

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME
DE LA FORET SUBEQUATORIALE DE BASSE COTE-D'IVOIRE
VI. LES CYCLES DES MACROELEMENTS

par F. BERNHARD-REVERSAT

L'étude quantitative des cycles des éléments minéraux en forêt dense tropicale est rendue particulièrement difficile pour diverses raisons :

— la grande diversité taxonomique des strates arborescentes, qui est à l'origine d'une hétérogénéité de la répartition spatiale des éléments minéraux dans la biomasse et dans les flux de litière et de pluviolessivage ;

— l'abondance de groupes animaux, termites et lombriciens, très actifs dans le brassage de la matière organique ;

— l'impossibilité d'une mesure directe de la circulation des éléments dans le sol, de leur drainage et de leur absorption par la végétation, problème commun à tous les écosystèmes forestiers.

On considérera successivement les grands compartiments de stockage des bioéléments et les flux les plus importants, entrées, transferts et sorties.

1. LES APPORTS D'ÉLÉMENTS A L'ÉCOSYSTÈME.

Les mesures des teneurs de l'eau de pluie en éléments ont été faites par Roose (1974) à Adiopodoumé, station proche de la forêt du Banco. Les résultats moyens pour les années 1970-1972 sont donnés au tableau XXV et peuvent être considérés comme valables pour les précipitations de la région de Yapo, environ 50 km plus au nord.

Ce tableau montre une grande variabilité des résultats obtenus en zone tropicale. Ces variations sont sans doute en partie dues à l'influence plus ou moins grande de la mer, l'origine marine d'une partie des minéraux de l'atmosphère étant reconnue par de nombreux auteurs (revue par Mathieu, 1972), en particulier pour K et Mg. Le calcium aurait par contre une origine continentale.

L'abondance de calcium dans les eaux de pluies recueillies à Adiopodoumé est remarquable et ne se retrouve pas ailleurs.

TABLEAU XXV

*Teneur moyenne des eaux de pluie (en pour 100)
et apports annuels (kg/ha, en italiques)
dans diverses régions de la zone tropicale humide.*

LOCALITÉS	N	P	K	Ca	Mg
Côte-d'Ivoire, Adiopodoumé (Roose, 1974)	1,34 * 21,2	0,15 2,3	0,35 5,5	1,9 30	0,45 7
Ghana (Nye, 1961)	0,85 ** 14	0,02 0,41	1,05 17,4	0,76 12,6	0,68 11,3
Nigeria (Jones et al., 1970)	0,37 ** 4,56			0,9	0,7
Cameroun, Yaoundé (J. Boyer, 1973)	12 * 	1,7	12	3,8	1,5
Porto Rico (Edmisten, 1970 ; Sollins et al., 1970)	0,46 * 14				
Amazonie (Klinge et al., 1972)	10 * 	0,3		3,7	3

* N total ; ** N minéral.

L'autre élément important est l'azote, principalement sous forme organique (6 kg/ha de N minéral pour 21 de N total). Nye (1961) et Edmisten (1970) trouvent également des apports d'azote appréciables. La revue de la littérature faite par Mathieu (1972) montre que la matière organique est présente en quantité assez grande dans l'atmosphère sous forme de pollens et surtout de substances volatiles évaporées ; il semblerait qu'une synthèse soit également possible.

Des apports importants en potassium ont été trouvés en zone tropicale par Nye (1961), Genevois (1967) et J. Boyer (1973), mais à Adiopodoumé les apports sont faibles.

2. IMMOBILISATION DANS LA VÉGÉTATION.

a) *Méthode.* — La quantité d'éléments minéraux immobilisés dans la biomasse a été estimée par abattage d'arbres dans des forêts de type identique à celles qui sont étudiées. Des échantillons de sciure ont été prélevés à différentes hauteurs du tronc.

A partir des données sur la biomasse totale et la contribution des principales espèces (Chapitres 2 et 4), on a calculé la « minéralomasse » de ces espèces qui représentent 50 % de la biomasse totale. Par extrapolation, on a appliqué les teneurs moyennes obtenues aux autres espèces pour apprécier la minéralomasse totale.

Les mesures faites sur de petites surfaces au Banco ont montré que la biomasse des feuilles correspondait à la quantité de feuilles tombant annuellement. Aussi on a utilisé la quantité de phosphore, potassium, calcium et magnésium contenue dans la litière d'une année pour l'appréciation de la minéralomasse des feuilles. Pour l'azote, on a corrigé en multipliant par 1,3, ce rapport ayant été observé à plusieurs occasions entre les feuilles sur l'arbre et la litière fraîche.

Il n'a pas été tenu compte des racines qui représentent dans d'autres forêts tropicales 9 % (Golley et al. 1969) ou 10 % (Greenland et Kowal 1960) de l'immobilisation de minéraux dans la végétation. Nous adopterons ce pourcentage pour l'évaluation de l'immobilisation des bioéléments dans l'ensemble du compartiment biomasse ligneuse.

b) *Résultats.* — Le tableau XXVI donne les moyennes pondé-

TABLEAU XXVI

Teneur en éléments minéraux des parties aériennes ligneuses, en % de la matière sèche.

Stations		N	P	K	Ca	Mg
BANCO	Moyenne	0,26	0,021	0,13	0,26	0,11
	Valeurs spécifiques extrêmes	0,10-0,36	0,016-0,50	0,05-0,22	0,13-0,58	0,05-0,25
YAPO	Moyenne	0,22	0,021	0,10	0,49	0,05
	Valeurs spécifiques extrêmes	0,09-0,38	0,016-0,044	0,02-0,28	0,34-0,75	0,01-0,12

rées par la biomasse ligneuse aérienne calculées avec dix espèces pour la forêt du Banco et treize espèces pour la forêt de Yapo. Des différences très nettes sont observées entre les deux forêts dans les résultats concernant le calcium et le magnésium. Aucune différence ne peut être mise en évidence pour les autres éléments compte tenu de la variabilité entre espèces.

TABLEAU XXVII

*Immobilisation d'éléments minéraux
dans la biomasse de forêts tropicales ombrophiles.*

Localités	Biomasse t/ha	kg/ha				
		N	P	K	Ca	Mg
Côte-d'Ivoire (Bernhard-Reversat) :						
Banco	370 *	1 150	90	520	1 000	430
Yapo	330 *	850	70	350	1 670	170
Ghana, Kade (Greenland et Kowal, 1960)	287	1 780	116	860	2 100	332
Panama (Golley et al., 1969) :						
Forêt de basse altitude	276	—	33	1 045	857	367
Forêt prémontagnarde ..	284	—	12	1 331	1 776	698
Porto Rico (Ovington et Olson, 1970)	200 *	814	43	517	894	340
Ghana, forêt secondaire (Nye, 1958)	118 *	395	27	262	348	169
Zaïre, forêt secondaire (Bartholomew et al., 1953)	152	590	104	585	720	

* Racines exclues.

Les estimations des quantités d'éléments immobilisées dans l'ensemble des parties aériennes sont présentées au tableau XXVII. Des comparaisons, faites sur quelques espèces, ayant montré l'absence de différence de composition entre les arbres de plateau et de talweg sur les sables tertiaires, une estimation globale du stock dans le bois a été faite pour la forêt du Banco.

Par contre, on observe des différences notables entre les deux forêts pour le calcium et le magnésium, la nature du sol semblant avoir une influence sur le stockage de ces éléments.

Le tableau XXVII indique également que les valeurs obtenues sont en accord avec celles qui ont été calculées pour d'autres forêts tropicales naturelles. Les différences observées sont plus vraisemblablement liées aux sols qu'aux types de forêt ; cependant les forêts secondaires montrent une immobilisation plus faible.

3. LE FLUX ENTRE LA VÉGÉTATION ET LE SOL.

Les apports d'éléments minéraux au sol se font principalement par la chute de litière, la décomposition des racines mortes (qu'il n'est pas possible de mesurer) et le pluviollessivage.

a) *L'apport par la litière.* — Cette phase du cycle a été étudiée dans une précédente publication et sera résumée ici (Bernhard, 1970).

Les échantillons de litière groupant deux semaines de récoltes ont été analysés pendant un an. Les teneurs moyennes sont données au tableau XXVIII. Ce tableau fait apparaître des diffé-

TABLEAU XXVIII

Moyennes annuelles des teneurs en éléments de la litière, en % de la matière sèche.

	Stations	N	P	K	Ca	Mg
Feuilles	Banco I * ...	1,54	0,069	0,22	0,56	0,46
	Banco II * ..	1,80	0,158	0,91	0,95	0,41
	Yapo	1,40	0,050	0,28	1,32	0,29
Fruits et fleurs	Banco I	1,35	0,101	0,62	0,30	0,39
	Banco II ...	1,96	0,191	1,72	0,28	0,28
	Yapo	1,38	0,074	0,65	0,49	0,19
Bois	Banco I	0,77	0,039	0,10	0,29	0,25
	Banco II ...	0,72	0,041	0,19	0,73	0,17
	Yapo	0,64	0,014	0,04	1,23	0,15

* Banco I = station de plateau. — Banco II = station de talweg.

rences systématiques entre les trois sites pour la litière de feuilles : les teneurs en azote, phosphore et magnésium de la litière de Yapo sont plus faibles que celles de la litière du Banco, mais sa teneur en calcium est plus élevée. Au Banco, la litière du talweg, comparée à celle du plateau, est plus riche en phosphore, calcium et surtout potassium (teneur quatre fois plus élevée).

Toutes ces différences s'observent également si l'on considère les litières des espèces présentes dans plusieurs stations et sont donc bien liées à la station (F. Bernhard, 1970). La teneur globale en azote de la litière de feuilles, plus élevée au Banco II qu'au Banco I, est due à l'abondance de *Turraeanthus africana* dans le talweg.

Au Banco l'influence de la situation topographique sur la composition chimique de la litière est remarquable. Il semble que ce phénomène ne se retrouve pas à Yapo (Bernhard 1970).

Ces faits se retrouvent dans le calcul des quantités d'éléments

TABLEAU XXIX

Apport annuel d'éléments minéraux au sol par la litière, kg/ha.

Stations		N	P	K	Ca	Mg
Banco I (plateau)	feuilles	135	6,0	19,5	49,1	39,6
	fleurs - fruits	11,4	0,8	5,2	2,5	3,3
	bois	23,6	1,2	3,2	8,9	7,8
	Total	170	8	28	61	51
Banco II (talweg)	feuilles	142	12,5	72,2	74,8	32,4
	fleurs - fruits	6,7	0,6	5,9	1,0	1,0
	bois	9,2	0,5	2,4	9,3	2,1
	Total	158	14	81	85	36
Yapo	feuilles	89	3,2	18,1	84,5	18,5
	fleurs - fruits	16,0	0,8	7,6	5,7	2,2
	bois	7,7	0,2	0,5	14,7	1,8
	Total	113	4	26	105	23

minéraux rapportés au sol annuellement par la litière (tableau XXIX). La pauvreté observée à Yapo est accentuée par le fait que la chute de litière y est un peu moins abondante qu'au Banco. La répartition de cet apport au cours de l'année suit les variations de la chute de litière, les teneurs étant assez constantes.

Le tableau XXX permet de comparer nos résultats à ce qui a été trouvé pour d'autres forêts. Les résultats concernant les forêts denses humides d'Afrique s'accordent assez bien avec les nôtres. Les forêts ombrophiles de l'Amérique tropicale semblent avoir un retour au sol par les litières moins important.

TABLEAU XXX

*Apport au sol par la litière
dans différentes forêts pluvieuses sempervirentes, kg/ha/an.*

Localités	N	P	K	Ca	Mg
Zaire (Laudelout et al., 1954)	154-224	7-9	48-87	84-105	44-53
Ghana (Nye, 1961)	199	7	68	206	45
Trinidad (Cornforth, 1970)	56-61	2-3	10-12	57-68	15
Amazonie (Klinge et Rodrigues, 1968)	106	2	13	18	13
Porto Rico (Odum, 1970), (Edmisten, 1970)	88	1	2	45	10
Malaisie (Lim, 1974)	100	3	21	65	18

b) *Les eaux de pluie sous forêt.* — Seul l'entraînement par l'eau d'égouttement (« throughfall ») a été mesuré, l'écoulement le long des troncs (« stemflow ») n'ayant qu'une faible importance dans l'apport total.

Dans les trois sites, les eaux de pluie ont été recueillies toutes les semaines dans douze à vingt pluviomètres par station. Les analyses d'échantillons groupant quatre semaines ont été faites pendant deux ans.

Les teneurs en azote, potassium et magnésium des eaux de pluviolessivage sont proportionnelles aux teneurs dans les litières. Par contre l'accumulation relative de calcium dans les feuilles à Yapo ne se traduit pas par un lessivage plus important de cet élément, et semble donc concerner le calcium fixé. Enfin, la quantité de phosphore trouvée dans les eaux d'égouttement est relativement importante à Yapo, comparée à la teneur dans les feuilles.

Comme le montre la figure 21, il existe une relation entre la quantité de pluie et la quantité d'éléments minéraux qu'elle contient. Le type de la relation dépend de l'élément considéré. Dans tous les cas l'augmentation de la quantité lessivée est très rapide avec l'augmentation de la pluviosité jusqu'à 100-200 mm par quatre semaines. Au-delà la quantité d'éléments reste constante (cas du magnésium) ou augmente faiblement (cas du calcium et du phosphore). La pente reste forte dans le cas de l'azote et du potassium.

Ces courbes reflètent les deux processus du pluviolessivage : échange à la surface de la feuille, d'une part, et diffusion dans la feuille, dont la vitesse dépend de l'élément considéré, d'autre part (Mecklenburg et al. 1966).

Le lessivage du potassium, qui est très intense dans la station du Banco II, diminue cependant au-dessus de 200 à 250 mm par quatre semaines (juin-juillet). Ceci pourrait être dû à une diminution importante de la teneur du feuillage en potassium, perdu pendant la saison des pluies.

Ces relations régissent la répartition de l'apport par pluviolessivage au cours de l'année (figure 22). Le maximum se situe au début de la grande saison des pluies, entre mars et mai, ce qui diminue les possibilités de pertes par lixiviation en juin.

L'apport annuel, calculé à partir de ces données, figure au tableau XXXI (apports atmosphériques et lessivage). Peu de résul-

TABLEAU XXXI

Apport annuel d'éléments minéraux par les eaux d'égouttement sous forêt, en kg/ha.

Localités	N	P	K	Ca	Mg
Côte-d'Ivoire :					
Banco I (plateau)	80 *	2,2	65	39	41
Banco II (talweg)	81 *	9,8	175	47	48
Yapo	33 *	6,0	88	35	23
Bassin de l'Amitioro (forêt semi-décidue) (Mathieu, 1972)	—	2	81	18	6
Ghana (Nye, 1961)	26 **	4	237	41	29
Porto Rico (Edmisten, 1970 ; Sollins et al., 1970)	65 *	—	—	69	25

* N total. — ** N minéral.

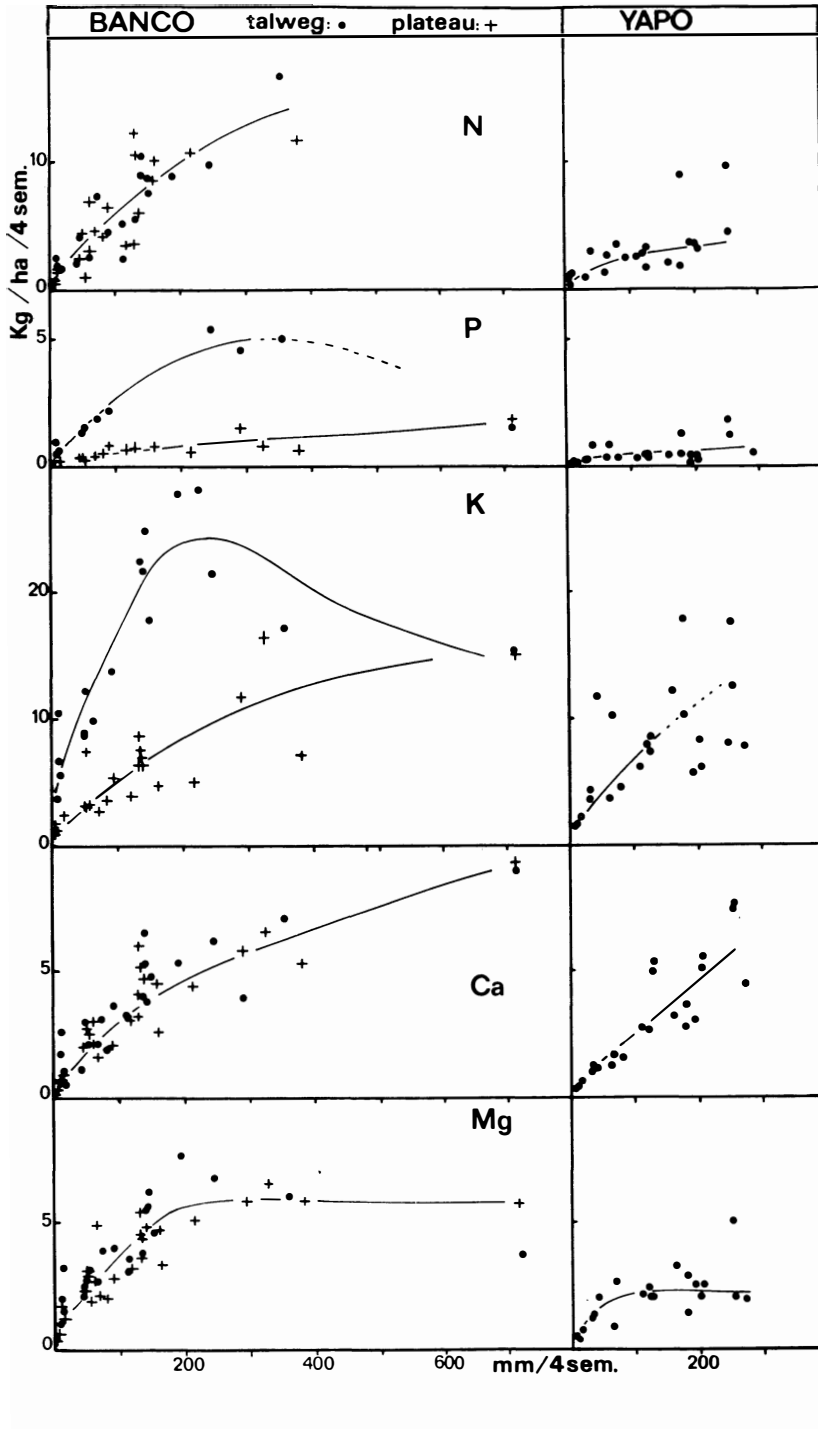


Figure 21. — Relations entre les précipitations sous forêt et la quantité d'éléments minéraux qu'elles apportent par ha et par période de quatre semaines.

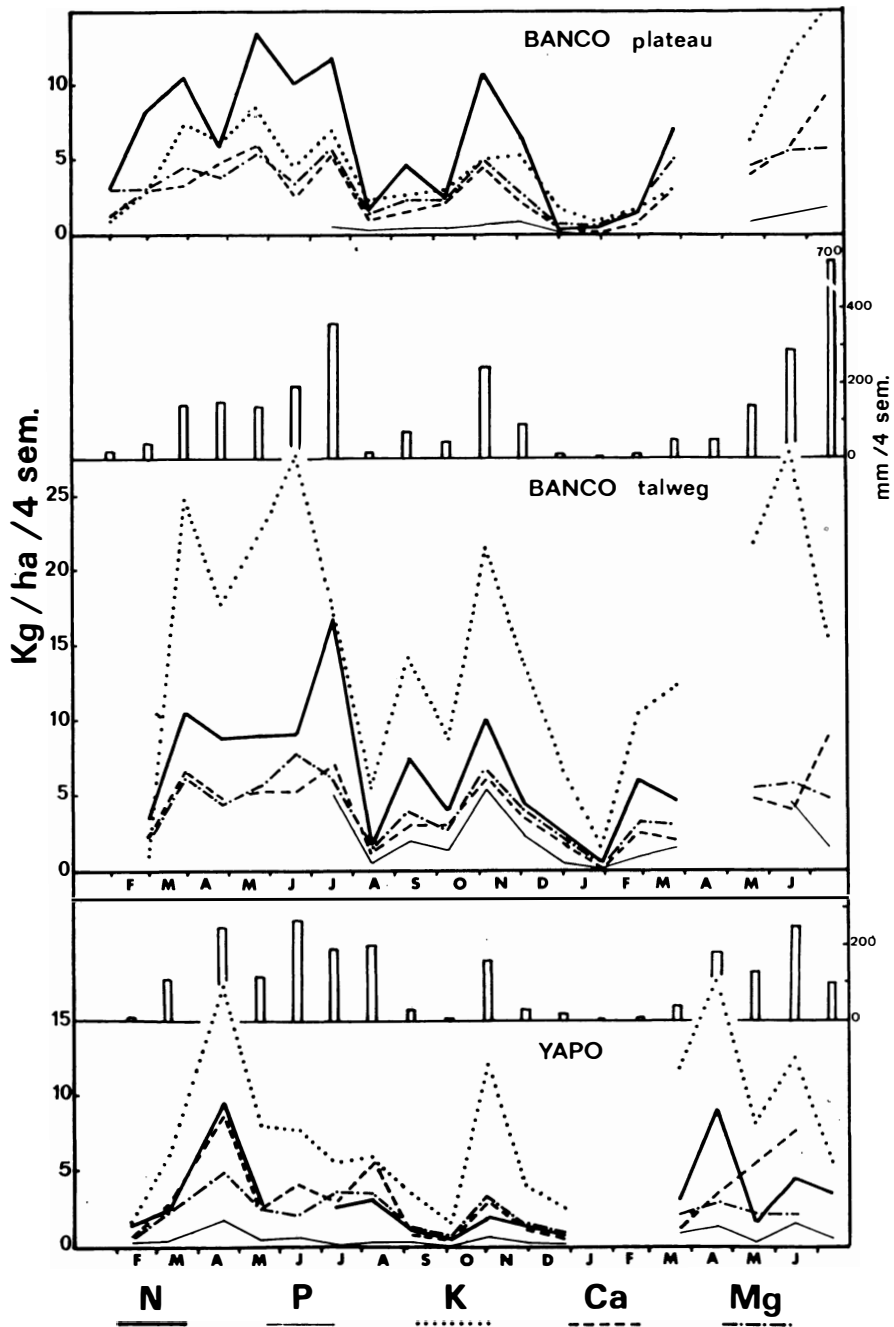


Figure 22. — Evolution saisonnière de l'apport au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie sous forêt. Histogrammes et échelles de droite : précipitations.

tats permettent de connaître l'apport annuel dans d'autres forêts ombrophiles ; quelques-uns sont réunis sur ce tableau.

La composition de l'eau d'écoulement des troncs n'a pas été étudiée car elle représente moins de 1 % de la quantité d'eau arrivant au sol (Huttel, ce fascicule, p. 200 ; McColl 1970 ; Nye 1961). Sa teneur en éléments minéraux est parfois plus élevée que celle de l'eau de pluviolessivage (McColl 1970) ou du même ordre (Jordan 1970), et n'entre vraisemblablement que pour une faible part dans l'apport total.

c) *Conclusions sur les apports au sol.* — Les quantités d'éléments recyclés annuellement sont résumées au tableau XXXII

TABLEAU XXXII

Flux annuel total des éléments minéraux majeurs entre la végétation et le sol, en kg/ha.

STATIONS	N	P	K	Ca	Mg
Banco I (plateau)	229	8	88	70	85
Banco II (talweg)	218	21	250	102	77
Yapo	125	8	109	110	38

(exclusion faite de l'apport atmosphérique). On note que les flux d'azote et de magnésium sont plus faibles en forêt de Yapó qu'en forêt du Banco, et que le talweg du Banco se distingue par l'importance des flux de potassium et de phosphore. Ces différences seront discutées plus loin. Au cours de l'année, la plus grande partie de l'apport se fait de janvier à mai, période qui cumule le maximum de chute de litière et d'apport par les pluies. Cependant si les éléments contenus dans la pluie sont en grande partie rapidement utilisables par les plantes, ceux qui sont contenus dans la litière doivent subir une minéralisation dont la vitesse est variable.

4. LES ÉLÉMENTS MINÉRAUX DE LA LITIÈRE.

a) *Libération des éléments minéraux de la litière.*

La composition chimique de la litière de feuilles a été suivie au cours de la décomposition in situ (Bernhard-Reversat 1972). Malgré des résultats variables d'un essai à l'autre, on peut faire les observations suivantes.

Le potassium est rapidement lessivé et 70 à 80 % ont disparu après deux semaines, 80 à 90 % après quatre semaines. Ainsi le potassium apporté par la chute de litière de la saison sèche pourra être utilisé par la végétation avant la saison des pluies et les possibilités de pertes par lixiviation sont ainsi diminuées.

Le magnésium et le phosphore disparaissent sensiblement plus vite que la matière organique, mais non le calcium.

Le comportement de l'azote est complexe. Nous avons observé dans un cas, et d'autres auteurs l'ont également noté en forêts tempérées (revue bibliographique par Moore, 1966), une augmentation en valeur absolue de la quantité d'azote présente. D'autre part on a montré qu'une minéralisation nette assez importante de l'azote pouvait avoir lieu dans la litière (Bernhard-Reversat 1974).

Les éléments minéralisés au niveau de la litière peuvent être directement utilisés par la végétation grâce au chevelu de racines qui pénètre dans la litière. Ce phénomène a été souligné par Went et Stark (1968) en forêt amazonienne où il semble particulièrement important.

b) *Les réserves du sol.*

1°) *Les cations échangeables.* — L'analyse des bases échangeables (1) a été faite à plusieurs reprises à des saisons différentes. La variabilité est élevée et les résultats moyens obtenus représentent des ordres de grandeur. D'autre part les réserves mobilisables du sol comprennent, outre les cations échangeables, des formes labiles qui n'ont pas été étudiées (Masozera et Bouyer 1972).

La figure 23 montre les teneurs des sols en fonction de la profondeur. Les teneurs sont particulièrement faibles à la station de plateau du Banco et nettement plus élevées à Yapo qu'au Banco, mais si l'on considère les stocks (fig. 24), c'est la station du talweg du Banco qui a les réserves les plus grandes.

On note que la teneur de la litière de feuilles en calcium reflète celle du sol, alors que la teneur en potassium de la litière reflète le stock du sol ; ceci peut s'expliquer par la plus grande mobilité du potassium. Le comportement du magnésium ne montre pas de relation entre la teneur de la litière et le sol ; par contre on observe une relation négative entre les teneurs en calcium et en magnésium de la litière globale, et également entre les teneurs de la litière de *Dacryodes excelsa*, l'espèce la plus abondante dans les deux forêts. Ces relations suggèrent une compétition au niveau de l'absorption par les racines entre ces deux éléments, bien que le nombre d'observations soit insuffisant pour obtenir une certitude.

2°) *Azote et phosphore.* — L'étude de l'azote du sol a été faite dans les trois sites (Bernhard-Reversat 1974). La teneur en azote

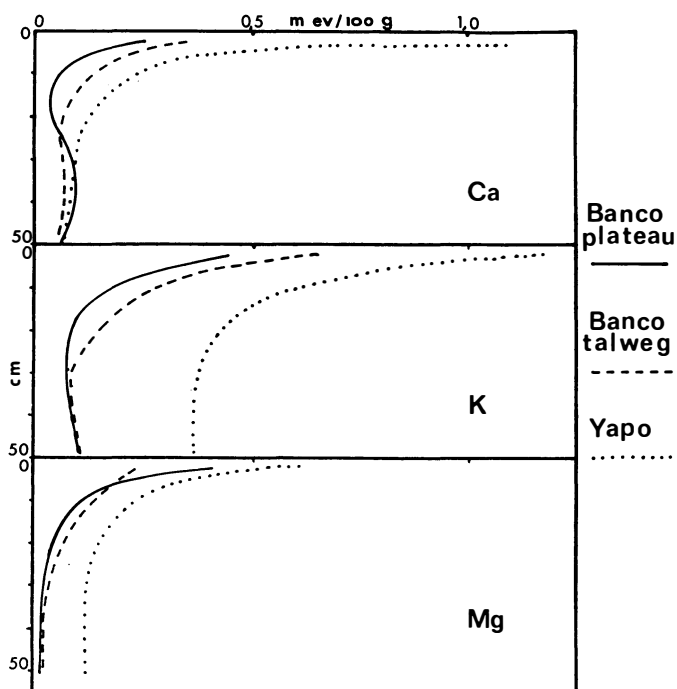


Figure 23. — Répartition de la teneur en cations échangeables du sol en fonction de la profondeur.

total (1) diminue très rapidement au-dessous de 10 cm ; entre 0 et 10 cm elle est de 1,91 ‰, au Banco I (plateau), 0,96 ‰ au Banco II (talweg) et 2,94 ‰ à Yapo ; le stock ainsi constitué est donné au tableau XXXIII ; il est sensiblement plus faible à Yapo qu'au Banco au-dessous de 10 cm. D'autres auteurs donnent des valeurs du même ordre pour des forêts ombrophiles (Bartholomew et al., 1953 ; Cornforth, 1970).

La quantité d'azote minéral présent dans le sol est très faible malgré une minéralisation nette active : il est rapidement utilisé par la végétation.

Le phosphore assimilable a été extrait selon la méthode décrite par Duchaufour (1960). La répartition dans le profil est montrée à la figure 25, et le stock au tableau XXXIII. La disparité entre les trois sites est plus élevée que pour les autres éléments et la pauvreté du sol de Yapo est remarquable ; elle se retrouve pour le phosphore total (1). Ces différences se reflètent dans la litière de feuilles.

(1) Analyses du Laboratoire Central d'Analyse d'Adiopodoumé (O.R.S.T.O.M.).

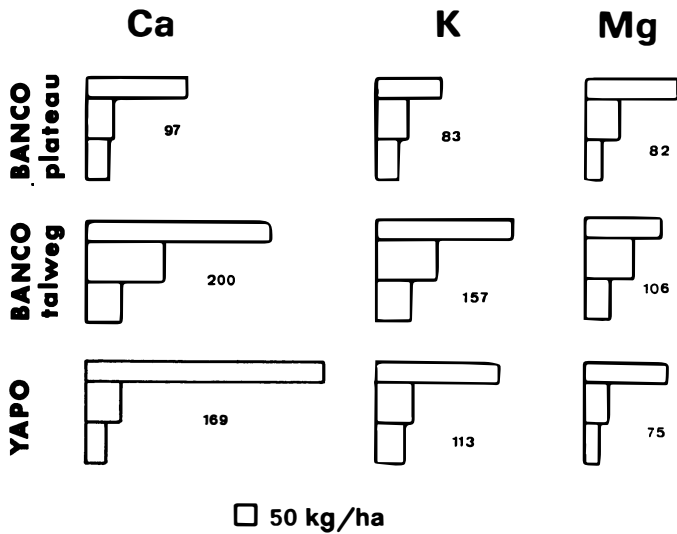


Figure 24. — Estimation des réserves en cations échangeables dans les 50 premiers centimètres du sol. Le chiffre figurant à côté de chaque histogramme indique la quantité totale en kg/ha.

Nos observations ne concordent pas avec les résultats de Acquaye et Oteng (1972) qui observent au Ghana une corrélation positive du phosphore avec le carbone et l'azote des sols forestiers. D'autre part ils trouvent des teneurs en phosphore plus élevées dans les sols sur schistes birrimiens (cas de Yapo) que dans

TABLEAU XXXIII

Stock d'azote et de phosphore dans le sol, en kg/ha.

Stations	N total		P assimilable		P total
	0 - 10 cm	10 - 50 cm	0 - 10 cm	10 - 50 cm	0 - 50 cm
Banco I	1 700	4 800	13	40	600
Banco II	1 200	4 600	89	238	1 300
Yapo	1 600	1 000	9	16	200

les sols sur sables tertiaires (cas du Banco). Par contre, Cornforth (1970) à Trinidad, en forêt ombrophile, trouve une quantité de phosphore assimilable aussi faible qu'à Yapo. Bates et Baker (1960), travaillant sur un sol forestier du Nigeria, mesurent une quantité de phosphore totale du même ordre que celle du Banco, et montrent que la teneur en P assimilable est comprise entre 24 et 34 ppm dans l'horizon supérieur.

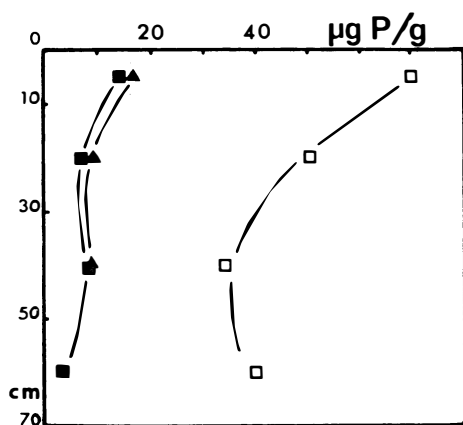


Figure 25. — Répartition du phosphore assimilable du sol.
Carrés noirs : Banco plateau. Carrés blancs : Banco talweg. Triangles : Yapo.

3°) *Minéralisation de l'azote dans le sol.* — La minéralisation de l'azote a été étudiée *in vitro* et *in situ* dans un précédent travail (Bernhard-Reversat 1974). Nous donnerons ici les principaux résultats.

Les mesures au laboratoire n'ont montré une production d'azote nitrique élevée que dans l'horizon 0-10 cm ; dans les horizons inférieurs la production d'azote nitrique est très faible ou nulle ; l'ammonification diminue également en profondeur, mais plus lentement.

La nitrification, mesurée à des humidités différentes, montre une grande sensibilité à ce facteur ; elle est nulle aux faibles humidités, passe par un optimum qui varie selon le site et diminue aux humidités élevées. Une dénitrification très rapide se produit dans les sols saturés. De tels résultats ont été observés dans des sols forestiers de Casamance au Sénégal (Moureaux, 1967).

Des mesures de la minéralisation *in situ* ont été faites toutes les quatre semaines pendant deux ans au Banco et dix-huit mois à Yapo. La production moyenne d'azote minéral pour quatre

(1) Analyses du Laboratoire Central d'Analyse d'Adiopodoumé (O.R.S.T.O.M.).

semaines, est, en γ/g de sol, de 14,3 au Banco I, 9,4 au Banco II, 18,3 à Yapo. On n'observe pas de variation saisonnière caractéristique. Les productions annuelles sont données au tableau XXXIV.

TABLEAU XXXIV

Minéralisation nette de l'azote in situ ($N. NH_4 + N. NO_3$).

Stations	Nombre de mesures	Production annuelle dans le sol (0-10 cm) kg/ha	Taux annuel % N total du sol	Production annuelle dans la litière kg/ha	Total kg/ha
Banco I ..	23	167	9,8	8	175
Banco II ..	23	156	12,5	12	168
Yapo	13	125	8,0	3	128

Le taux de minéralisation en forêt de Yapo est relativement faible malgré une minéralisation potentielle en étuve élevée ; il est possible que l'azote y soit sous une forme plus difficilement décomposable qu'au Banco peut-être à cause d'une protection par les colloïdes argileux (Dommergues, 1971). Au Banco la différence entre les deux sites correspond bien à une plus faible capacité de minéralisation sur le plateau, en relation avec un pH plus bas et un rapport C/N plus élevé.

Le bilan des apports d'azote au sol, mis en regard du tableau XXXIV, laisse penser qu'au Banco le sol inférieur à 10 cm, qui a une bonne potentialité de minéralisation, est susceptible de minéraliser activement l'azote organique entraîné par les eaux de pluie en profondeur. A Yapo il semble que le sol superficiel (0-10 cm) assume une plus grande part de la minéralisation de l'azote organique (Bernhard-Reversat, 1974).

Le problème complexe de la minéralisation du phosphore n'a pu être approfondi dans le cadre du présent travail. Un essai d'incubation de six semaines en étuve a montré une minéralisation nette nulle au Banco II, et négative au Banco I et à Yapo où l'on observe une immobilisation du phosphore liée à la forte activité biologique de ces sols et à la faible teneur en phosphore de la matière organique apportée par la litière. Igue et al. (1971) ont montré, avec des sols de zone tropicale humide (Costa Rica), que pendant les trois premiers mois d'incubation il y avait immobilisation, qui pouvait se maintenir au moins dix mois dans certains sols. D'après cet auteur, la valeur minimum du rapport C/P

pour qu'il y ait minéralisation nette est de 200. Au Banco II le rapport C/P est inférieur à cette valeur, mais au Banco I il est de 230 et à Yapo de 500. Il est donc probable que dans ces deux stations il n'y ait pas de minéralisation mesurable du phosphore.

c) *Circulation des éléments minéraux dans les horizons supérieurs du sol.*

Méthode. — Dans chaque station on a placé deux lysimètres constitués par des auge de 50 cm de long et 10 cm de large. Ils sont remplis de sable grossier et placés dans le sol comme l'indique la figure 26. Le sol situé au-dessus des lysimètres n'est pas perturbé et la végétation subsiste.

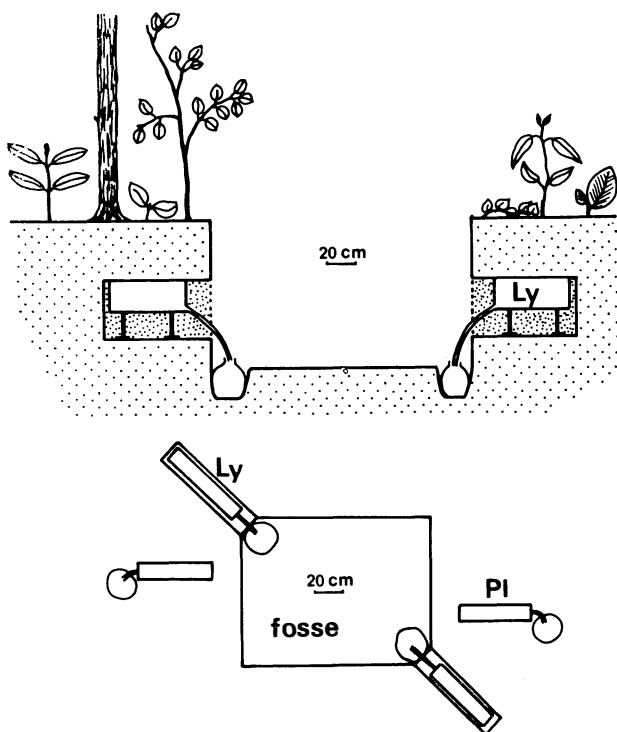


Figure 26. — Schéma de l'installation des lysimètres (en haut : coupe, en bas : plan). — Ly : lysimètre, Pl : pluviomètre.

Le haut du lysimètre est placé à 40 cm de profondeur. Cette dimension a été choisie d'après les profils de répartition des petites racines dont 60 à 80 % se trouvent dans les quarante premiers centimètres du sol (Huttel 1974).

Pour diminuer l'erreur due au nombre insuffisant de lysimètres, les eaux recueillies sont comparées avec les eaux de deux pluviomètres placés à proximité immédiate.

Les eaux sont recueillies toutes les semaines ; les échantillons moyens sont faits pour quatre semaines et analysés (1).

Résultats. — Le rapport moyen, pondéré par les quantités de pluies, entre les teneurs des eaux de lysimètres et des eaux de pluviomètres a été calculé, afin d'éliminer le fait que les teneurs des eaux de pluies ne sont pas représentatives avec seulement deux pluviomètres. Les résultats figurent au tableau XXXV.

TABLEAU XXXV

Rapport des teneurs : eaux lysimètres/eaux pluviomètres.

Stations	N total	P	K	Ca	Mg
Banco I	1,0	0,23	0,51	2,0	1,0
Banco II	1,5	0,20	0,58	3,6	1,5
Yapo	3,9	0,17	0,60	2,6	2,1
Analyse de variance entre stations	S 1 %	N.S.	N.S.	S 2,5 %	S 1 ‰

Le phosphore n'est pratiquement pas entraîné par les eaux de percolation qui n'en contiennent souvent que des traces. Le potassium, bien que très mobile, se trouve en faible quantité dans les eaux de percolation. Ces deux éléments sont retenus ou réabsorbés dans les horizons superficiels du sol. Le calcium est l'élément le moins bien retenu. Ces résultats seront discutés plus loin.

Le magnésium et le calcium sont significativement mieux retenus dans la station du plateau du Banco que dans les autres sites ; il est possible que le sol de cette station ayant des teneurs en cations très faibles, la nutrition minérale de la végétation se fasse pour une plus grande part à partir des éléments libres dans les eaux.

L'azote est peu entraîné au Banco. Par contre à Yapo il sem-

(1) Toutes les analyses d'eaux sont faites par le Laboratoire Central d'Analyse d'Adiopodoumé (O.R.S.T.O.M.).

ble y avoir une mauvaise économie de l'azote, dans un écosystème déjà pauvre en cet élément.

On observe au Banco une relation négative assez lâche entre la teneur des eaux de percolation et la quantité de pluie (à défaut de la quantité d'eau percolée dont on ne peut tenir compte à cause des erreurs dues au dispositif expérimental) ; cette relation n'existe pas à Yapo. Pour Jordan et Kline (1972), l'existence d'une telle relation est liée à un sol désaturé et (ou) ayant une capacité d'échange faible, alors que l'absence de relation indique un taux de saturation et une capacité d'échange élevés. Le tableau XXXVI montre que les différences entre les deux forêts vont bien dans ce sens, le sol de Yapo étant capable de compenser plus facilement les variations de teneurs de la solution du sol.

TABLEAU XXXVI

Coefficient de relation entre la teneur des eaux de percolation et la pluviosité pour quatre semaines, et caractères du complexe absorbant.

Stations	K	Ca	Mg	Capacité d'échange cationique, m. ev./100 g		Taux saturation %	
				0-10 cm	10-40 cm	0-10 cm	10-40 cm
Banco I	0,55 S	0,52 S	0,53 S	13,1	6,7	8,0	5,4
Banco II	0,49 S	0,44 S	0,39 NS	4,6	5,0	18,3	8,0
Yapo	0,16 NS	0,33 NS	0,02 NS	14,0	6,1	19,6	10,2

S : significatif au risque de 10 %. — NS : non significatif.

5. LES SORTIES DE L'ÉCOSYSTÈME.

En l'absence d'exploitation, les pertes d'éléments minéraux se limitent à leur entraînement par les eaux vers la nappe phréatique et vers les cours d'eau. Il ne nous a pas été possible de déterminer quantitativement les sorties d'éléments minéraux ; en effet cela nécessite, en supposant que les conditions géologiques s'y prêtent, une installation importante permettant de recueillir les eaux

d'un bassin versant (Bormann et al., 1969 ; Mathieu, 1972). Nous disposons cependant de quelques données apportant des informations qualitatives.

Au Banco, on a prélevé à plusieurs reprises l'eau d'un petit cours d'eau dont la source est située en aval de la station de talweg. D'autre part des analyses de l'eau de la nappe phréatique du Banco ont été faites par la SODECI (1).

Les résultats des analyses, donnés au tableau XXXVII, montrent des eaux faiblement minéralisées et confirment les résultats obtenus avec les lysimètres : quantités de phosphore presque nulles, peu de potassium, teneurs plus importantes en calcium.

TABLEAU XXXVII

Composition chimique des eaux de cours d'eau et de la nappe phréatique, en ppm.

Stations	N total	N minéral	P	K	Ca	Mg
Banco, cours d'eau :						
moy.	1,06	0,46	0,02	0,44	1,63	0,98
extrêmes	0,25-1,75	0,17-0,74	0,01-0,2	0,25-0,65	0,52-5,62	0,50-2,30
Banco, nappe .. (Sodeci)	—	0	0	—	0,8	0,24
Banco, nappe .. (Rougerie, 1960)	—	—	—	traces à 0,3	0,4 à 1,1	—

En forêt ombrophile de Costa-Rica, MacColl (1970) observe également dans l'eau d'un cours d'eau l'absence de phosphore et une faible quantité d'azote. En forêt amazonienne, d'après Fittkau (1967), les cours d'eau sont très pauvres en éléments minéraux. Cependant la rétention des éléments par l'écosystème forestier semble être différente de ce qui a été observé en Côte-d'Ivoire : les eaux ne contiennent pas de calcium, seulement des traces de magnésium et ont une teneur en potassium appréciable (1,41 ppm).

6. DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

a) *Les bilans.*

On a tenté de donner une représentation des cycles des éléments minéraux permettant une compensation (fig. 27).

(1) Résultats communiqués par M. Adou, du Service des Mines de Côte-d'Ivoire, ce dont nous le remercions vivement.

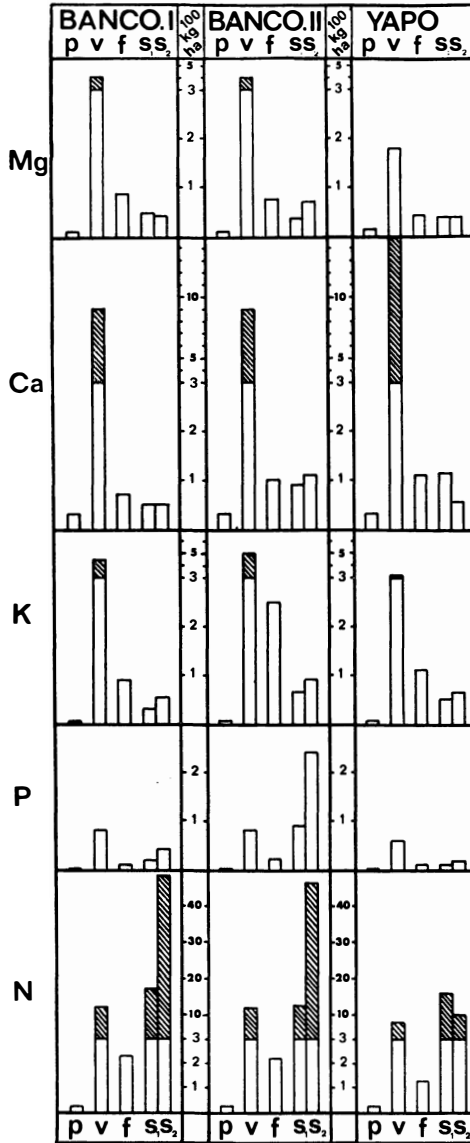


Figure 27. — Schématisation de l'importance respective de diverses phases des cycles biogéochimiques (noter le changement d'échelle au-dessus de 300 kg/ha).

P : entrées par les précipitations.

V : stockage dans la biomasse végétale.

f : flux végétation-sol (litière + pluviolessivage).

S : réserves du sol en N total, P assimilable, cations libres et échangeables.
 S_1 : 0-10 cm, S_2 : 10-50 cm.

Le cycle de l'*azote* est caractérisé par l'importance du stock du sol comparé à la quantité immobilisée dans la végétation et aux flux entre celle-ci et le sol, même si l'on ne considère que le sol superficiel (0-10 cm), qui participe le plus activement au recyclage. Cependant la quantité d'azote apportée et minéralisée annuellement est grande par rapport à d'autres écosystèmes comme la savane ou les forêts tempérées (de Rham, 1971). Le bilan de nos mesures (Bernhard-Reversat, 1974) semble montrer que la fixation d'azote atmosphérique ne doit pas représenter une grande quantité, avec un apport par les pluies d'environ 21 kg par ha et par an, des pertes par drainage relativement peu importantes et des pertes par dénitrification vraisemblablement limitées dans le temps. D'après Edmisten (1970), les échanges d'azote entre le sol et l'air seraient, en forêt ombrophile de Porto Rico, de 100 kg par ha et par an, ce qui serait certainement plus élevé que dans les forêts que nous étudions.

Le *phosphore* est présent dans le sol en quantités extrêmement variables d'un site à l'autre. Le cycle du phosphore est presque « fermé » : l'apport par les précipitations est très faible, l'entraînement par les eaux de percolation et les pertes par drainage sont presque nuls. Des expériences faites avec du phosphore radioactif par Luse (1970) en forêt tropicale à Porto Rico montrent que le système racinaire de l'horizon supérieur du sol est remarquablement efficace pour absorber le phosphore minéralisé lors de la décomposition de la litière. D'autre part nous avons vu que, dans ces sols pauvres en phosphore, la compétition entre la végétation et les microorganismes du sol, qui se traduit par une absence de minéralisation nette, empêche toute perte de phosphore minéral hors de l'écosystème.

Le cycle du *potassium* se caractérise par des flux quantitativement plus importants que les réserves du sol en cet élément échangeable. Dans l'écosystème ces réserves représentent une faible partie du potassium mis en jeu dans les cycles biogéochimiques. D'autre part, sans être aussi « fermé » que le cycle du phosphore, le cycle du potassium montre peu d'échanges avec l'extérieur. L'apport par les pluies est faible et les pertes par drainage également, malgré la mobilité de cet élément et la rapidité de sa libération par la litière ; le système racinaire montre une grande efficacité dans l'absorption du potassium. Mathieu (1972) arrive aux mêmes conclusions en étudiant les eaux d'un bassin versant en forêt semi-décidue ivoirienne. Il semble que la circulation du potassium dans les forêts d'Amérique tropicale soit quantitativement différente (Klinge et Fittkau, 1972, en Amazonie ; Jordan, Kline et Sasscer, 1972, à Porto Rico), les entrées dans l'écosystème et les pertes par les eaux étant sensiblement plus importantes que ce qui a été observé en Côte-d'Ivoire.

En ce qui concerne le *calcium* et le *magnésium*, nos résultats

montrent que les cycles de ces cations sont plus « ouverts » que celui du potassium. Ceci est particulièrement marqué dans le cas du calcium : les entrées par les pluies et les sorties par drainage sont relativement élevées. Les réserves du sol en calcium échangeable sont un peu plus grandes que celles des autres cations, et les flux en représentent une moins grande part.

b) *Les facteurs de différenciation des cycles biogéochimiques en fonction des stations.*

La succession des facteurs permettant de relier les différences observées dans les cycles des éléments minéraux aux causes initiales est complexe en raison des nombreuses interactions entre le sol, la végétation, la faune et les microorganismes.

Entre les forêts de Yapo et du Banco, la différence fondamentale réside dans la roche-mère et les sols dérivant de celle-ci. Bien que l'on puisse distinguer deux associations végétales, l'existence d'un fond important d'espèces arborescentes communes aux deux forêts permet de penser que l'influence de la végétation sur les cycles minéraux ne doit pas être sensiblement différente dans les deux localités.

Les deux sites choisis au Banco diffèrent par leur situation topographique, avec un sol alluvionnaire dans le talweg.

1°) *Le facteur « sol »*. — Sur le plan de la richesse en éléments nutritifs assimilables du sol, les trois stations étudiées présentent des différences.

Le sol de Yapo se distingue de celui du Banco tout d'abord par sa *richesse relative en cations*. Ceci est particulièrement marqué pour le calcium, et l'accumulation de cet élément dans la végétation est une fois et demie plus élevée à Yapo qu'au Banco. Cependant le flux de Ca entre la végétation et le sol n'est pas beaucoup plus important qu'au Banco car la teneur des feuilles ne se répercute pas sur le pluviolessivage, et la production de litière est plus faible à Yapo.

La *teneur en graviers* est une autre cause de différenciation des stations, en diminuant dans des proportions importantes le stock d'éléments nutritifs disponibles. C'est sur le cycle du potassium que ce facteur agit le plus, et à Yapo le flux du potassium est 2,5 fois plus faible qu'au Banco (talweg). La faiblesse du stock de phosphore est également remarquable.

La *teneur en argile* est également un des facteurs dépendant de la roche-mère qui a une grande importance sur les cycles minéraux. En effet la formation de complexes argilo-humiques diminue la migration de la matière organique et provoque son accumulation en surface dans les sols forestiers (Boissezon 1973),

accompagnée d'une teneur élevée en azote organique. La formation de complexes argilo-humiques assure d'autre part une protection des molécules organiques et on observe un taux de minéralisation de l'azote sensiblement plus faible que sur sol sableux ; ceci conduit à un écosystème pauvre en azote mobile, comme nous l'avons observé à chaque phase du cycle de cet élément en forêt de Yapo.

Enfin le taux élevé de *matière organique* dans l'horizon superficiel du sol, accompagné d'une microflore abondante, a pour conséquence de provoquer une forte compétition pour le phosphore entre la microflore et la végétation, diminuant les quantités disponibles pour cette dernière ; au Banco (talweg), cette compétition est diminuée par la faible activité biologique globale du sol et le flux de phosphore entre la végétation et le sol est 2,5 fois plus élevé.

2°) *Le facteur topographique.* — La principale conséquence des situations topographiques des deux stations du Banco est la circulation des éléments du plateau vers le talweg par les eaux de ruissellement et de drainage oblique.

Nous avons vu que le potassium est peu mobilisé hors de l'écosystème où il n'en circule qu'une faible quantité. Cependant celui-ci peut être fixé dans les minéraux argileux qui, bien que très dégradés, conservent une certaine capacité de fixation ; cela se traduit par une teneur du sol en potassium total et échangeable plus élevée dans le talweg et un flux dans l'écosystème beaucoup plus important.

Le calcium semble facilement entraîné par les eaux, enrichissant ainsi le sol du talweg en calcium échangeable, ce qui aboutit à un flux de calcium dans cette station presque aussi important qu'à Yapo.

L'apport d'éléments minéraux a pour conséquence un pH du sol superficiel plus élevé d'une demi-unité dans le talweg. Il semble que cette différence ait une grande importance sur la teneur du sol en matière organique et en azote, par l'intermédiaire des activités biologiques (microflore, faune, cf. Chapitre V) et dans le talweg la minéralisation importante de la matière organique contraste avec son accumulation sur le plateau. On observera ainsi sur le plateau le même phénomène qu'à Yapo en ce qui concerne le phosphore : pauvreté des flux dans l'écosystème due en partie à une compétition élevée entre végétation et microflore.

BIBLIOGRAPHIE

- ACQUAYE, D.K. et OTENG, J.W. (1972). — Factors influencing the status of phosphorus in surface soils of Ghana. *Ghana J. Agric. Sci.*, 5 : 221-228.
- BARTHOLOMEW, W.V., MEYER, J. et LAUDELOUT, H. (1953). — Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi region, with some preliminary results on the decomposition of plant material on the forest floor. *Publ. INEAC, Sér. Scient.*, 57, 27 p.
- BATES, J.A.R. et BAKER, T.C.N. (1960). — Studies on a Nigerian forest soil. II. The distribution of phosphorus in the profile and in various soil fractions. *J. Soil Sci.*, 11 : 257-265.
- BERNHARD, F. (1970). — Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte-d'Ivoire. *Æcol. Plant.*, 5 : 247-266.
- BERNHARD-REVERSAT, F. (1972). — Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de basse Côte-d'Ivoire. *Æcol. Plant.*, 7 : 279-300.
- BERNHARD-REVERSAT, F. (1974). — L'azote du sol et sa participation au cycle biogéochimique en forêt ombrophile de Côte-d'Ivoire. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 11 : 263-282.
- BOISSEZON, P. de (1973). — Les matières organiques des sols ferrallitiques. In : *Les sols ferrallitiques*, t. IV, *Initiations et Documents Techniques* n° 21, O.R.S.T.O.M. Paris, 9-66.
- BORMANN, F.H., LIKENS, G.E. et EATON, J.S. (1969). — Biotic regulation of particulate and solution losses from a forest ecosystem. *Bio. Sci.*, 19 : 600-610.
- BOYER, J. (1973). — Cycles de la matière organique et des éléments minéraux dans une cacaoyère camerounaise. *Café, Cacao, Thé*, 17 : 3-23.
- CORNFORTH, I.S. (1970). — Leaf fall in a tropical rain forest. *J. Appl. Ecol.*, 7 : 603-608.
- DOMMERGUES, Y (1971). — Interrelations sans caractère symbiotique entre la végétation et le sol : effet litière. In P. Pesson (Ed.) : *La vie dans les sols*, Gauthier-Villars, Paris, pp. 423-471.
- DUCHAUFOUR, P. (1970). — *Précis de Pédologie*. Masson, Paris, 481 p.
- EDMISTEN, J. (1970). — Preliminary studies of the nitrogen budget of a tropical rain forest. In H.T. Odum (Ed.) : *A tropical rain forest*, Div. Techn. Inf. U.S. Atomic Energy Comm. H 211 - H 215.
- FITTKAU, E.J. (1967). — On the ecology of amazonian rain forest streams. *Atas do Simposio sobre la biota amazonica*, Vol. 3 *Limnologia*, pp. 97-108.
- GENEVOIS, L. (1967). — L'alimentation minérale des végétaux par la pluie. Cas des régions tropicales. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.*, 14 : 582-597.
- GOLLEY, F.B., MACGINNIS, J.T., CLEMENTS, R.G., CHILD, G.I. et DUEVER, M.J. (1969). — The structure of tropical forests in Panama and Colombia. *Bio-Science*, 19 : 693-696.
- GREENLAND, D.J. et KOWAL, J.L.M. (1960). — Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana. *Pl. and Soil*, 12 : 154-174.
- HUTTEL, Ch. (1974). — Root distribution and biomass in three Ivory Coast rain forest plots. *Colloque d'Ecologie Tropicale*, Caracas, Golley et Medina Ed. : 123-130.
- IGUE, K., FUENTES, R. et BORNEMISZA, E. (1971). — Mineralizacion de P-organico en Suelos acidos de Costa Rica. *Turrialba*, 21 : 47-52.
- JONES, M.J. et BROOMFIELD, A.R. (1970). — Nitrogen in the rainfall at Samaru, Nigeria. *Nature*, 227 : 86.

- JORDAN, C.F. (1970). — A progress report on studies of mineral cycles at El Verde. In : Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain forest*. Div. Techn. Inf. U.S. Atomic Energy Comm., H 217 - H 219.
- JORDAN, C.F. et KLINE, J.R. (1972). — Mineral cycling : some basic concepts and their application in a tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3 : 33-50.
- KLINGE, H. et FITTKAU, E.J. (1972). — Filterfunktionen im Ökosystem des zentralamazonischen Regenwaldes. *Mitteilgn. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch.*, 16 : 130-135.
- LAUDELOUT, H. et MEYER, J. (1954). — Les cycles d'éléments minéraux et de la matière organique en forêt équatoriale congolaise. 5^e Congr. Int. Sci. Sol, Léopoldville, 2 : 267-272.
- LIM, M.T. (1974). — Litterfall and mineral nutrient content of litter in Pasoh Forest Reserve. *IBP-Synthesis Meeting*, Kuala Lumpur.
- LUSE, R.A. (1970). — The phosphorus cycle in a tropical rain forest. In : Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain forest*, Div. Techn. Inf. U.S. Atom. Energy Comm., H 161 - H 166.
- MACCOLL, J.G. (1970). — Properties of some natural waters in a tropical wet forest of Costa Rica. *Bio-Science*, 20 : 1096-1100.
- MATHIEU, P. (1972). — *Apports chimiques par les précipitations atmosphériques en savane et sous forêt. Influence du milieu forestier intertropical sur la migration des ions et sur les transports solides (Bassin de l'Amitiéro, Côte-d'Ivoire)*. Thèse, Nice, 454 p.
- MAZOZERA, G., BOUYER, S. (1972). — Potassium et calcium labiles dans quelques types de sols tropicaux. In : *Radioisotopes in soil-plant nutrition studies, Symp. FAO-AIEA Vienne*, 1971.
- MECKENBURG, R.A., TUKEY, H.B. et MORGAN, J.V. (1966). — A mechanism for the leaching of calcium from foliage. *Plant Physiol.*, 41 : 610-613.
- MOORE, A.W. (1966). — Non symbiotic nitrogen fixation in soil and soil-plant systems. *Soil and Fertilizers*, 29 : 113-128.
- MOUREAUX, C. (1967). — Influence de la température et de l'humidité sur les activités biologiques de quelques sols ouest-africains. *Cahiers O.R.S.T.O.M., Sér. Pédol.*, 5 : 393-420.
- NYE, P.H. (1958). — The relative importance of fallows and soils in storing plant nutrients in Ghana. *J.W. African Sci. Assoc.*, 4 : 31-49.
- NYE, P.H. (1961). — Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil*, 13 : 333-346.
- OVINGTON, J.D. et OLSON, J.S. (1970). — Biomass and chemical content of El Verde lower montane rain forest plants. In : Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain forest*, Div. Techn. Inf. U.S. Atom. Energy Comm, H 53 - H 77.
- RHAM, P. de (1971). — *L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique tropicale humide*. Thèse Lausanne. Buchdruckerei Berichthaus, Zürich, 124 p.
- ROOSE, E.J. (1974). — Influence du type de plante et du niveau de fertilisation sur la composition des eaux de drainage en climat tropical humide. Communication aux XIII^{es} Journées d'Hydraulique, Paris, 1974.
- ROUGERIE, G. (1960). — Le façonnement actuel des modelés en Côte-d'Ivoire forestière. *Mémoires I.F.A.N.*, 58, Dakar, 542 p.
- SOLLINS, P. et DREWRY, G. (1970). — Electrical conductivity and flowrate of water through the forest canopy. In : Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain forest*, Div. Techn. Inf. U.S. Atom. Energy Comm., H 137 - H 153.
- WENT, F.W. et STARK, N. (1968). — Mycorrhiza. *Bio-Science*, 18 : 1035-1039.