d'octobre 1985 à janvier 1987. Le matériel a été trié en trois catégories correspondant aux feuilles, au bois et aux tissus reproducteurs. Pour le bois, seuls les brindilles, les branchettes (diamètre inférieur à 1 cm) et les fragments d'écorce ont été comptabilisés. Les bourgeons qui représentent une très faible proportion de la litière totale ont été inclus dans la catégorie des fleurs et des fruits. Les poids indiqués sont mesurés ou calculés après séchage à 50° C pendant 5 jours (humidité résiduelle moyenne : 4 % du poids sec à 105° C).

Les stocks de litière interceptés directement par le fleuve ont été estimés à l'aide de bacs flottants. Ces bacs sont constitués d'une chambre à air surmontée d'un filet d'1 m² maintenu par un cadre à 20 cm au-dessus du fleuve. Le fond du filet plonge dans l'eau, ce qui évite aux feuilles tombant dans l'enceinte du bac d'être refoulées au dehors sous l'action du vent. Les bacs sont placés en ligne perpendiculaire à la rive, à des distances de 2, 4, 6, 10 et 15 m. Quatre transects de 5 bacs ont été analysés : deux en bordure droite de l'île (transects A et B) et deux en bordure de la saulaie inondable de rive droite de la Garonne (transects C et D). Les rives au niveau des transects A, B et C, D sont parallèles et opposées (cf. fig. 1), ce qui permet de tenir compte de l'influence de vents dominants. Les échantillonnages ont été effectués par bateau tous les 7 à 10 jours durant la période du 20 octobre au 22 décembre 1986. Aux mêmes dates de prélèvement, une vingtaine de bacs terrestres ont été également échantillonnés au niveau des stations correspondantes. Le matériel est trié, séché pendant 5 jours à 50° C et pesé. Nous tenons compte du lessivage des composés hydrosolubles des feuilles mortes piégées dans l'eau des bacs aquatiques, en utilisant un coefficient de perte de poids de 19 % (mesure *in situ* sur une dizaine d'échantillons témoins après 10 jours de lessivage).

Le suivi des stocks de litière sur le sol de la saulaie (rive droite) a été effectué au niveau de trois zones : la zone basse soumise aux débordements périodiques du fleuve, la zone intermédiaire qui constitue la limite des crues annuelles les plus fortes et la zone haute à l'abri des inondations (au moins pendant la durée de l'étude). La zone intermédiaire est un site de dépôt de branches, feuilles, débris flottants divers laissés par le fleuve au moment du retrait des eaux après la crue. Ces accumulations de bois et de matériel végétal sont localisées parallèlement à la rive sur une bande de sol d'un à deux mètres de largeur, à une distance d'environ quatre mètres de la rivière (février 1987). Dans la saulaie de rive droite d'une superficie de 1 600 m², cette zone intermédiaire d'accumulation occupe environ 70 m². Les prélèvements de litière ont été effectués chaque mois, de février après la chute des feuilles à août 1987. Dans chacune des trois zones étudiées et à chaque date, quatre quadrats de 0,16 m² ont été échantillonnés au hasard. L'ensemble de la litière prélevée sur le sol est séché à 50° C avant d'être pesé et broyé (humidité résiduelle moyenne : 6 % du poids sec à 105° C). Le taux de cendre est mesuré par combustion des échantillons à 550° C pendant 3 heures. Les den-

sités de litière sont exprimées en stock de matière organique (masse totale — masse de cendres) par mètre carré ; ainsi l'interférence avec les dépôts de sédiments est minimisée.

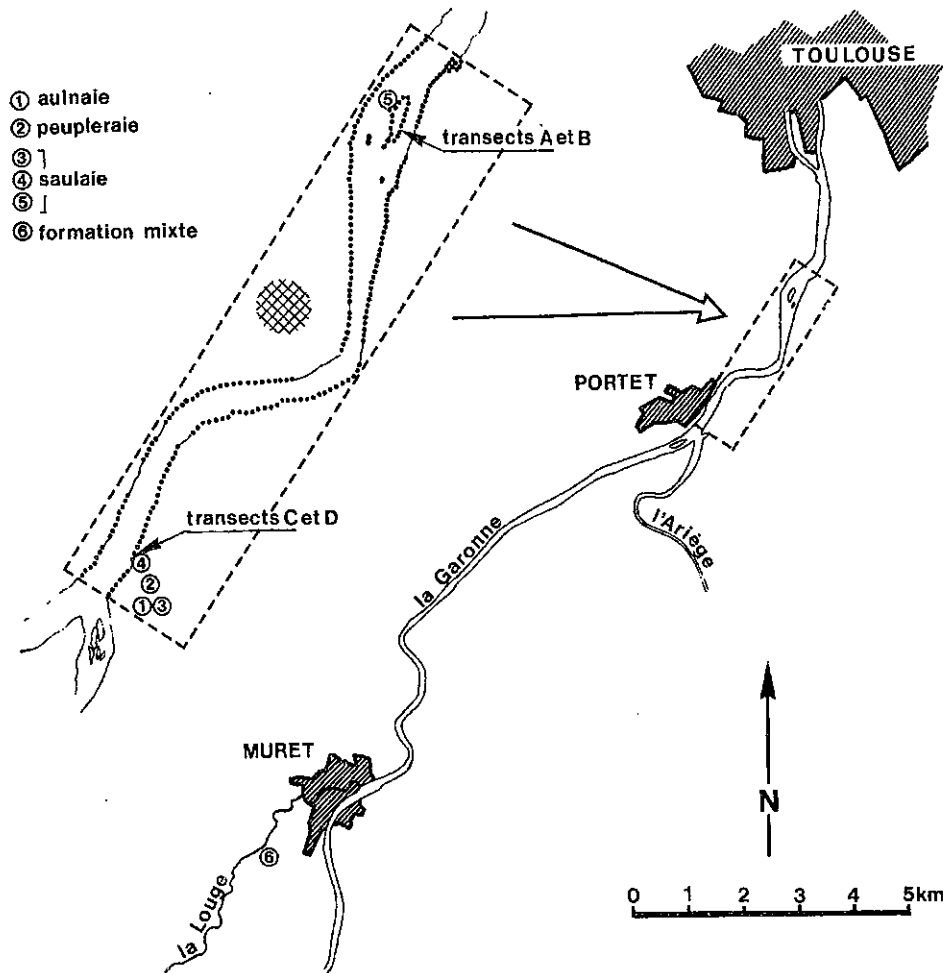


FIG. 1. — Localisation des stations étudiées.

Sur le tronçon de Garonne figuré, les saulaies riveraines sont représentées en pointillés. Pour ce secteur, les apports de litière à la rivière représentent la production d'une saulaie de 4,8 ha (figurée à l'échelle en quadrillé).

RÉSULTATS

1. PRODUCTION DE LITIÈRE

Selon les formations considérées, l'écart-type des quantités de feuilles par bac représente en général 6 à 9 % de la moyenne annuelle. En aulnaie et pour les brindilles et écorce, cette valeur atteint 15 à 38 %; dans une certaine mesure cette

imprécision est compensée par la durée de l'expérience qui s'étend sur près de trois années phénologiques et augmente ainsi le nombre d'échantillons. La figure 2 représente l'évolution mensuelle et le bilan annuel des retombées de litière dans les principales formations étudiées pendant la période 1983-1986. Les résultats correspondent à la moyenne de deux années phénologiques complètes, mais différentes selon l'espèce et la catégorie de litière. De façon générale, les feuilles mortes forment l'essentiel des retombées de litière (tableau I). Les chutes maximales ont lieu pendant les mois

TABLEAU I. — Pourcentage des différentes fractions de la litière totale des formations étudiées.

	Aulne	Peuplier	Saulé	
			I	II
Feuilles	82	83	59	57
Brindilles-Ecorce	6	9	20	28
Fleurs-Fruits-Bourgeons	12	8	21	15
	100 %	100 %	100 %	100 %

d'automne, mais se révèlent assez étalées dans le temps et sensiblement décalées selon les espèces. En particulier, on constate une chute estivale importante de feuilles d'aulne (44 % du total annuel en juin-septembre). La majeure partie des feuilles de peuplier noir tombe en septembre-octobre. La défeuillaison des saules blancs est la plus tardive avec un maximum de retombées en novembre dans la saulaie haute (saulé I) et même décembre dans les saulaies en bordure de Garonne (saulé II). Le profil des histogrammes est unimodal pour le peuplier et le saulé I mais apparaît plus irrégulier pour l'aulne et le saulé II.

Les fleurs et les fruits représentent une part assez faible du poids total de litière d'aulne (tableau I); les chatons tombent généralement en février-mars et les strobiles en novembre-décembre. Les bourgeons de peuplier qui tombent au début du printemps et les fruits cotonneux qui tapissent le sol en mai-juin ne constituent également qu'une part mineure de la litière totale du peuplier. Les fruits de saulé blanc tombent tout au long de l'année avec un maximum durant le printemps et l'été.

La proportion de brindilles et d'écorce dans les bilans de litière est faible pour l'aulne et le peuplier mais est élevée dans la litière de saulé, en particulier en site inondable (tableau I). Les fragments libres d'écorce sont généralement rares dans les relevés, les brindilles et branchettes forment en fait l'essentiel de cette catégorie de litière. De façon générale, les brindilles tombent tout au long de l'année; cependant deux périodes de chute plus importante peuvent être distinguées au printemps et en début d'automne, en particulier pour le peuplier et le saulé. Le reste des variations est plus irrégulier et peut être lié à des événements météorologiques particuliers (coups de vent, orages).

L'aulnaie produit annuellement 5,4 t.ha⁻¹ de litière (fig. 2). La peupleraie a une production moindre avec 4,7 t.ha⁻¹ de litière totale. La production de litière des

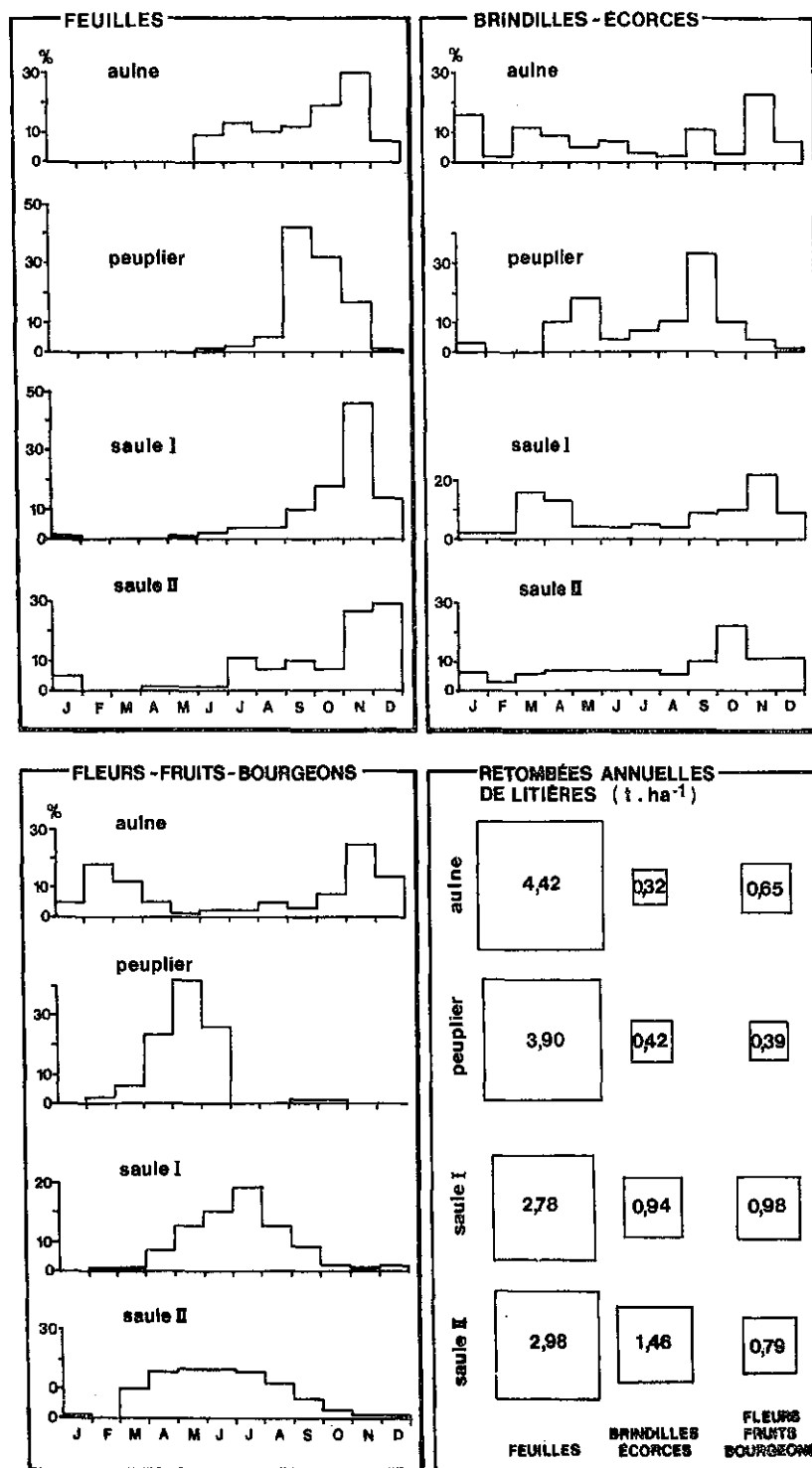


FIG. 2. — Variations mensuelles et stocks annuels des différentes catégories de litière produites dans les principales formations boisées. Le saule I se trouve hors de la zone inondable (station 3), le saule II en bordure du fleuve subit l'influence des crues (stations 4 et 5).

saules de l'île (station 5) est identique à celle de la saulaie de bordure (station 4) avec respectivement 2,52 et 2,53 t.ha⁻¹ de feuilles mortes d'août à janvier. En conséquence, nous avons regroupé les relevés des deux stations dont les moyennes (saule II) sont exprimées en tableau I et en figure 2. La production de saule est plus élevée en bordure de Garonne (saule II) qu'en situation haute à l'abri des inondations (saule I), essentiellement en raison d'un apport de brindilles supérieur de 50 %; selon le test *t* de Student, cette différence de productivité apparaît significative au seuil de probabilité 1 %. La forêt mixte (bois de la Louge) produit 6,0 t de litière par an; parmi celle-ci, 4,3 t correspondent aux feuilles mortes, dont environ 80 % proviennent des aulnes et des frênes.

2. APPORT DIRECT AU FLEUVE

Les résultats des relevés effectués dans les bacs flottants en bordure des saulaies (type II) sont représentés en figure 3. Les valeurs correspondent au cumul des données hebdomadaires pendant la période d'expérimentation (20 octobre-22 décembre). L'évolution générale des retombées de feuilles mortes en fonction de la distance à la rive est assez comparable le long des transects *A* et *B* (île d'exposition 120° Est) et des transects *C* et *D* (rive droite d'exposition 60° Ouest). On observe une diminution progressive des quantités avec l'éloignement de la rive. Au-delà de 10 m, les retombées deviennent peu importantes. Dans les deux sites, le maximum est observé au-dessus du fleuve à 2 m de la rive, et non dans la saulaie où la canopée est pourtant plus continue. A 2 m de la rive, les retombées de brindilles sont encore assez importantes, mais à 4 m, elles représentent moins de 40 % des valeurs relevées sous saulaie.

La surface du polygone figuré par le graphique, soit l'intégrale de la courbe, représente la quantité de litière interceptée par une bande de rivière d'un mètre de largeur perpendiculaire à une rive (fig. 3). La surface est mesurée en tenant compte de la partie de courbe prolongée au-delà de 15 m; à partir de cette distance, les retombées de feuilles représentent moins de 2,5 % du total estimé. Les quantités de feuilles recueillies pendant la période d'expérimentation au niveau du sol des deux stations diffèrent sensiblement : 192 g.m⁻² dans l'île (transects *A* et *B*) et 137 g.m⁻² en rive droite (transects *C* et *D*). Cette période d'expérimentation s'étend sur les deux mois de chute maximale, du 20 octobre au 22 décembre. Les différences observées entre les sites sur cette période limitée s'expliquent par l'orientation différente des transects. Cependant, nous avons vu que les stocks produits annuellement sont identiques : 2,52 et 2,53 t.ha⁻¹ d'août 1986 à janvier 1987, respectivement dans l'île et en rive droite. Ainsi, quand on extrapole les résultats acquis pendant les deux mois d'expérimentation à l'ensemble de la production annuelle, on obtient des résultats équivalents au niveau des deux stations : 2 340 g.an⁻¹ par mètre de rive en bordure d'île et 2 260 g.m⁻¹.an⁻¹ en rive droite de la Garonne. Le tableau II indique la moyenne des résultats obtenus sur les deux stations (4 transects).

Du fait de leur répartition relativement étalée durant l'année, les chutes de brindilles et d'écorce lors de l'expérimentation ne constituent que 25 % du total annuel : 37 g du 20 octobre au 22 décembre par rapport à 146 g en une année (tableau II). L'extrapolation des résultats acquis durant cette période au niveau des deux sites conduit à une valeur moyenne de 670 g de brindilles interceptées annuellement par mètre de rive de la Garonne. En l'absence de données concernant les fleurs, fruits et bourgeons à cause de la période d'échantillonnage peu propice, nous avons utilisé un coefficient équivalent à celui des brindilles pour l'estimation de l'apport. En effet, les trajectoires de ces deux types de litière lors des chutes nous paraissent comparables;

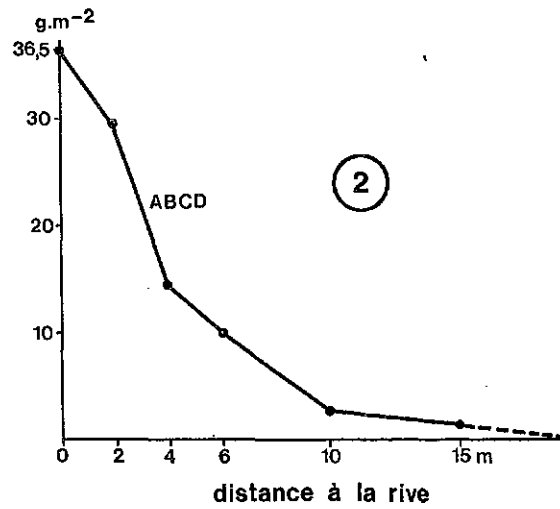
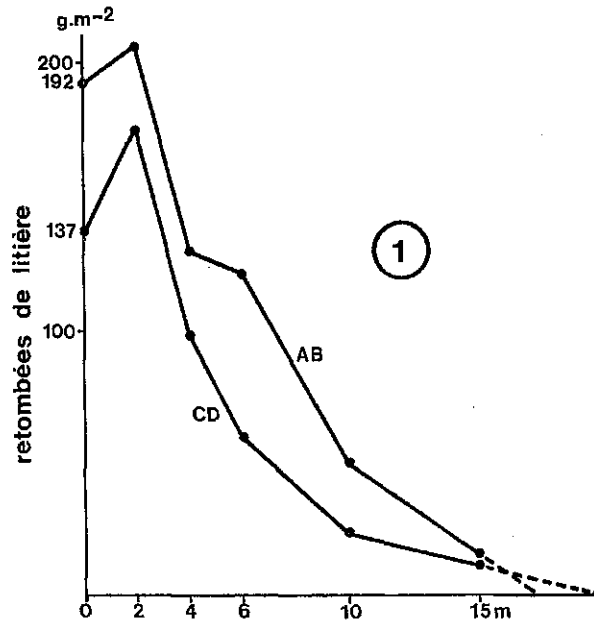


FIG. 3. — Moyennes des quantités de litière interceptées par 1 m² de rivière en fonction de la distance à la rive, du 20 octobre au 22 décembre 1986.
 1 - feuilles (courbes moyennes des transects A-B et C-D),
 2 - brindilles (courbe moyenne des transects A, B, C et D).

par ailleurs, le pourcentage de fleurs, fruits et bourgeons dans le bilan annuel de litière est faible ce qui minimise l'erreur dans le bilan général. La répartition du bois,

TABLEAU II. — Quantités de litière tombées sur le sol (g.m^{-2}) ou interceptées par la rivière (g.m^{-1} de rive) du 20 octobre au 22 décembre 1986. Extrapolation de ces valeurs à l'apport annuel à la rivière, à partir des données de production annuelle de litière de saule II; moyenne des 4 transects et intervalles de confiance à 95 %.

Ex : $1\,267 \text{ g.m}^{-1} \times 298/164 \simeq 2\,300 \text{ g.m}^{-1}.\text{an}^{-1}$ pour les feuilles.

	20 octobre- 22 décembre		année	
	sol	rivière	sol	rivière
feuilles	164	1267	298	2300 ± 180
brindilles-écorces	37	170	146	670 ± 560
fleurs-fruits	0,6	non mesurable	79	360 ± 300
Total			523	3330 ± 1040

des fruits et des chatons de saule dans les bacs est relativement aléatoire. L'intervalle de confiance autour de la moyenne est large pour ces catégories de litière; aussi les valeurs ne peuvent être considérées que comme des ordres de grandeur pour la zone étudiée.

3. TRANSFERTS HORIZONTAUX

Les mouvements latéraux de litière entre les bois riverains et le fleuve sont étudiés indirectement par l'observation des stocks de litière en place. La figure 4 représente l'évolution des dépôts de litière des trois zones de la saulaie de bordure (rive droite). La comparaison des histogrammes fait apparaître une grande hétérogénéité le long du transect perpendiculaire à la rive. De la fin de l'hiver à l'été, la zone intermédiaire présente une densité moyenne de $1\,740 \text{ g.m}^{-2}$ de matériel organique (litière totale). Cette densité est cinq fois plus élevée que celles de la zone haute à l'abri des crues et de la zone basse soumises aux inondations, avec respectivement 360 et 340 g.m^{-2} . Le maximum en zone haute coïncide avec l'arrêt des chutes de feuilles; il est suivi d'une diminution régulière jusqu'en été où les stocks se stabilisent ou augmentent légèrement. La zone basse subit la même diminution rapide des quantités de litière qui disparaissent quasiment après les crues printanières. Les dépôts de la zone intermédiaire décroissent fortement de février à avril, augmentent en mai puis diminuent légèrement.

DISCUSSION

Quelle que soit l'espèce considérée, les formations boisées alluviales de la Garonne sont caractérisées par une forte production de litière. Toutefois, des différences apparaissent dans les modalités de cette production. Les retombées de feuilles d'aulne glutineux sont les plus précoces. Elles sont en fait réparties de façon bimodale au cours de l'année : un pic estival de feuilles vertes avec un maximum en juillet et un pic automnal de feuilles brunes avec un maximum en novembre. En 1984, la produc-

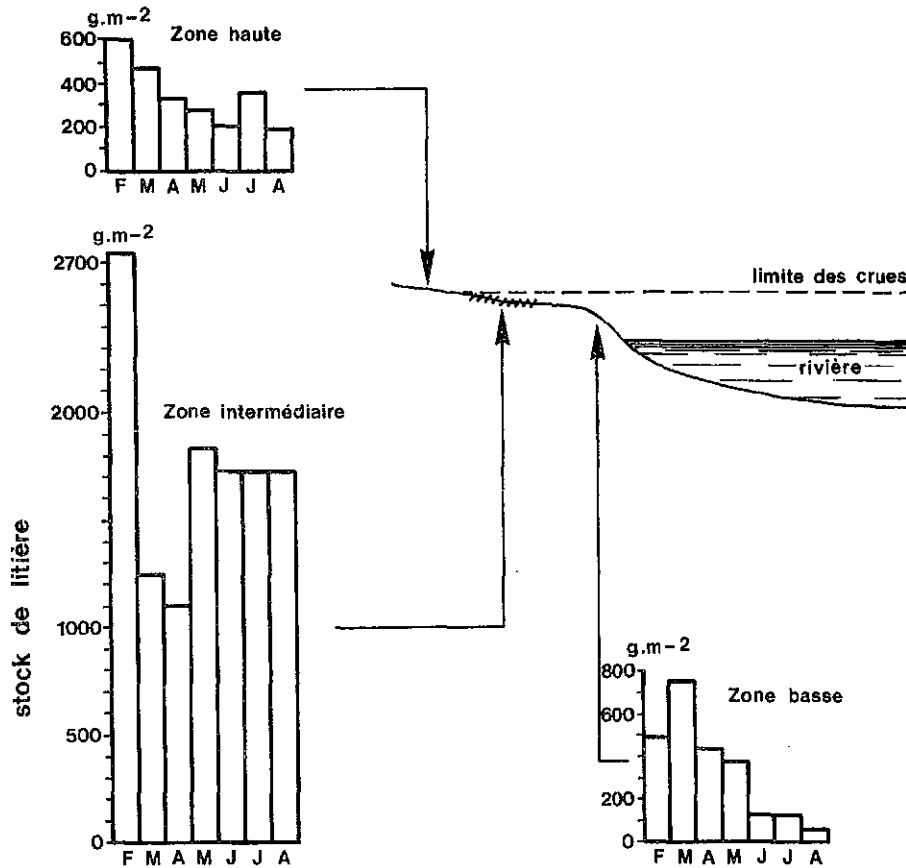


FIG. 4. — Évolution mensuelle des stocks de litière totale sur 3 zones du sol de la saulaie.

tion estivale dépasse 50 % de la production annuelle, alors qu'en 1985 celle-ci n'atteint que 38 % du total annuel. Comme cela est fréquent le long de la Garonne, l'aulnaie étudiée occupe une dépression peu étendue, éloignée du fleuve et correspondant à un ancien méandre. Cet isolement des rives du fleuve rend l'aulnaie particulièrement tributaire de la nappe phréatique. Le déficit en eau et le bas niveau des nappes expliquent sans doute la différence des retombées estivales de feuilles entre 1984 et 1985. Nous avons également noté le rôle considérable des orages et coups de vent fréquents en été sur les chutes de feuilles d'aulne. Le caractère bimodal des retombées foliaires au cours de l'année paraît être une des caractéristiques du genre *Alnus* parmi les essences forestières caduques. WITKAMP & DRIFT (1961) et GESSEL & TURNER (1974) notent une chute estivale importante, respectivement chez *A. glutinosa* et chez *A. rubra*. KIKUZAWA (1980) et KIKUZAWA *et al.* (1984) observent une retombée estivale de 30 à 60 % (fin août) chez *A. inokumae*. Ce phénomène semble correspondre à une adaptation du genre *Alnus* aux conditions particulières de luminosité, de disponibilité en eau et en nutriments régnant dans les plaines alluviales (KIKUZAWA *et al.*, 1984). Ainsi le cycle est raccourci pour les feuilles les plus âgées, qui tombent pendant la période de croissance.

Les retombées de feuilles de peuplier sont concentrées sur quelques semaines de septembre ou octobre (environ 60 % du total annuel en octobre 1984 et en septembre 1985). C'est également le cas de *Populus tremula* aux Pays-Bas, où la majeure partie de la litière tombe en octobre (WITKAMP & DRIFT, 1961). Les quantités de litière produites dans cette plantation de peupliers noirs (variétés américaines) en bordure de Garonne sont comparables à celles relevées dans les formations naturelles équivalentes. SVIRIDOVA (1961) n'observe pas de corrélation entre la production de litière et la densité des plantations de peupliers. Par ailleurs, la production de feuilles de la peupleraie en 1984 (3,91 t.ha⁻¹) est quasiment identique à celle de 1985 (3,89 t.ha⁻¹); même si ces données ne concernent que deux années consécutives, elles confirment les observations de SVIRIDOVA (1961) dont le taux de variation annuelle sur la litière totale de peuplier (maximum/minimum = 1,1 en 4 ans) figure parmi les plus bas de ceux enregistrés à travers le monde (BRAY & GORHAM, 1964).

Les saulaies à *Salix alba* ont une production de feuilles sensiblement plus faible que celle des deux autres formations étudiées. A l'opposé les apports de fruits, de chatons et surtout de brindilles sont considérables; leur proportion dans la litière (42 %) dépasse d'ailleurs largement la moyenne de 22 % relevée pour différentes essences de la zone tempérée (BRAY & GORHAM, 1964) et celle de 30 % observée dans le monde entier (MBENTEMBYER *et al.*, 1982). Qu'elles se trouvent en zone inondable ou en situation haute à l'abri des crues, ces saulaies présentent un sol jonché de brindilles et de branches en toutes saisons.

Dans la plaine alluviale de la Garonne, les saulaies à *Salix alba* sont le siège de pullulations d'hyponomeutes (*Hyponomeuta*, Lépidoptère). Les chenilles de ce papillon sont de redoutables ravageurs de la végétation et plus spécifiquement des saules. Comme souvent dans les processus d'invasion, on assiste à des fluctuations considérables du phénomène selon les années. Lors des années 1984-1985, la pullulation a été observée, en particulier dans les formations du bord des eaux. Les dégâts consistent en une défoliation souvent totale de l'arbre envahi. A la fin du printemps (généralement fin mai), les chenilles se métamorphosent et l'arbre connaît alors une nouvelle feuillaison. Même si l'absence de mesure ne nous permet pas actuellement de l'affirmer, il semble que la deuxième production de feuilles compense approximativement la première. A cet égard, il serait intéressant de connaître l'influence du décalage de la production des saules envahis sur le caractère tardif des retombées foliaires.

Le saule blanc en situation de bordure du fleuve (rive droite et île) perd ses feuilles environ un mois plus tard qu'en situation éloignée (fig. 2). Nous avons même constaté un léger décalage à l'intérieur des saulaies riveraines; les bacs aquatiques interceptaient les litières environ une à deux semaines plus tard que les bacs terrestres, distants de quelques mètres à dizaines de mètres de la rive. Les conditions favorables de luminosité et d'humidité régnant au-dessus du fleuve sont responsables de cette hétérogénéité.

L'ensemble de ces formations boisées alluviales est caractérisé par une production totale forte et relativement homogène : 4,7 à 5,4 t.ha⁻¹.an⁻¹, et même 6,0 t en formation mixte. Elle se distingue nettement de la moyenne mondiale des forêts de climat tempéré froid évaluée à 3,5 t.ha⁻¹.an⁻¹ par BRAY & GORHAM (1964). La production de litière des forêts françaises est très variable selon l'espèce considérée, allant de 2,9 t.ha⁻¹ pour le *Tsuga heterophylla* à 8,6 t pour le *Pinus murrayana* (GLOAGUEN & TOUFFET, 1976). Les valeurs relevées sous essence caduque sont cependant plus homogènes. Une hêtraie produit environ 3,5 t.ha⁻¹ de litière totale

(LEMÉE & BICHAUT, 1971; GLOAGUEN & TOUFFET, 1974), une chênaie-hêtraie atlantique 3 t (GLOAGUEN & TOUFFET, 1982) et une chênaie méditerranéenne à *Quercus ilex* 4 à 7 t (RAPP, 1969). En comparaison, les valeurs relevées dans les formations des bords de la Garonne sont relativement élevées. Sans atteindre les niveaux extrêmes des mangroves tropicales (8,7 t.ha⁻¹.an⁻¹ en Guadeloupe d'après IMBERT & PORTECOP, 1986; 28,1 t.ha⁻¹.an⁻¹ au Queensland d'après BUNT, 1981), la production de litière des forêts alluviales garonnaises est comparable à celle des mangroves de climat tempéré (GOULTER & ALLAWAY, 1979) et des forêts marécageuses du nord des États-Unis (REINERS, 1972; PARKER & SCHNEIDER, 1975; TILTON & BERNARD, 1975).

Les résultats acquis sur les quatre transects perpendiculaires à la rive conduisent à l'estimation d'un apport moyen à la rivière de 3,33 kg de litière par mètre de rive, dont 2,3 kg de feuilles (tableau II). Les résultats peuvent être rapportés à la largeur moyenne de la Garonne au niveau de la zone étudiée (160 m). Ainsi, les retombées représentent au total sur les deux rives : $2 \times 3\,330 \text{ g.m}^{-1}/160 \text{ m}$, soit $42 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ de litière totale. Parmi celle-ci $29 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ proviennent des feuilles mortes. Cette valeur est sensiblement plus élevée que celle citée par MATHEWS & KOWALCKZEWSKI (1969) pour la Tamise ($23,2 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ en moyenne). Toutefois dans cette étude, les auteurs ont simulé les retombées foliaires au-dessus du fleuve, à partir de mesures effectuées exclusivement en milieu terrestre. KARLSTRÖM (1978) signale des valeurs comprises entre 7 et $30 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ le long d'une grande rivière suédoise. CONNERS & NAIMAN (1984) ont mesuré un apport direct de litière totale de 30 à $37 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dans une rivière d'ordre 5, et 15 à 17 g dans une rivière d'ordre 6 (*). Pour une rivière de cette importance (ordre 7), les valeurs relevées dans la Garonne peuvent donc être considérées comme fortes.

L'hétérogénéité des dépôts de litière sur le sol des saulaies en bordure du fleuve suggère une intense redistribution de la matière végétale par les crues. La zone d'accumulation située en lisière des sites inondés et la zone d'érosion des litières et des sols située en deçà témoignent d'échanges entre le fleuve et ses rives. La matière végétale arrachée par les crues et entraînée par le courant est le plus souvent déposée à l'aval d'obstacles formés par les arbres. En raison du caractère dense et fermé des formations boisées riveraines, les accumulations observées sur un site peuvent également provenir de la remise en suspension d'une partie de la litière du site pendant l'inondation, redéposée par la suite au moment du retrait des eaux. Pauvres en feuilles mortes, ces franges naturelles de litière sont essentiellement constituées de matériel ligneux. Sur le sol au printemps (période des crues), les feuilles mortes de saule de l'année précédente sont décomposées à 75 %; le matériel restant est plus ou moins incorporé au sol et est parfois enfoui sous le sédiment déplacé par les crues (CHAUVET, 1988). Ainsi les apports indirects de feuilles mortes sous forme de grandes particules représentent probablement une part mineure de la contribution allochtone au bilan énergétique du fleuve. Dans leur étude sur les apports de litière à des rivières de différentes dimensions, CONNERS & NAIMAN (1984) montrent que les apports latéraux forment environ 10 % de la contribution totale pour des grandes rivières d'ordre 5 et 6, alors que ceux-ci constituent 40 à 50 % des apports pour un cours d'eau d'ordre 1. Par ailleurs, SHURE & GOTTSALK (1985) observent que les apports ou les pertes de litière dus aux crues représentent moins de 2 % de la production

(*) Les données de CONNERS et NAIMAN (1984) correspondent à la masse des litières sans les cendres. Toutefois, celles-ci sont relativement négligeables dans le bilan (moins de 10 % de la masse de litière).

d'une forêt alluviale inondée; selon les années, les mouvements de litière correspondent à un gain ou à une perte pour la forêt riveraine.

CONCLUSION

Notre estimation des apports directs de litière (feuilles mortes, fruits et brindilles) porte sur le tronçon de la Garonne s'étendant sur 4 km à partir du confluent de l'Ariège (fig. 1). Sur 8,58 km de rives (île comprise), 7,485 km sont occupés par des saulaies. Les apports annuels pour ce segment de rivière s'élèvent à : $7,485 \times 3,33 \approx 25$ t de litière. Ceci équivaut à la production annuelle d'une saulaie inondable dont la superficie serait de 4,8 ha, ce qui est considérable (fig. 1). Compte tenu d'une concentration moyenne de 40 % du poids sec de litière, les apports de carbone sont de 10 t. Rapportés à la surface du fleuve, ceux-ci représentent $15,2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$. Cette valeur est du même ordre que celle relevée en Amérique du Nord par CONNERS & NAIMAN (1984) pour une rivière d'ordre 5, mais deux fois plus élevée que celle notée par les mêmes auteurs pour une rivière d'ordre 6. Par ailleurs, le flux annuel de carbone organique en fines particules, mesuré à l'aval du tronçon de la Garonne, s'élève à environ 4 000 t, dont 3 000 t de matériel détritique essentiellement terrigène (CHAUVET & FABRE, 1989). L'importance de la matière organique d'origine terrestre provenant de l'ensemble du réseau apparaît donc prépondérante.

Comme de nombreuses formations boisées des zones humides, les bois riverains de la Garonne sont caractérisés par une forte production de litière, supérieure à celle des autres forêts caducifoliées des régions de climat tempéré froid. Les relations entre le fleuve et les formations boisées alluviales, plus précisément leur litière aquatique, peuvent être décrites en termes d'échange. Le fleuve et la nappe alluviale associée alimentent en eau et en nutriments les saulaies riveraines; en retour, celles-ci fournissent au fleuve une part importante de leur production de litière ($25 \text{ t} \cdot \text{an}^{-1}$ sur 4 km de cours d'eau).

Il est notable que, même dans le cas d'une rivière naturellement canalisée comme la Garonne au sud de Toulouse, les apports de litière terrestre sont élevés. A l'évidence, l'augmentation du rapport longueur des rives boisées/longueur du cours des grandes rivières au réseau tressé, anastomosé, accroît encore les échanges à l'interface terre-eau. Dans une certaine mesure, le fonctionnement écologique de ces grandes rivières s'apparente alors à celui des ruisseaux de l'amont, avec une prépondérance de la contribution allochtone sur la production primaire aquatique.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier D. LACAZE et A. PECH pour les récoltes de litière à terre, ainsi que C. ARLES pour son aide précieuse lors des prélèvements en bateau.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON N. H. & SEDELL J. R., 1979. — Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Ann. Rev. Entomology*, **24**, 351-377.
- BELL D. T., JOHNSON F. L. & GILMORE A. R., 1978. — Dynamics of litter fall, decomposition, and incorporation in the streamside forest ecosystem. *Oikos*, **30**, 76-82.

- BIRD G. A. & KAUSHIK N. K., 1981. — Coarse particulate organic matter in streams. In : M. A. LOCK & D. D. WILLIAMS (eds.), *Perspectives in running water ecology*, Plenum Press, New York, 41-68.
- BRAY J. R. & GORHAM E., 1964. — Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.*, 2, 101-157.
- BRINSON M. M., BRADSHAW H. D., HOLMES R. N. & ELKINS J. B., 1980. — Litterfall, streamflow and throughfall nutrient fluxes in an alluvial swamp forest. *Ecology*, 61 (4), 827-835.
- BUNT J. S., 1981. — Studies of mangrove litter fall in Tropical Australia. In : B. F. CLOUGH (ed.), *Structure, function and management of mangrove ecosystems in Australia*, Australian National University Press, Canberra, 223-237.
- CARBIENER R., 1970. — Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe occidentale : la forêt du lit majeur du Rhin au niveau du fossé rhénan (Fraxino-Ulmelum Oberd 53). Intérêt écologique et biogéographique : comparaison à d'autres forêts thermophiles. *Vegetatio*, 20, 97-148.
- CARBIENER R., 1983. — Le grand Ried central d'Alsace : écologie et évolution d'une zone humide d'origine fluviale rhénane. *Bull. Écol.*, 14, 249-277.
- CHAUVET E., 1988. — Influence of the environment on willow leaf litter decomposition in the alluvial corridor of the Garonne river. *Arch. Hydrobiol.*, 112 (3), 371-386.
- CHAUVET E. & FABRE A., 1989. — Dynamics of seston constituents in the Ariège and Garonne rivers (France). *Hydrobiologia* (sous presse).
- CONNERS P. E. & NAIMAN R. J., 1984. — Particulate allochthonous inputs: relationships with stream size in an undisturbed watershed. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 1473-1848.
- DECAMPS H., 1984. — Towards a landscape icology of river valleys. In : J. H. COOLEY & F. B. GOLLEY (eds.), *Trends in ecological research for the 1980s*, Plenum Publ. Co., 163-178.
- GESSEL S. P. & TURNER J., 1974. — Litter production by red alder in Western Washington. *Forest Science*, 20, 325-330.
- GLOAGUEN J. C. & TOUFFET J., 1974. — Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans une hêtraie atlantique. *Acta Œcol., Œcol. Plant.*, 9 (1), 11-28.
- GLOAGUEN J. C. & TOUFFET J., 1976. — Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans quelques peuplements résineux de Bretagne. *Ann. Sci. forest.*, 33 (2), 87-107.
- GLOAGUEN J. C. & TOUFFET J., 1982. — Production de litière dans une chênaie-hêtraie atlantique. Relations avec les caractères climatiques. *Revue Forestière Française*, 2, 108-118.
- GOULTIER P. F. E. & ALLAWAY W. G., 1979. — Litter fall and decomposition in a mangrove stand, *Avicennia marina* (Forst./Vierh., in Middle Harbour, Sidney). *Austr. J. Mar. Freshwater Res.*, 30, 541-546.
- HYNES H. B. N., 1963. — Imported organic matter and secondary productivity in streams. *Proc. XVIIth Int. Congr. Zool. Washington*, 4, 324-329.
- IMBERT D. & PORTECOF J., 1986. — Étude de la production de litière dans la mangrove de Guadeloupe (Antilles françaises). *Acta Œcol., Œcol. Plant.*, 7 (21), 379-396.
- KARLSTRÖM U., 1978. — Environmental factors, detritus and bottom fauna in the Ricklean — a north Swedish forest river. *Report of the Institute of Limnology*, Univ. of Uppsala, Sweden, 74 p.
- KIKUZAWA K., 1980. — Why do alder leaves fall in summer? *Japan. J. Ecol.*, 30, 359-368.
- KIKUZAWA K., ASAI T. & FUKUCHI M., 1984. — Leaf-litter production in a plantation of *Alnus inokumae*. *Journal of Ecology*, 72, 993-999.
- LEMÉE G. & BICHAUT N., 1971. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. I. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux majeurs. *Acta Œcol., Œcol. Plant.*, 6, 133-149.
- MATHEWS C. P. & KOWALCZEWSKI A., 1969. — The disappearance of leaf litter and its contribution to production in the River Thames. *J. Ecol.*, 57, 543-552.
- MEENTEMEYER V., BOX E. O. & THOMPSON R., 1982. — World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *Bioscience*, 32, 125-128.
- PARKER G. R. & SCHNEIDER G., 1975. — Biomass and productivity of an alder swamp in northern Michigan. *Can. J. For. Res.*, 5, 403-409.
- PAUTOU G. & DECAMPS H., 1985. — Ecological interactions between the alluvial forests and the hydrology of the Upper Rhône. *Arch. Hydrobiol.*, 104 (1), 13-37.
- PINAY G., DECAMPS H., ARLES C. & LACASSIN-SERES M., 1988. — Topographie Influence on carbon and nitrogen dynamics in riverine woods. *Arch. Hydrobiol.* (sous presse).

- RAPP M., 1969. — Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens : la forêt de *Quercus ilex* et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Acta Œcol., Œcol. Plant.*, 4, 377-410.
- REINERS W. A., 1972. — Structure and energetics of three Minnesota forests. *Ecol. Monogr.*, 42, 71-94.
- RODIN L. E. & BAZILEVICH N. I., 1967. — *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburg and London, 1 vol., 288 p.
- SHURE D. H. & GOTTSALK M. R., 1985. — Litter-fall patterns within a floodplain forest. *Am. Midl. Nat.*, 114 (1), 98-111.
- STRAHLER A. N., 1957. — Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans. Am. Geophys. Union*, 38, 913-920.
- SVIRIDOVA L. K., 1961. — Role of improvement cuttings in raising forest soil fertility. *Soviet Soil Sci.*, 401-405.
- TILTON D. L. & BERNARD J. M., 1975. Primary productivity and biomass distribution in an alder shrub ecosystem. *Am. Midl. Nat.*, 94, 251-256.
- VANNOTE R. L., MINSHALL G. W., CUMMINS K. W., SEDELL J. R. & CUSHING C. E., 1980. — The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 130-137.
- WITKAMP M. & DRIFT J. VAN DER, 1961. — Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. *Plant and Soil*, 35, 257-268.