

PROGRAMME ORSTOM/FORÊT DENSE

Participation Française au Programme Biologique International (I.C.S.U.)  
Section Productivité Terrestre

**RECHERCHES SUR L'ÉCOSYSTÈME  
DE LA FORÊT SUB-ÉQUATORIALE  
DE BASSE COTE-D'IVOIRE**

Extrait de la Terre et la Vie, Revue d'Ecologie Appliquée

Volume 29, 1975 - p. 169-264

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME  
DE LA FORET SUBEQUATORIALE DE BASSE COTE-D'IVOIRE  
I. INTRODUCTION

par G. LEMEE \*

Dans le cadre du réseau mondial de recherches mises en œuvre par le *Programme Biologique International* pour atteindre à une meilleure connaissance de la nature et du fonctionnement des écosystèmes les plus représentatifs des zones de végétation du Globe, l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (O.R.S.T.O.M.) a réalisé un programme d'études sur la forêt subéquatoriale de Côte-d'Ivoire, avec le soutien financier du Comité français du P.B.I.

Le concept sur lequel a été fondé le déroulement de ce programme est celui de l'écosystème considéré non seulement comme l'ensemble d'une biocénose et de son environnement ou biotope, mais aussi caractérisé par un bilan d'échanges d'énergie et de matière entre cet environnement et les organismes constituant cette biocénose. Ainsi envisagé, « l'écosystème est l'unité fonctionnelle de base de l'écologie », selon l'expression de E.P. Odum.

Devant des systèmes écologiques aussi complexes que les forêts pluvieuses tropicales, les observations ont dû être limitées dans ce premier temps à la caractérisation quantitative des milieux, de la phytocénose et de leurs interrelations. L'insuffisance des connaissances sur les transferts dans les chaînes alimentaires de consommateurs, les difficultés méthodologiques et matérielles de leur étude dans de tels écosystèmes rend celle-ci extrêmement difficile sur le plan quantitatif.

Les recherches ont commencé en 1966 et ont été poursuivies sous notre direction scientifique par une équipe de phytoécologistes de l'O.R.S.T.O.M., Mme F. Bernhard-Reversat, MM. Ch. Huttel et, récemment, D. Alexandre, avec l'aide de collaborateurs techniciens recrutés sur les crédits affectés au programme français du P.B.I., M. Zehourou Toti, puis M. J. Delaunay, et temporairement de stagiaires néerlandais. La concentration au Centre

---

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

O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé de nombreuses disciplines scientifiques et de moyens importants en personnel et en matériel a permis la réalisation de ce programme, qui a bénéficié en particulier de la collaboration des laboratoires de Pédologie, de Bioclimatologie, d'Agronomie, des radio-isotopes ainsi que du laboratoire d'analyses de ce Centre.

Cette équipe a aussi profité de l'expérience acquise par les chercheurs du Centre Technique Forestier Tropical (C.T.F.T.) en Côte-d'Ivoire ainsi que les travaux réalisés antérieurement sur différents aspects du milieu forestier. Nous citerons en particulier les études de A. Aubreville, G. Mangenot et J.L. Guillaumet sur la végétation, celles de M. Eldin et de P. Cachan respectivement sur le climat régional et sur le microclimat forestier, les travaux de A. Perraud et P. de Boissezon sur les sols, de G. Rougerie sur la géomorphologie, de E. Roose sur l'hydrologie superficielle. Rappelons également que l'écologiste danois D. Müller a réalisé des mesures du bilan de productivité primaire dans une forêt de basse Côte-d'Ivoire, dont les résultats ont été publiés en 1965.

Dans d'autres pays d'Afrique, des recherches sur la production primaire et les cycles biogéochimiques des écosystèmes de la forêt pluvieuse tropicale ont également été abordées au Ghana, au Nigeria et au Zaïre. Dans le Sud-Est asiatique, des travaux ont été effectués récemment en Malaisie, en Indonésie et en Thaïlande. En Amérique, des stations d'études sur ces forêts ont été établies au Panama, à Costa-Rica et en Amazonie brésilienne. On aura l'occasion de comparer, au cours des pages qui suivent, les résultats obtenus dans ces différentes localités avec les nôtres.

Les études sur la forêt pluvieuse ivoirienne, dont les pages qui suivent donnent les principaux résultats, ne sont pas terminées. Elles vont prendre au contraire une nouvelle extension dans le vaste massif forestier de Taï dans le cadre du projet n° 1, sur les forêts tropicales, du programme « l'Homme et la biosphère » (M.A.B.), sous la forme d'une collaboration entre les organismes ivoiriens de recherche, l'O.R.S.T.O.M. et le C.T.F.T.

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME  
DE LA FORET SUBEQUATORIALE DE BASSE COTE-D'IVOIRE  
II. LE CADRE GEOGRAPHIQUE

par F. BERNHARD-REVERSAT et C. HUTTEL \*

En Côte-d'Ivoire la forêt recouvre encore environ un tiers de la surface du pays, le reste étant le domaine des cultures et de la savane. En zone forestière on distingue deux grands types de forêt : la forêt sempervirente, au Sud et au Sud-Ouest (secteur ombrophile) et la forêt semi-décidue (secteur mésophile). Chacune de ces formations recouvre approximativement la moitié du domaine forestier.

Les études présentées ici ont été faites en forêt sempervirente. Les deux stations principales sont situées à proximité d'Abidjan (entre 5° et 5,5° de latitude nord) sur deux formations géologiques différentes.

1. LES LOCALITÉS ÉTUDIÉES (figure 1). — La forêt constituant le *parc national du Banco* est située dans la zone des sables tertiaires. Actuellement ce type de forêt a été en grande partie défriché pour les cultures industrielles et traditionnelles, et il n'en reste plus que des lambeaux dont la forêt de Banco, mise en réserve en 1924, constitue un bel exemple. Sa surface est de 3 000 hectares et couvre approximativement le bassin d'une petite rivière, le Banco, qui se jette dans la lagune à la sortie de la forêt. Sur ces 3 000 hectares le milieu forestier a été conservé soit en forêt naturelle, au centre, soit en zone d'expérimentation forestière à la périphérie. Bien que située dans une zone très habitée, cette forêt ne subit qu'une influence anthropique limitée ; cependant la grande faune a disparu en grande partie.

La *forêt de Yapo* est située à 45 kilomètres au nord de la forêt du Banco, sur les schistes birrimiens. Elle représente un type de forêt largement répandu dans le secteur ombrophile et constitue elle-même un massif relativement étendu comprenant des plantations forestières. Son statut est celui de la « forêt classée » qui

---

(\*) Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé, R.P. 20, Côte-d'Ivoire.

autorise l'exploitation par les forestiers ; la zone étudiée montre effectivement les traces d'une exploitation assez récente ; mais, étant éloignée de tout village, l'action anthropique actuelle y est très légère.

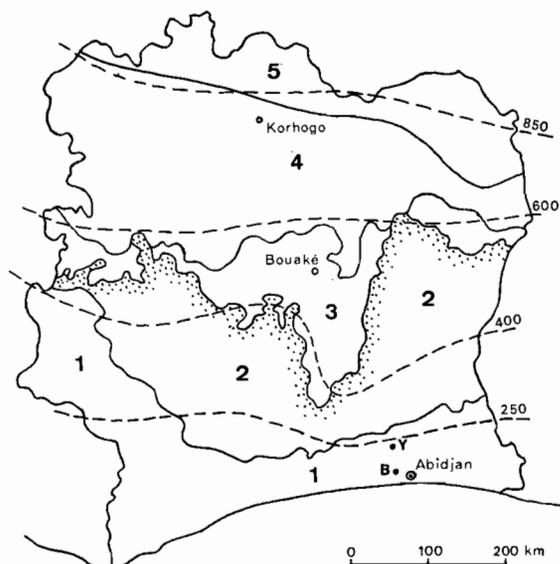


Figure 1. — Carte de la végétation de la Côte-d'Ivoire (d'après J.L. Guillaumet et E. Adjanooun, 1971). - 1 : forêt pluvieuse sempervirente ; 2 : forêt pluvieuse semi-décidue ; 3 : savane guinéenne ; 4 : savane subsoudanienne et forêt dense sèche ; 5 : savane soudanienne et forêt claire. En tireté, lignes d'isodéficit climatique cumulé de grande saison sèche (ETp-P) en mm (d'après M. Eldin, 1971). B : parc national du Banco ; Y : forêt de Yapo.

2. LE CLIMAT. — Le tableau I donne les moyennes mensuelles et annuelles des principaux caractères climatiques au voisinage des forêts étudiées.

Les pluies sont réparties en deux saisons humides selon un régime équatorial : la plus importante, de mars à juillet, présente un maximum en juin ; la seconde, de septembre à novembre, montre un maximum en octobre (tableau I). Ainsi sont délimitées deux saisons à faible pluviosité avec un minimum en janvier (grande saison sèche) et en août (petite saison sèche). Les deux stations diffèrent par l'intensité des pluies en juin et juillet, qui est sensiblement plus élevée au Banco ; cette différence se retrouve dans le total annuel.

Ce schéma représente une moyenne sur environ 40 ans, mais les variations d'une année à l'autre peuvent être très importantes, le total annuel variant du simple au double ou plus au

TABLEAU I

*Moyennes climatiques mensuelles et annuelles  
en Basse Côte-d'Ivoire.*

	J	F	M	A	M	J	Jt	A	S	O	N	D	Année
Précipitations, mm :													
Le Banco (1) (1935-73)	41	55	106	138	282	602	267	61	102	191	166	84	2 095
Yapo (2) (1933-73) ....	30	54	138	153	236	315	163	64	122	218	174	72	1 739
Température sous abri Adiopodoumé (3) (1950-72) :													
minima moyens .....	22,0	22,8	23,1	23,2	22,9	22,4	21,7	21,2	21,8	22,5	22,4	22,1	22,3
maxima moyens .....	31,2	32,1	32,3	31,9	31,1	28,8	27,8	27,4	28,0	29,3	30,6	30,5	30,0
moyennes .....	26,6	27,5	27,7	27,5	27,0	25,6	24,7	24,3	25,0	25,9	26,5	26,3	26,2
Durée d'insolation, heures Adiopodoumé (1956-72)	161	176	196	182	172	84	87	74	84	157	182	166	1 722
Rayonnement solaire global, 10 <sup>6</sup> J. m <sup>-2</sup> :													
Adiopodoumé (1968-72)	448	501	604	573	556	402	354	338	393	521	495	481	5 665
Evapotranspiration potentielle, mm (formule de Turc) :													
Adiopodoumé (1956-72)	105	113	128	121	113	77	79	77	81	108	112	105	1 219

(1) Station de l'A.S.E.C.N.A. à l'Ecole forestière du Banco.

(2) Station pluviométrique du C.T.F.T., maison forestière de Yapo-Sud.

(3) Station météorologique du laboratoire de Bioclimatologie de l'O.R.S.T.O.M.

Banco. La durée et l'intensité des quatre saisons définies sont également très variables, la petite saison sèche pouvant être totalement inexistante (Yapo en 1973).

L'humidité atmosphérique est toujours très élevée, ne descendant pas au-dessous de 65 % d'humidité relative (1) pendant les journées les plus ensoleillées. Les moyennes mensuelles varient entre 80 et 86 % sauf en août où l'on atteint un minimum de 77 %. Certaines années de rares périodes d'harmattan font exception : ce vent du nord, frais et sec, peut faire descendre l'humidité relative à 45 % et même 25 %.

A la différence des précipitations, le cycle annuel de la température moyenne n'a qu'un maximum, en fin de grande saison sèche, et un minimum, en petite saison sèche. Mais l'amplitude de ses variations annuelles est faible, inférieure à 4°C, alors que l'amplitude journalière moyenne est plus importante : elle varie entre 6° en grande saison des pluies et 9° en grande saison sèche.

La durée d'insolation et le flux de rayonnement solaire global montrent une évolution annuelle à deux maxima, l'un en mars à la fin de la grande saison sèche, l'autre, moins important, en octobre-novembre, en petite saison des pluies. L'évapo-transpiration potentielle calculée selon une formule de Turc (voir Tableau I) et mesurée par évapotranspiromètres à gazon de *Paspalum notatum* au laboratoire de Bioclimatologie du Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé, montre une évolution parallèle à celle de l'insolation et du rayonnement solaire.

Les deux saisons à forte pluviosité du cycle annuel ont donc des caractéristiques bioclimatiques différentes, ainsi que les deux saisons à faible pluviosité.

3. GÉOLOGIE ET GÉOMORPHOLOGIE. — La zone sédimentaire des sables tertiaires forme une bande de quelques 30 kilomètres de large le long de la côte centre et est de la Côte-d'Ivoire. Ce sont des dépôts détritiques sableux, avec de nombreuses intercalations de lentilles d'argile. Les sables argileux forment la plus grande partie des formations superficielles.

La géomorphologie de cette région a été étudiée par Le Bourdieu (1958), Rougerie (1960) et une revue de travaux sur la géomorphologie de la Côte-d'Ivoire a été faite par Avenard (1971). Les sables tertiaires forment des plateaux horizontaux à une altitude de 100 mètres, entaillés par des talwegs profonds d'une cinquantaine de mètres au Banco avec des pentes atteignant jusqu'à 50 %. Les deux stations choisies au Banco sont situées l'une sur le plateau, l'autre dans un talweg ; elles sont distantes

---

(1) Mesures faites à Adiopodoumé par le laboratoire de Bioclimatologie de l'O.R.S.T.O.M.

de 400 mètres, avec 50 mètres de dénivellation. Les sables tertiaires montrent une très bonne perméabilité et une dominance des déplacements de l'eau par percolation. Les conditions sont optimales pour une bonne infiltration et la formation d'une nappe phréatique profonde.

La forêt de Yapo est située sur une roche-mère métamorphique schisteuse, principalement des schistes arkosiques ou argileux avec des filons quartzitiques. Cette formation s'étend, au nord des sables tertiaires, sur tout le sud-est de la Côte-d'Ivoire. La topographie présente une suite de vallonnements avec des pentes douces, des sommets arrondis et des versants courts. La parcelle d'étude est implantée sur un sommet.

La perméabilité est médiocre et les remontées capillaires de l'eau peuvent prendre une certaine importance. Cependant l'horizon supérieur du sol montre une structure en agrégats qui permet l'infiltration et limite le ruissellement ; ce dernier reste diffus, mais son importance est suffisante pour apporter au pied des versants une grande quantité de matériel de colluvionnement. La mauvaise perméabilité des sols et la nature de la roche-mère ne permettent pas la formation d'une nappe phréatique d'eau libre (Rougerie, 1960).

4. LES SOLS. — Les sols de ces deux forêts se placent, selon la

TABLEAU II

*Quelques caractéristiques de deux profils de sol au Banco, d'après Perraud (1971).*

Horizon, cm .....		0 - 4	4 - 15	15 - 30	40 - 50	80 - 90
Plateau	pH (eau) .....	4,1	4,4	4,7	5,0	5,1
	somme bases échangeables .. (m. ev./100 g)	0,95	0,26	0,17	0,14	0,20
	taux de saturation % .....	9,7	5,9	3,9	3,9	6,4
	C ‰ .....	27,0	10,8	7,0	4,7	2,8
	N ‰ .....	1,74	0,68	0,60	0,47	0,36
Talweg	pH (eau) .....	4,5	4,6			
	somme bases échangeables .. (m. ev./100 g)	1,29	0,30			
	taux de saturation % .....	25,9	8,0			
	C ‰ .....	12,5	7,1			
	N ‰ .....	1,02	0,60			

TABLEAU III

Quelques caractéristiques d'un profil de sol de plateau à Yapo, d'après Riche et Rieffel (1967).

Horizon, cm .....	0 - 5	5 - 15	15 - 25	35 - 45	70 - 90
pH (eau) .....	4,3	4,7	4,8	4,8	4,6
somme bases échangeables .....	5,70	0,62	0,46	0,52	0,49
(m. ev./100 g)					
taux de saturation % .....	40,2	14,4	13,1	13,7	13,0
C ‰ .....	43,9	12,4	9,6	8,1	11,2
N ‰ .....	—	3,35	0,76	0,62	0,63

classification française, parmi les sols ferrallitiques fortement désaturés, groupe appauvri (Perraud, 1971).

La désaturation concerne l'horizon B et les sols fortement

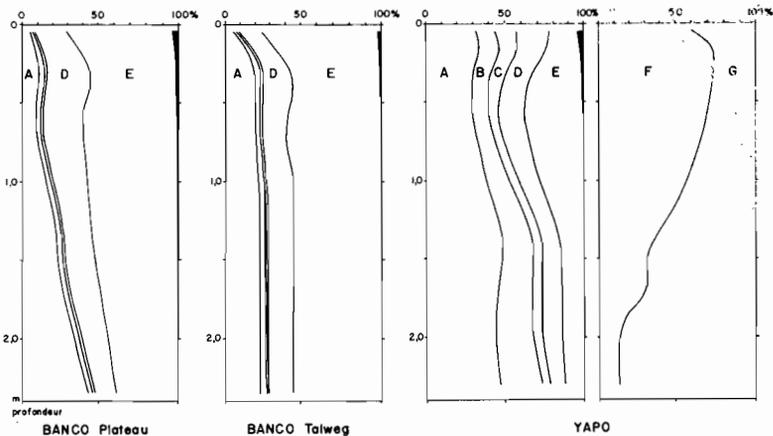


Figure 2. — Texture des sols des trois stations. Pourcentages pondéraux.

- A : argile, particules de moins de 2  $\mu\text{m}$  de diamètre.
- B : limon fin, particules de 2 à 20  $\mu\text{m}$  de diamètre.
- C : limon grossier, particules de 20 à 50  $\mu\text{m}$  de diamètre.
- D : sable fin, particules de 50 à 200  $\mu\text{m}$  de diamètre.
- E : sable grossier, particules de 0,2 à 2,0 mm de diamètre.

En noir : matière organique.

- F : éléments fins, particules de moins de 2 mm de diamètre.
- G : éléments grossiers, particules de plus de 2 mm de diamètre.
- F et G : % de terre totale.
- A à E : % de terre tamisée à 2 mm.

désaturés de basse Côte-d'Ivoire sont définis par une somme des bases échangeables inférieure à 1 milliéquivalent/100 grammes, un taux de saturation du complexe absorbant inférieur à 20 % et un pH inférieur à 5,5. Le « groupe appauvri » est caractérisé par un appauvrissement en argile concernant au moins les 40 centimètres supérieurs du sol.

Les sols sur sables tertiaires ont été étudiés par Roose et Cheroux (1966). Quelques caractéristiques chimiques de deux profils sont données au tableau II à titre d'exemple.

La figure 2 représente les textures des sols des trois stations étudiées. Les sols du Banco sont très sableux. Le sol du talweg, qui est un sol colluvionné, est sablo-argileux et ne montre pas de variations en profondeur. Le sol du plateau montre un horizon sablo-argileux léger qui surmonte une épaisse zone argilo-sableuse.

A Yapo les sols sont caractérisés par un horizon gravillonnaire d'une profondeur de 100 à 150 centimètres. Sur les pentes inférieures et dans les talwegs les graviers se trouvent en profondeur sous les apports colluviaux. La teneur en cations échangeables est plus élevée que dans les sols du plateau, comme le montre le tableau III. La teneur en éléments fins, argiles et limons, est plus élevée qu'au Banco. Le sol est argilo-sableux en surface, et argileux au-dessous de 120 centimètres.

## BIBLIOGRAPHIE

- AVENARD, J.M. (1971). — Aspects de la géomorphologie. In : *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. Mémoires O.R.S.T.O.M.*, 50 : 7-72.
- ELDIN, M. (1971). — Le climat. In : *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. Mémoires O.R.S.T.O.M.*, 50 : 73-108.
- GOSSE, G. et ELDIN, M. (1973). — *Données agroclimatologiques recueillies à la station O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé, 1948-1972.* Document multigraphié, Centre O.R.S.T.O.M. Adiopodoumé, 23 p.
- GUILLAUMET, J.L. et ADJANOHOUN, E. (1971). — La végétation de la Côte-d'Ivoire. In : *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. Mémoires O.R.S.T.O.M.*, 50 : 157-261.
- LE BOURDIEC, P. (1958). — Contribution à l'étude géomorphologique du bassin sédimentaire et des régions littorales de la Côte-d'Ivoire. *Etudes Eburnéennes*, 7 : 7-96.
- PERRAUD, A. (1971). — Les sols. In : *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. Mémoires O.R.S.T.O.M.*, 50 : 265-291.
- PERRAUD, A. (1971). — *La matière organique des sols forestiers de la Côte-d'Ivoire.* Thèse, Nancy.
- RICHE, G. et RIEFFEL, J.M. (1967). — *Etude pédologique de la zone vulnérable de Labbe (Annexe).* O.R.S.T.O.M., Adiopodoumé, multigraphié.
- ROOSE, E.J. et CHEROUX, M. (1966). — Les sols du bassin sédimentaire de Côte-d'Ivoire. *Cahiers O.R.S.T.O.M., Sér. Pédol.*, 4 : 51-92.
- ROUGERIE, G. (1960). — Le façonnement actuel des modelés en Côte-d'Ivoire forestière. *Mémoires IFAN, Dakar*, 58 : 542 p.

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME  
DE LA FORET SUBEQUATORIALE DE BASSE COTE-D'IVOIRE  
III. INVENTAIRE ET STRUCTURE  
DE LA VEGETATION LIGNEUSE

par C. HUTTEL

Si la forêt dense ivoirienne a fait l'objet d'études floristiques dès le début du siècle avec A. Chevalier, puis avec A. Aubréville, les premiers essais de détermination de groupements végétaux ne datent que de 1948 (Mangenot, Miège et Aubert). En appliquant les méthodes de l'école zuricho-montpelliéraine d'analyse de l'ensemble de la végétation vasculaire (épiphytes exclues), G. Mangenot (1955) a décrit dans la classe des *Uapacetalia* (forêts ombrophiles sur sols bien drainés de basse altitude) trois associations :

- *Turraeantho-Heisterietum*, forêt psammohygrophile liée à de fortes précipitations et à un sol sableux (exemple : forêt du Banco).
- *Diospyro-Mapanietum*, forêt pélohygrophile liée à un climat moins humide mais à un sol riche en argile (exemple : forêt de Yapo).
- *Eremospatho-Mabetum*, forêt subhygrophile présente dans la même zone climatique que le *Diospyro-Mapanietum*, mais sur des sols moins riches en argile (exemple : forêt de Taï).

Cette classification a été reprise et étendue à d'autres types de forêts denses cartographiées par Guillaumet et Adjanohoun (1971).

A - COMPOSITION FLORISTIQUE

La composition floristique a été établie pour les espèces arborescentes par l'inventaire complet, sur des surfaces de 0,25 ha (carrés de 50 × 50 m), des individus de plus de 40 cm de circonférence à 1,30 m de hauteur. A l'intérieur de certains de ces quadrats, des relevés de plus petite taille ont été faits pour les arbres de 20 à 40 cm de circonférence et pour les strates arbus-

TABLEAU IV

Répartition des espèces les plus abondantes.  
 Nombre moyen d'arbres par hectare (chiffres arabes)  
 et degré de présence dans les relevés de 0,25 ha  
 (chiffres romains : de I à V, en cinquièmes).

	BANCO	YAPO	TAÏ
<i>Espèces abondantes dans une seule forêt :</i>			
<i>Turraeanthus africana</i> .....	15 IV	2 II	
<i>Chrysophyllum albidum</i> .....	6 II	+	+
<i>Berlinia confusa</i> .....	4 III		+
<i>Tabernaemontana crassa</i> .....	4 II		
<i>Cola lateritia</i> var. <i>maclaudii</i> .....	4 II	+	+
<i>Baphia bancoensis</i> .....	3 II	+	+
<i>Monodora myristica</i> .....	3 I		
<i>Pentaclertha macrophylla</i> .....	2 II		
<i>Homalium aylmeri</i> .....	2 II	+	
<i>Myrianthus libericus</i> .....	2 II	+	
<i>Trichilia heudelotii</i> .....	2 I	+	+
<i>Scottelia chevalieri</i> .....	+	14 III	+
<i>Scytometalum thieghemii</i> .....		13 III	3 III
<i>Coelocaryon oxycarpum</i> .....	1 I	7 II	+
<i>Garcinia gnetoides</i> .....		5 II	+
<i>Anthostema aubryanum</i> .....		4 I	
<i>Oricia suaveolens</i> .....		3 II	
<i>Soyauxia floribunda</i> .....		3 II	+
<i>Ochtocosmus africanus</i> .....		2 II	+
<i>Aidia genipaeiflora</i> .....	+	2 II	
<i>Cassipourea hiotou</i> .....			11 II
<i>Anthonota fragrans</i> .....	+	+	6 III
<i>Hymenostegia afzelii</i> .....			5 III
<i>Afrosersalizia afzelii</i> .....		+	5 III
<i>Bussea occidentalis</i> .....		+	5 II
<i>Xylopia staudtii</i> .....		+	4 III
<i>Calpocalyx aubrevillei</i> .....		1 I	4 II
<i>Diospyros soubreana</i> .....		+	4 II
<i>Dialium aubrevillei</i> .....		+	4 II
<i>Pycnanthus kombo</i> .....		+	3 III
<i>Diospyros mannii</i> .....			3 III

	BANCO	YAPO	TAÏ
<i>Espèces abondantes dans deux forêts :</i>			
<i>Allanblackia floribunda</i> .....	14 IV	25 IV	+
<i>Blighia welwitschii</i> .....	15 IV	4 II	
<i>Cola nitida</i> .....	7 III	2 II	+
<i>Carapa procera</i> .....	3 II	6 II	+
<i>Scottelia coriacea</i> .....		15 II	6 II
<i>Drypetes aylmeri</i> .....		14 IV	4 III
<i>Tarrietia utilis</i> .....	+	8 II	8 III
<i>Diospyros ivorensis</i> .....	+	2 II	7 III
<i>Corynanthe pachyceras</i> .....		2 II	6 III
<i>Espèces abondantes dans les trois forêts :</i>			
<i>Dacryodes klaineana</i> .....	26 IV	85 IV	16 IV
<i>Strombosia glaucescens</i> .....	25 IV	37 IV	16 IV
<i>Coula edulis</i> .....	13 IV	18 IV	19 IV
<i>Diospyros sanza-minika</i> .....	8 III	22 IV	34 IV
<i>Trichoscypha arborea</i> .....	6 II	8 III	5 III
<i>Vitex micrantha</i> .....	4 III	3 II	6 III
<i>Combretodendron africanum</i> .....	7 III	2 II	3 III
<i>Chrysophyllum subnudum</i> .....	4 II	1 I	4 III
<i>Beilsmedea mannii</i> .....	1 I	4 III	2 II
<i>Piptadeniastrum africanum</i> .....	2 II	2 II	3 II

+ : espèce présente avec une densité inférieure à un arbre par hectare.

tive et herbacée. Ces surfaces-échantillons ont été établies non seulement dans les forêts du Banco et de Yapo, mais aussi en deux points du vaste massif forestier ouest-ivoirien, Taï et Grand Bérébi. (1)

Le tableau IV relève les espèces d'arbres fréquentes dans au moins une des forêts étudiées, en ce qui concerne les individus de circonférence égale et supérieure à 40 cm de hauteur de poitrine. On remarque que les espèces fréquentes dans les trois stations comptent parmi elles les espèces les plus abondantes ; elles représentent en moyenne 40 % des individus et forment un fond floristique commun à l'ensemble des forêts ombrophiles. Sur le grand nombre d'espèces déterminées (100 à 124), une dizaine

(1) Nous remercions MM. Henri Téhé et Joseph Anon Yapi, aides préparateurs au laboratoire de Botanique, pour les déterminations, souvent difficiles, des arbres en pleine forêt.

seulement sont fréquentes dans une seule forêt et peuvent en être considérées comme caractéristiques. De nombreuses espèces ne sont pas assez abondantes pour permettre de caractériser leurs préférences. La rareté de certaines espèces, qui n'apparaissent que dans un relevé, peut être une rareté absolue, mais peut aussi avoir d'autres causes :

1°) Il peut s'agir d'espèces atteignant rarement la circonférence-limite de 40 cm, mais pouvant être abondantes dans les tailles inférieures : *Discoglyprena caloneura*, *Cleistanthus polystachyus*, *Maesobotrya barberi*, *Memecylon guineense*, etc.

2°) Il peut également s'agir d'espèces caractéristiques d'autres groupements : espèces des forêts secondaires ou semi-décidues comme *Alstonia congensis*, *Ceiba pentandra*, *Funtumia elastica*, *Musanga cecropioides*, *Macaranga* div. sp., *Lophira alata* ; espèces des forêts marécageuses de bas-fond : *Symphonia globulifera*, *Uapaca esculenta*, *U. heudelotii*, *Cynometra ananta*.

LA RICHESSE FLORISTIQUE. — On a identifié 99 espèces d'arbres au Banco, 124 à Yapo et 107 à Taï, sur environ 5 hectares pour chacune de ces forêts. A ces nombres il convient d'ajouter 5 à 10 espèces indéterminées. Ces valeurs montrent bien la relative

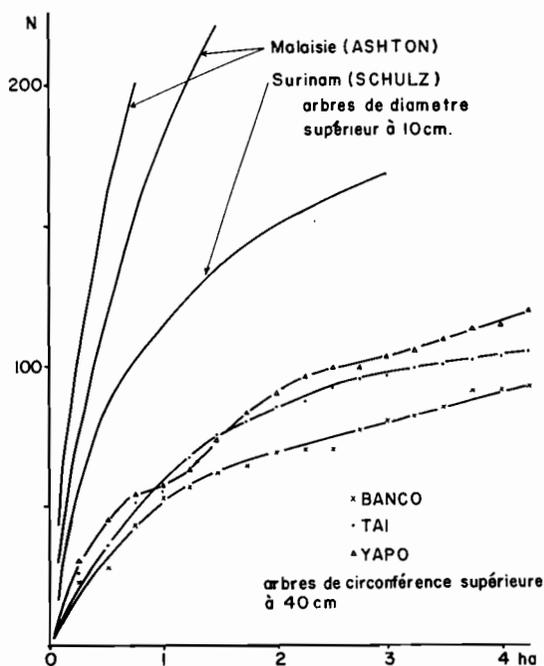


Figure 3. — Courbes aires (ha) - espèces (N) pour les arbres de trois forêts ivoiriennes et de trois forêts hors d'Afrique.

pauvreté floristique des forêts africaines (Richard 1952, Longman et Jenik 1974). Des valeurs plus élevées sont obtenues en Amérique tropicale, avec plus de 75 espèces sur 1 hectare (Lechthaler 1956) et 179 espèces sur 3,5 ha (Murça Pires et coll., 1953) en Amazonie, 120 espèces sur 1 hectare au Surinam (Schulz 1960) ; mais c'est en Indo-Malaisie que l'on atteint les plus fortes valeurs avec plus de 200 espèces d'arbres sur un hectare (Ashton 1964). Cette différence est illustrée par les courbes aire-espèce établies d'après nos relevés et celles construites au Surinam et en Malaisie (fig. 3). On remarquera que l'on n'a pas atteint de plateau.

Les différences de richesse floristique entre nos trois stations sont en accord avec les travaux de G. Mangenot (1955) pour lequel l'association « pélohygrophile » (Yapo) est la plus riche et l'association « psammohygrophile » (Banco) la plus pauvre. Cette différence est significative : le nombre moyen d'espèces par relevé de 0,25 ha est de 25 au Banco et de 29 à Yapo et Taï.

## B - ELEMENTS DE LA STRUCTURE

Nous définissons la structure de la strate arborescente par un ensemble de paramètres de dimensions dans les parcelles (densité, hauteur, aire basale, répartition des arbres) ainsi que

TABLEAU V

*Densité du peuplement arborescent et aire basale.  
Moyennes  $\pm$  intervalles de confiance au risque de 5 %.*

LOCALITÉS	BANCO	YAPO	TAÏ	GRAND BEREBI
Nombre de relevés de 0,25 ha .....	22	19	20	9
Densité, arbres/ha ..... (circonférence > 40 cm)	265 $\pm$ 21	427 $\pm$ 44	284 $\pm$ 22	346 $\pm$ 38
Nombre de gros arbres/ha .... (circonférence > 120 cm)	66 $\pm$ 10	68 $\pm$ 4	68 $\pm$ 11	52 $\pm$ 14
% de gros arbres .....	25 $\pm$ 5	16 $\pm$ 1	24 $\pm$ 4	15 $\pm$ 4
Aire basale (m <sup>2</sup> /ha) .....	30 $\pm$ 2,6	31 $\pm$ 2,3	32 $\pm$ 2,9	34 $\pm$ 5,9

les relations pouvant exister entre ces paramètres. Le tableau V donne ces valeurs discutées plus loin dans le texte.

1. DENSITÉ DU PEUPEMENT ARBORESCENT. — Bien que les densités soient très variables d'un quadrat à un autre, dans une même forêt, elles sont significativement différentes entre le Banco et Taï d'une part et Yapo d'autre part, où la densité est bien plus élevée. Grand Bérébi occupe une position intermédiaire. Lorsque la circonférence-limite est portée à 120 centimètres, la densité des arbres de taille supérieure (dits gros arbres) est la même dans les quatre stations. Ainsi les strates supérieures ont la même densité dans toutes les forêts, tandis que ces dernières diffèrent par la densité des strates basses.

2. AIRE BASALE. — L'aire basale est la somme des sections des troncs à 1,3 m de hauteur. Elle est exprimée en m<sup>2</sup> de section par hectare de terrain. Les valeurs trouvées par quadrat varient de 21 à 44, la moyenne est de l'ordre de 32 et il n'y a pas de différence entre les quatre forêts.

3. RELATIONS ENTRE LES PARAMÈTRES PRÉCÉDENTS. — L'aire basale est liée à la densité dans les trois stations. Au Banco le nombre des gros arbres est une fonction linéaire de la densité tandis qu'à Yapo et Taï une telle relation n'existe qu'avec le pourcentage des gros arbres.

4. RÉPARTITION DES ARBRES EN CLASSES DE CIRCONFÉRENCE. — Les mesures de circonférence ont été regroupées en classes de 10 ou 20 centimètres et on a ajusté la distribution à une distribution théorique. Les distributions théoriques proposées sont nombreuses. Un modèle mathématique à deux paramètres a été établi par Caussinus et Rollet (1970) ; ce modèle peut s'ajuster à tous les types de distribution observés, mais la signification biologique des deux paramètres n'est pas très claire. Le modèle exponentiel (Rollet et Caussinus 1969) et le modèle hyperbolique (Pierlot 1966) sont plus simples et faciles à interpréter. Si la répartition suit une exponentielle la probabilité pour qu'un arbre passe (ou ne passe pas) dans la classe immédiatement supérieure est constante et indépendante de sa taille. Dans le cas de l'hyperbole cette probabilité est une fonction décroissante de la taille. Les deux modèles ont été calculés sur nos relevés, l'hyperbole selon la méthode donnée par Pierlot, l'exponentielle selon une méthode originale que nous a communiquée Pernes (comm. pers.).

a) *Méthodes de calcul de l'exponentielle.* — La distribution calculée doit porter sur le même effectif que la distribution observée et la moyenne doit être la même dans les deux cas. L'exponentielle négative sera telle que la probabilité d'avoir un arbre dans un intervalle de circonférence  $x$ ,  $dx$  soit

$$p(x) dx = e^{-\alpha x} dx$$

et en passant de la classe  $x_i$  à la classe  $x_{i+1}$  cette probabilité est

$$p = e^{-\alpha x_i} - e^{-\alpha x_{i+1}}$$

Les arbres n'ayant été relevés qu'à partir d'une circonférence de 40 cm la courbe sera une exponentielle tronquée avec pour origine  $x_0 = 40$  et dont la moyenne est  $\bar{x} = m - 40$ .

Les deux distributions sont comparées par le test de Kolmogorof-Smirnof. Le plus grand  $|0 - C|$  est comparée à  $1,36 \sqrt{N}$ , où  $N$  est l'effectif total.

si  $1,36 \sqrt{N} \geq |0 - C|$  = différence non significative au risque 0,05.

si  $1,36 \sqrt{N} < |0 - C|$  = différence significative.

b) *Ajustement de l'ensemble de l'effectif des relevés.* — Sur la figure 4 les répartitions observées sont représentées en histogramme et les distributions théoriques exponentielles par une courbe. L'ajustement est bon à Grand Bérébi et au Banco, mais ne peut être obtenu à Yapo et à Taï qu'au-dessus de la classe de circonférence 40-60 cm ; la déviation est due à des effectifs trop forts dans cette première classe. La distribution hyperbolique calculée sur les mêmes relevés ne s'ajuste que dans le cas de Taï. A Yapo le gros effectif de la première classe est responsable de la déviation.

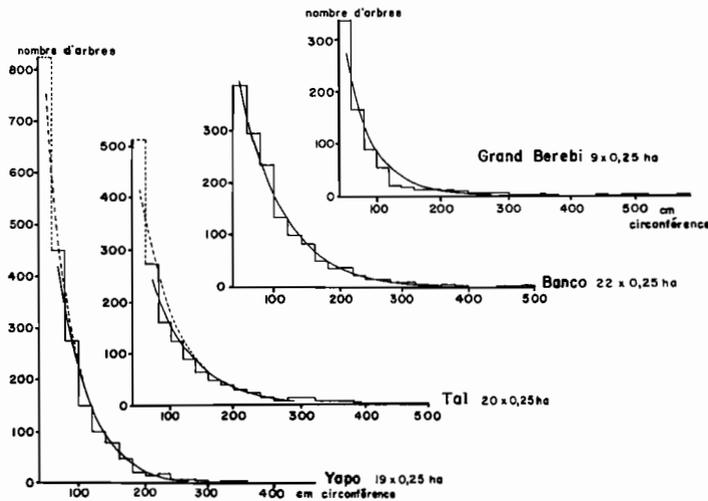


Figure 4. — Répartition des arbres en classes de circonférences dans quatre forêts ivoiriennes. Histogrammes : distribution observée ; courbes : distribution exponentielle théorique. Lignes continues : distribution observée et théorique semblables ; lignes interrompues : distributions théorique et observée significativement différentes.

Dans deux de nos localités, le Banco et Grand Bérébi, la mortalité des arbres paraît indépendante de leur taille et constante. Ce caractère se retrouve à Taï et Yapo pour les individus ayant plus de 60 cm de circonférence, le taux de mortalité au passage de la première classe à la seconde étant plus élevé que celui des passages aux classes supérieures.

c) *Ajustement des populations de quelques espèces.* — La distribution des effectifs en classes de dimensions pour les espèces les plus abondantes montre des modalités différentes (figure 5). L'ajustement à une exponentielle est très bon pour les espèces dominées n'atteignant pas de grandes tailles, *Diospyros sanzaminika* et *Strombosia glaucescens*. L'ajustement est encore bon pour des espèces devenant plus grandes telles que *Coula edulis* et *Allanblackia floribunda*. Par contre *Turraeanthus africana*, *Blighia welwitschii*, *Dacryodes klaineana* ont une courbe en demi-cloche significativement différente d'une distribution exponentielle. Les courbes proches de l'exponentielle indiquent une forte sciaphilie de l'espèce (cas des petits arbres dominés) tandis que les courbes en demi-cloche expriment une tendance à l'héliophilie (cas des arbres plus grands pouvant émerger de la voûte forestière). Les grands arbres dominants ne sont pas assez nombreux

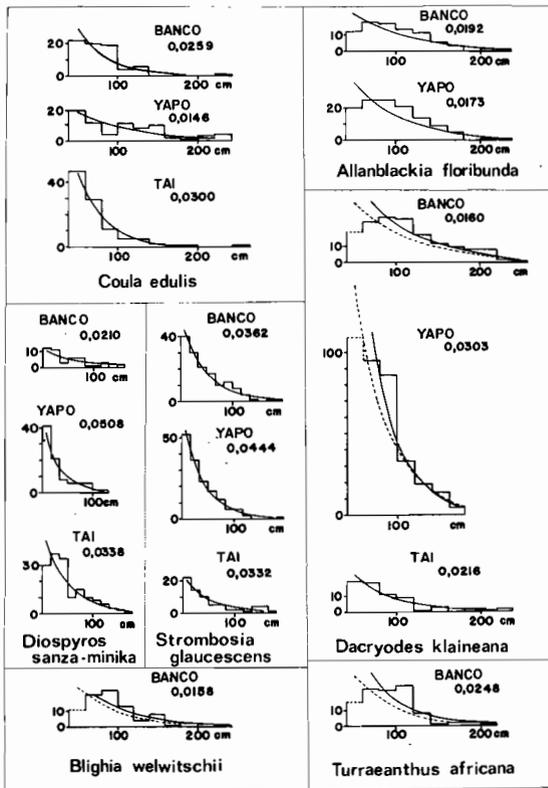


Figure 5. — Répartition des arbres des espèces les plus fréquentes en classes de circonférence. Mêmes conventions que pour la figure n° 4. On a donné le coefficient  $\alpha$ .

TABLEAU VI

Répartition en classes de circonférence de quelques espèces d'arbres dominants au Banco (nombre par ha).

Classes de circonférence	40-80	80-120	120-160	160-200	200-240	240-280	280-320	320-360	360-400	400-440	440-480
<i>Berlinia confusa</i>	2	4	8	3	2	1	1	0	1		
4 Légumineuses	9	8	11	8	5	9	4	1	1	2	1

pour permettre le calcul de la distribution théorique. Au tableau VI on a porté les effectifs par classes de 40 cm de *Berlinia confusa* et d'un groupe de quatre Légumineuses qui sont les dominants les plus fréquents au Banco. *Berlinia confusa* présente une courbe en demi-cloche avec le maximum d'individus dans la classe 120-160 cm alors que ce maximum se produit à des tailles plus faibles chez *Blighia*, *Dacryodes* et *Turraeanthus*. Le groupe des Légumineuses montre une répartition bimodale avec deux maximums, l'un dans la classe 120-160 cm et l'autre dans la classe 240-280 cm. La comparaison des répartitions de la même espèce dans différentes forêts (Tableau VII) peut mettre en évidence des différences de comportement suivant celles-ci.

TABLEAU VII

Comparaison des répartitions de quelques espèces dans les trois forêts

S. = différence significative ; N.S. = pas de différence significative (Test K.S.).

	BANCO - YAPO	BANCO - TAÏ	YAPO - TAÏ
<i>Coula edulis</i> .....	S.	S.	S.
<i>Diospyros sauza-minika</i> .....	S.	N.S.	S.
<i>Strombosia glaucescens</i> .....	S.	N.S.	S.
<i>Dacryodes klaineana</i> .....	S.	S.	N.S.
<i>Allanblackia floribunda</i> .....	N.S.	—	—

*Coula edulis* a un comportement apparent plus sciaphile à Taï qu'au Banco et surtout qu'à Yapo. *Diospyros sanza-minika* et *Strombosia glaudescens* ont le même comportement au Banco et à Taï et sont par contre en situation plus ombragée à Yapo. *Dacryodes klaineana* est plus héliophile au Banco que dans les deux autres stations. En moyenne c'est à Yapo que l'on trouve les comportements les plus sciaphiles et au Banco les plus hélio-

FORET DE YAPO

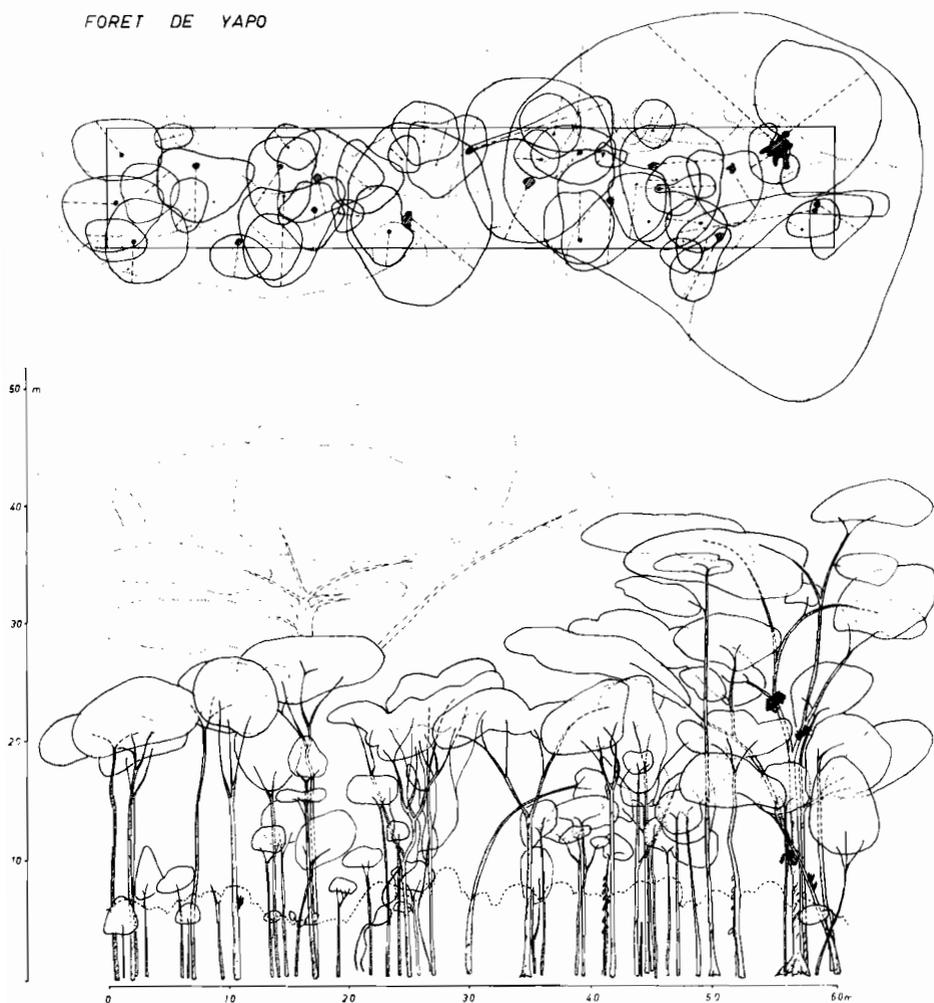


Figure 6. — Transect du peuplement arborescent sur une bande de 60 m de long sur 10 m de large en forêt de Yapo. On remarque un arbre « émergent » à droite et la bordure de la couronne d'un autre à gauche. La strate arbustive au-dessous de 7 m n'a pas été détaillée.

philes. Cette tendance est déjà visible sur les graphiques de la figure 4 ; les courbes en L très redressé (Yapo) indiquent une sciaphilie plus forte que les courbes en L surbaissé (Banco) (Caussinus et Rollet 1970).

### 5. DISTRIBUTION SPATIALE DES ARBRES (figure 6).

a) *Stratification aérienne verticale.* — Le nombre de strates, leur définition ont été longuement débattus ; des méthodes pour les reconnaître ont été données (Newman 1954). On s'accorde en général pour reconnaître cinq strates (Richards 1952, Longman et Jenik 1974). Mais, en dehors des deux strates extrêmes, strate herbacée et strate arborescente supérieure, on ne constate pas de discontinuité nette de l'étagement vertical (Schnell 1971).

TABLEAU VIII

*Tendances des répartitions des arbres selon les classes de circonférences et pour les espèces abondantes.*

LOCALITÉS :	BANCO	YAPO	TAÏ
Classes de circonférences en cm :			
20 - 40, toutes espèces ligneuses . . . . .	—	—	NS
20 - 40, espèces arbustives exclues . . .	—	—	0,05 G
40 - 60, espèces arbustives exclues . . .	NS	NS	NS
60 - 80, espèces arbustives exclues . . .	NS	0,20 H	0,10 H
80 - 100, espèces arbustives exclues . . .	NS	NS	0,10 H
100 - 160, espèces arbustives exclues . . .	NS	0,10 R	0,10 R
160 - 220, espèces arbustives exclues . . .	NS	—	NS
40 - 220, espèces arbustives exclues . . .	0,20 H	0,10 R	0,10 R
Espèces :			
<i>Dacryodes klaineana</i> . . . . .	NS	0,20 H	—
<i>Strombosia glaucescens</i> . . . . .	0,10 R	0,05 H	—
<i>Allanblackia floribunda</i> . . . . .	0,20 R	—	—
<i>Blighia welwitschii</i> . . . . .	0,10 G	—	—

NS : aucune tendance décelable

H : tendance à la répartition au hasard

G : tendance au groupement

R : tendance à la répartition régulière

Le chiffre est la valeur de  $\alpha$

b) *Répartition horizontale.* — W.H.J. de Beaufort (1972) a effectué des mesures pour essayer, selon une méthode décrite par Greig-Smith (1957), de définir le mode de répartition des arbres dans la forêt. Le tableau VIII résume ses résultats.

De ces chiffres fragmentaires on peut cependant déduire une tendance à l'agrégation des jeunes arbres et une évolution de la distribution des arbres avec leur âge : les individus jusqu'à 100 cm de circonférence sont répartis au hasard et les grands arbres sont distribués irrégulièrement. Au Nigeria, Jones (1955) avait également trouvé une forte tendance au groupement chez les jeunes arbres et une répartition au hasard des individus plus grands. Dans leur ensemble, les arbres sont répartis soit au hasard (Banco) soit régulièrement (Yapo et Taï). Les espèces prises séparément peuvent présenter n'importe quel type de distribution (Schulz 1960).

6. RELATION HAUTEUR-CIRCONFÉRENCE DES ARBRES (figure 7). — La courbe est d'allure classique avec une pente forte pour les

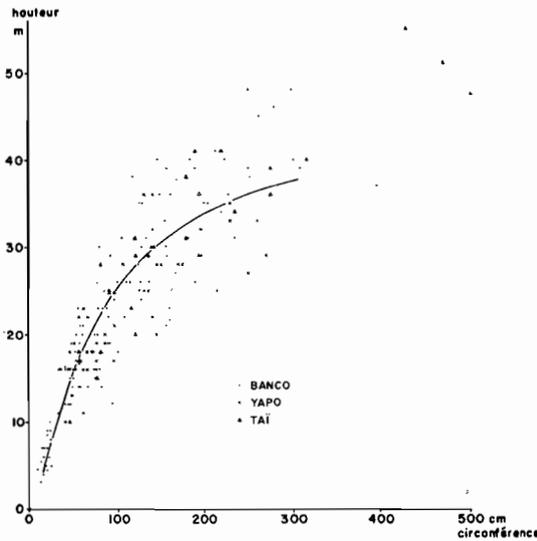


Figure 7. — Relation hauteur-circonférence des arbres dans trois forêts ivoiriennes. Coordonnées arithmétiques.

circonférences faibles. Le ralentissement de la pente et la dispersion des points augmentent avec la circonférence. Comme de nombreux auteurs, on n'obtient pas de plateau pour les fortes circonférences. Seul Takeuchi (1961) trouve un arrêt de croissance en hauteur au-delà de circonférences de 100-150 cm en Forêt de « terra firme » d'Amazonie.

La transformation logarithmique permet de construire une droite de corrélation (figure 8). La liaison est hautement signifi-

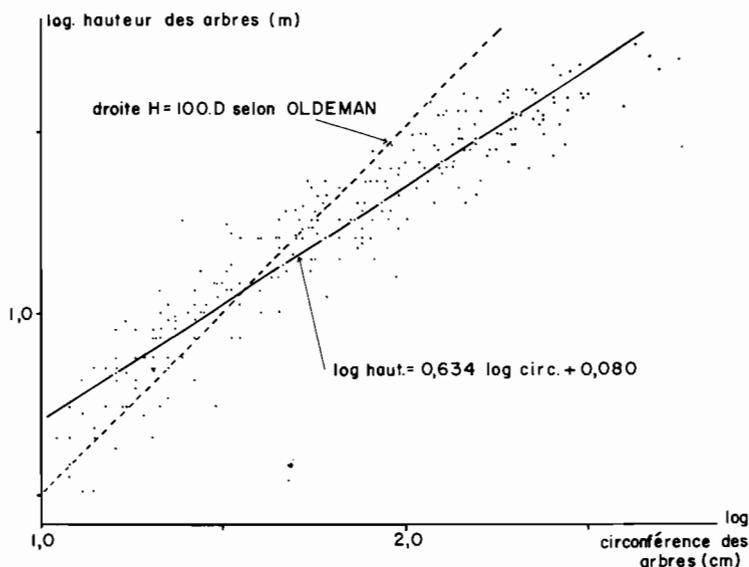


Figure 8. — Relation hauteur-circonférence en coordonnées logarithmiques.

cative ( $r = 0,994$ ) et un test de linéarité fait sur plus de 200 couples de mesures confirme que cette droite est bien représentative de la liaison. Notre droite est différente de celle d'Oldeman (1972) basée sur des observations morphologiques. Cette dernière droite délimite deux nuages de points, le long de la droite le premier nuage représente la zone de régénération et le deuxième nuage en dehors de la droite est la zone de réitération. La réitération interviendrait à partir de 60-70 cm de circonférence (20 cm de diamètre), ce qui correspond bien au comportement d'arbres en milieu forestier fermé.

## BIBLIOGRAPHIE

- ASHTON, P.S. (1964). — Ecological studies in the mixed Dipterocarp forest of Brunei State. *Oxford Forestry Memoirs*, 25 : 1-75.
- BEAUFORT, W.H.J. de (1972). — Distribution des arbres en forêt sempervirente de Côte-d'Ivoire. *Rapport multigr. O.R.S.T.O.M.* Adiopodoumé, 46 p.
- CAUSSINUS, H. et ROLLET, B. (1970). — Sur l'analyse au moyen d'un modèle mathématique des structures par espèces des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *Comptes Rendus Acad. Sci., D*, 270 : 1341-1344.

- C.T.F.T. (1968). — *Etude sur l'approvisionnement en bois de l'usine de pâte cellulosique de Yaou*. 1<sup>re</sup> partie : Etude du potentiel en bois disponible. Nogent-sur-Marne, 126 p.
- DAWKINS, H.C. (1967). — Wood production in tropical rain forest. *J. Ecol.*, 55 (1).
- GREIG-SMITH, P. (1957). — *Quantitative plant Ecology*. Butterworth's Scientific Publication, London.
- GUILLAUMET, J.L., ADJANOHOUN, E. (1971). — La végétation de la Côte-d'Ivoire. In : « *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire* », *Mémoires O.R.S.T.O.M.*, 50 : 157-263.
- JONES, E.W. (1955). — Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. LV : The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. *J. Ecol.*, 43 : 564-594.
- LECHTHALER, R. (1956). — Inventario das arvores de um hectare de terra Firme da zona « Reversa Florestal Ducke ». *INPA Botanica*, n° 3, 8 p.
- LONGMAN, K.A. et JENIK, J. (1974). — *Tropical forest and its environment*. Tropical Ecology Series, Longman, London.
- MANGENOT, G., MIEGE, J., AUBERT, G. (1948). — Les éléments floristiques de la basse Côte-d'Ivoire et leur répartition. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 212-214, 30-34.
- MANGENOT, G. (1955). — Etudes sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte-d'Ivoire. *IFAN, Etudes éburnéennes*, 4 : 5-61.
- MURÇA PIRES, J., DOBZHANSKY, T., BLACK, G.A. (1953). — An estimate of the number of species of trees in an amazonian forest community. *Bot. Gaz.*, 114 : 467-477.
- NEWMAN, I.V. (1954). — Locating strata in tropical rain forest. *J. Ecol.*, 42 : 218-219.
- OLDEMAN, R.A.A. (1972). — *L'architecture de la forêt guyanaise*. Thèse Doctorat Montpellier, publié en 1974 dans *Mémoires O.R.S.T.O.M.*, 73.
- PIERLOT (1966). — Structure et composition de forêts denses d'Afrique centrale, spécialement celles du Kivu. *Acad. Roy. Sci. Outre Mer Bruxelles*. Nouv. Sér.
- RICHARDS, P.W. (1952). — *The tropical rain forest*. Cambridge University Press.
- ROLLET, B., CAUSSINUS, H. (1969). — Sur l'utilisation d'un modèle mathématique pour l'étude des structures des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *Comptes Rendus Acad. Sci.*, D, 268 : 1853-1855.
- SCHNELL, R. (1971). — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. Vol. 2. *Les milieux, les groupements végétaux*. Gauthier-Villars Ed., Paris.
- SCHULZ, J.P. (1960). — Ecological studies on rain forest in northern Surinam. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschapen, Afd. Natuurkunde*, 2<sup>e</sup> Ser., 53 (1), 267 p.
- TAKEUCHI, M. (1961). — The structure of amazonian vegetation. II - Tropical rain forest. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, 3 : 1-26.

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME  
DE LA FORET SUBEQUATORIALE DE BASSE COTE-D'IVOIRE  
IV. ESTIMATION DU BILAN HYDRIQUE

par C. HUTTEL

Le bilan hydrique d'un couvert végétal peut être exprimé selon la formule générale :  $P = ETR + R + D \pm \Delta H$   
où :  $P$  = précipitations à découvert ;  $ETR$  = évapotranspiration réelle ;  $R$  = pertes par ruissellement ;  $D$  = pertes par drainage profond, et  $\Delta H$  = variations du stock d'eau du sol.

En forêt, le couvert végétal intervient de façon complexe dans la distribution des eaux de pluie :

$$P = P_{\text{sol}} + E_t + I$$

où :  $P_{\text{sol}}$  = pluies sous couvert (« throughfall ») ;  $E_t$  = écoulement le long des troncs (« stemflow »), et  $I$  = interception vraie.

1. LES PRÉCIPITATIONS (fig. 11 à 13, F). — La grande saison sèche et la grande saison humide sont les plus marquées mais on a observé une grande variabilité d'une année à l'autre : saison sèche peu marquée ou bien particulièrement rigoureuse, saison des pluies bien individualisée ou caractérisée par des alternances de périodes plus ou moins pluvieuses. La petite saison sèche n'apparaît pas tous les ans, mais elle peut aussi être de la même importance que la grande saison sèche. Cette variabilité se retrouvera au niveau des réserves d'eau du sol.

2. ECOULEMENT LE LONG DES TRONCS,  $E_t$ . — Il a été mesuré pendant plus d'une année dans la forêt du Banco sur une parcelle de 300 m<sup>2</sup> où tous les arbres (16) étaient munis d'une gouttière en plastique enroulée en spirale à la base du tronc. Cet écoulement est faible et représente moins de 1 % des précipitations sous couvert (fig. 9).

Des valeurs analogues ont été trouvées au Ghana (Nye 1961). Par contre nos valeurs sont sensiblement inférieures à celles obtenues par Freise (1936) au Brésil : 28 %. A Porto-Rico, Kline, Jordan et Drewry (1968, cité par Odum, More et Burns 1970) ont, à partir de mesures sur 27 arbres, construit des équations mettant

en relation l'écoulement et les précipitations pour différentes classes de tailles d'arbres ; ils estiment ainsi à 18 % le pourcentage des précipitations arrivant au sol par cette voie. Dans la même forêt, Sollings et Drewry (1970) ont trouvé par des mesures sur arbres isolés 1 % seulement en rapportant les volumes recueillis à la surface de la couronne des arbres.

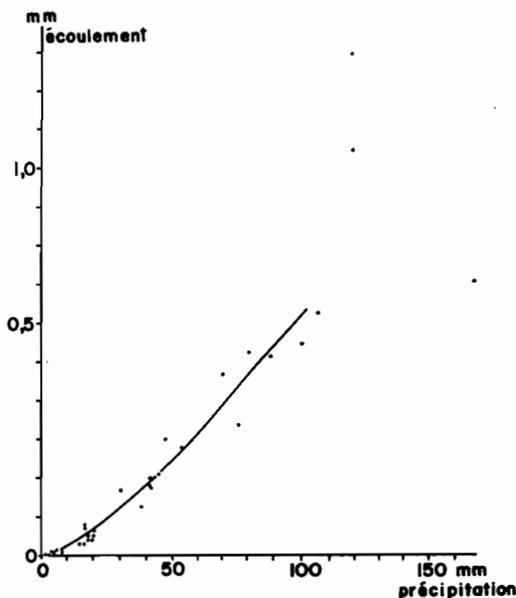


Figure 9. — Ecoulement d'eau le long des troncs en fonction des précipitations sous couvert.

3. PRÉCIPITATIONS SOUS COUVERT,  $P_{sol}$ . — Elles sont recueillies par des auges rectangulaires ayant  $500\text{ cm}^2$  de surface collectrice et un profil évitant les pertes par éclaboussures. Ces pluviomètres sont posés à 50 cm au-dessus du sol et les eaux sont collectées dans des bidons de 25 l. La précision de mesure hebdomadaire est de 5 ml ou 5 g c'est-à-dire 0,1 mm de pluie. Le nombre de pluviomètres utilisés a été porté de 3 à 6, puis à 12, et enfin à 24. A partir de 12 pluviomètres, la précision obtenue sur la moyenne est de 10 % lorsque les précipitations dépassent 5 mm.

La complexité de la forêt sempervirente et le désir d'obtenir des résultats analysables statistiquement nous ont fait choisir une répartition au hasard.

4. INTERCEPTION TOTALE,  $E_t + I$ . — A la station du plateau de la forêt du Banco, un petit chablis naturel a permis de faire des mesures de précipitations à découvert et l'interception a été

estimée à 15 %. Mais la faible étendue de ce chablis pouvait modifier localement par effets aérodynamiques l'importance des précipitations (Ullah et coll. 1970).

La méthode indirecte qui consiste à comparer les précipitations sous couvert aux relevés pluviométriques des postes météorologiques les plus proches ne permet de faire cette comparaison que sur des périodes de temps assez longues en raison de la grande hétérogénéité des précipitations en pays tropical. Le poste de l'École forestière du Banco, distant de 2,2 km de nos parcelles, permet de calculer sur les trois années de mesures (1969-1971) une interception de 10 à 12 %. Les mesures du poste pluviométrique du C.T.F.T. à Yapo-Sud, situé à 3,5 km de notre parcelle de Yapo, permettent d'estimer l'interception à 22 %. Cette forte différence est en accord avec Czarnowski et Olzewski (1968) qui proposent une relation entre l'interception et les caractéristiques du peuplement :

$$I = f(H \sqrt{SN})$$

où : I = interception ; H = hauteur du peuplement ; S = aire basale du peuplement ; et N = densité du peuplement.

Dans notre cas, la forêt de Yapo, qui est la plus dense, a le taux d'interception le plus élevé.

Les travaux d'autres auteurs ont conduit à des valeurs variables : 38 % dans une forêt subtropicale du Brésil (Freise 1936), 28 % dans une plantation serrée de *Shorea robusta* au Bengale (Dabral et Rao 1969), 17 % au Panama (McGinnis et coll. 1969), 12 à 26 % à Porto-Rico (Odum et coll. 1970, Kline et Jordan 1968), 15 % au Ghana (Nye 1961), 5 % au Costa-Rica (McColl 1970), 3 % au Nigeria (Hopkins 1965).

Ces taux d'interception sont des moyennes calculées sur des durées plus ou moins longues.

5. RUISSELLEMENT, R. — Les parcelles de mesure ont été implantées dans des endroits plats où le ruissellement diffus ne peut jouer qu'un rôle réduit. Roose (1967) a montré que dans le bilan annuel le ruissellement n'atteint pas 1 % des précipitations dans les forêts même sur forte pente.

6. DRAINAGE, D. — Les eaux de pluie qui, en saison humide, percolent le sol, dépassent les horizons exploités par les racines et atteignent la nappe phréatique, sortent de l'écosystème. Les méthodes proposées pour la mesure du drainage sont soit inutilisables en forêt, soit trop imprécises pour l'établissement d'un bilan (Roose et Henry des Turreaux 1970). Il nous a donc été impossible de calculer un bilan hebdomadaire lorsque le front d'humectation du sol descendait au-delà de la plus profonde mesure d'humidité du sol. Par contre pour un bilan annuel il est possible d'estimer les pertes par drainage.

## 7. VARIATIONS DU STOCK D'EAU DU SOL, $\Delta H$ (C. Huttel, 1972).

*Méthodes.* — Les mesures hebdomadaires d'humidité du sol ont été faites selon la méthode désormais classique, basée sur le ralentissement de neutrons rapides. L'appareillage et sa maintenance ont été fournis par le Laboratoire des Radio-Isotopes que le Commissariat à l'Energie Atomique a installé au Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé (1). Un humidimètre HP 110 (Source Ra-Bé de 5 m Ci) associé à un IP 110 furent utilisés jusqu'en décembre 1970 ; l'évolution du matériel nous a permis d'utiliser à partir de janvier 1971 un humidimètre HP 310 (Source Am-Bé de 50 m Ci) associé à une échelle de comptage EC 310 ou ECP 511. Les mesures sont faites dans des tubes en duraluminium de 2,50 m implantés verticalement dans le sol (5 tubes dans chaque station).

Le temps de comptage choisi est de 100 sec. On sait que pour des mesures périodiques à un point fixe les erreurs dues à l'appareillage sont négligeables si le temps de comptage dépasse 30 sec. (Hewlett et coll. 1964). Des essais préliminaires nous ont montré que la variance des mesures est encore fortement diminuée lorsque le temps de comptage passe de 30 à 100 sec. Ce gain de précision peut être appréciable dans le cas de faibles variations d'humidité du sol.

Les mesures sont faites à des profondeurs fixes et la distance verticale entre deux mesures est 10 cm jusqu'à 1,4 m de profondeur et 20 cm au-delà. La méthode ne donne pas une mesure ponctuelle, les neutrons diffusant dans une « sphère d'action » d'un rayon de 20 à 30 cm dans notre cas (Andrieux et coll. 1962). Dans nos mesures les « sphères d'action » se recouvrent largement. Dans un sol sableux des profils établis avec des mesures à des écarts variables, de 10 à 60 cm par exemple, donnent les

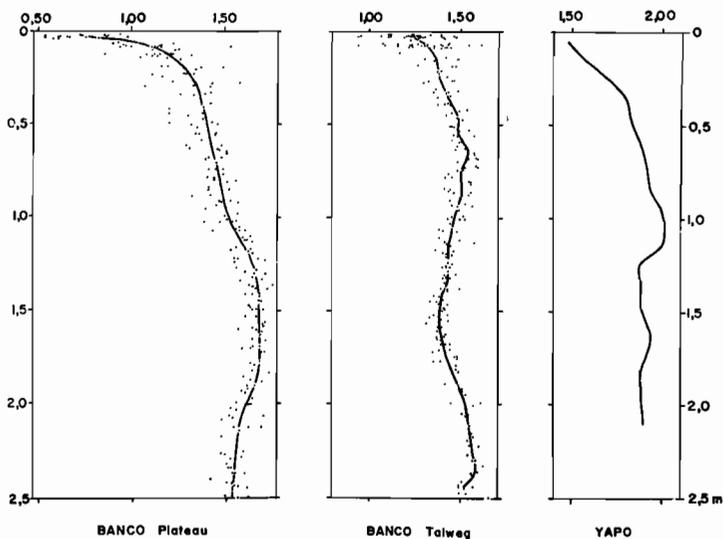


Figure 10. — Densités apparentes sèches en fonction de la profondeur.

(1) Nous remercions M. P. Marini de ses conseils pour l'implantation des points de mesure et pour le dépouillement des données, ainsi que MM. M. Gouyon et R. Blanc qui ont assuré l'entretien du matériel.

mêmes résultats, mais il n'en est pas de même dans les sols à texture plus fine (Gornat et Gildberg 1972). Pour pouvoir comparer les deux stations il a fallu adapter la technique au cas le plus défavorable, celui du sol argileux.

L'emploi d'un réflecteur neutronique (Moutonnet et coll. 1967) permet de faire la première mesure à une profondeur de 12 cm. Pour l'exploitation des résultats les mesures ont été regroupées en quatre tranches de sol d'épaisseur croissante avec la profondeur, 0 à 27, 27-67, 67-127 et 127-232 cm. Les mesures de terrain sont ramenées à des mesures d'une sonde théorique idéale comptant 1 000 impulsions par seconde dans l'eau. Cette correction est faite à l'aide d'une mesure hebdomadaire dans un fût rempli d'eau (correction par le point-eau).

L'étalonnage sur le terrain a été réalisé avec un minimum de matériel. On met en relation des comptages neutroniques avec l'humidité volumique des horizons que l'on obtient par mesure de l'humidité pondérale et de la densité apparente sèche du sol. L'humidité pondérale est obtenue sur des prélèvements de sols à la tarière ; par contre la densité apparente ne peut être obtenue que par pesée de volumes connus de terre. Au Banco il a été possible d'utiliser un densitomètre à membrane et des prélèvements ont été faits sur plusieurs profils dans des fosses (Fig. 10).

A Yapo la forte proportion d'éléments grossiers a nécessité l'emploi d'autres méthodes. La tarière employée par le laboratoire d'Agronomie

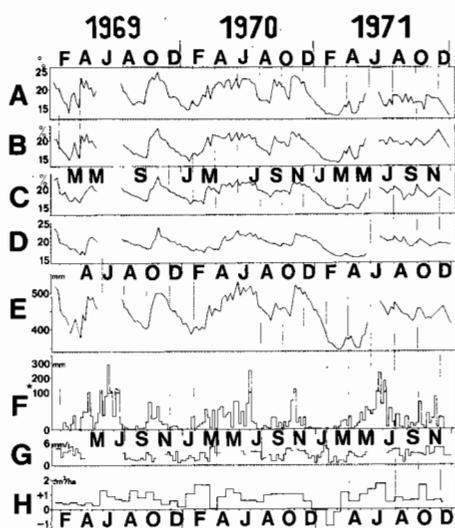


Figure 11. — Bilan hydrique hebdomadaire au Banco, station de plateau.

- A : Humidité volumique dans la tranche de sol 0- 27 cm de profondeur.
- B : Humidité volumique dans la tranche de sol 27- 67 cm de profondeur.
- C : Humidité volumique dans la tranche de sol 67-127 cm de profondeur.
- D : Humidité volumique dans la tranche de sol 127-232 cm de profondeur.
- E : Variations du stock d'eau du sol en mm.
- F : Précipitations en mm (\* Changement d'échelle au-dessus de 100 mm).
- G : Evapotranspiration à partir du sol en mm/jour.
- H : Augmentation de surface terrière en  $\text{dm}^2$  par ha et par période de trois semaines.

Les mesures sont hebdomadaires (sauf H).

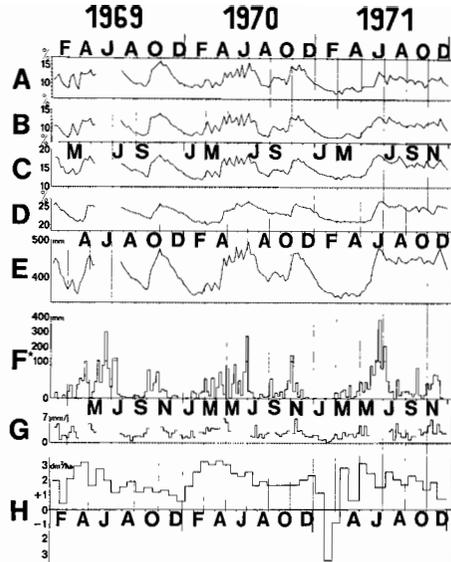


Figure 12. — Bilan hydrique hebdomadaire au Banco, station de talweg.  
Même légende que figure 11.

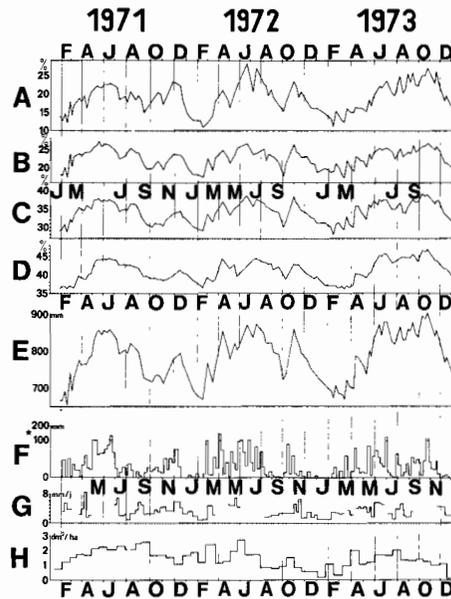


Figure 13. — Bilan hydrique hebdomadaire à Yapo.  
Même légende que figure 11.

du Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé (Bonzon et Picard 1969) permet le prélèvement de sol en place dont on peut connaître le volume. On a ainsi mesuré les densités apparentes jusqu'à 1,30 m de profondeur sur 50 profils. Au-delà de cette profondeur, limite de la tarière, on a employé le densimètre à rayons gamma. Cet appareil de présentation extérieure semblable à celle de la sonde à neutrons, permet la mesure de la densité apparente des sols dans les tubes d'accès employés pour les mesures neutroniques.

Les résultats sont exprimés sur les figures 11, 12 et 13 A à D.

1°) *Variations verticales d'humidité.* — Le tableau IX donne les valeurs maximum et minimum du pourcentage volumique

TABLEAU IX

*Valeurs extrêmes du profil d'humidité du sol, en humidité volumique  $H_v$ , et du stock total, en mm équivalents de précipitation.*

HORIZON		BANCO		YAPO
		Plateau	Talweg	
0 - 27 cm	Maximum .....	16,1	24,9	28,2
	Minimum .....	7,5	14,8	10,9
	Hv % Différence .....	8,6	10,1	17,3
27 - 67 cm	Maximum .....	13,9	22,9	27,1
	Minimum .....	7,2	14,0	17,3
	Hv % Différence .....	6,7	8,9	9,8
67 - 127 cm	Maximum .....	18,5	23,4	39,0
	Minimum .....	11,8	14,4	27,9
	Hv % Différence .....	6,7	9,0	11,1
127 - 232 cm	Maximum .....	26,3	23,6	46,8
	Minimum .....	19,0	15,7	36,1
	Hv % Différence .....	7,3	7,9	10,7
Stock total	Maximum .....	495	543	902
	Minimum .....	341	243	655
	mm Différence .....	154	200	247

d'eau et les différences entre ces deux valeurs pour les sols des trois stations, qui expriment également les quantités d'eau en mm par 10 cm de sol. A la station de talweg du Banco, où la texture est homogène sur tout le profil, cette amplitude de variation décroît régulièrement avec la profondeur et n'est fonction que de l'activité des racines. A la station de plateau, la décroissance est masquée par l'augmentation de la teneur en argile avec la profondeur. A Yapo ce sont les gravillons qui perturbent ce schéma. Les horizons superficiels peuvent céder jusqu'à plus de la moitié de leur eau et dans les plus profonds cette fraction n'est plus que de l'ordre du tiers.

L'amortissement des variations avec la profondeur est bien visible sur les pentes des courbes de juillet à septembre 1969 au Banco et de décembre 1971 à février 1972 à Yapo. Cette atténuation peut aussi se produire en phase de réhumectation (mars 1969 au Banco, octobre-novembre 1971 à Yapo). On en trouvera également un exemple au Banco (avril-juillet 1970) où les variations en dents de scie s'estompent en profondeur. Mais elle n'est plus sensible en période de pluies intenses où tout le profil est rapidement rechargé en eau (octobre 1969, novembre 1970, avril 1971 au Banco, mars et octobre 1972 à Yapo).

2°) *Variations annuelles du stock d'eau du sol* (fig. 11 à 13, E). — Les variations sont cycliques avec deux minimums annuels ou un seul lorsque la petite saison sèche est peu marquée (1971 au Banco, 1973 à Yapo). La dernière ligne du tableau X donne les valeurs extrêmes du stock d'eau. Le maximum ainsi que les différences entre maximum et minimum sont liés à la teneur en éléments fins du sol (moyenne sur tout le profil). En effet le sol de talweg du Banco est un peu plus riche en argile que celui du plateau, mais plus pauvre que celui de Yapo.

8. *EVAPOTRANSPIRATION A PARTIR DU SOL* (fig. 11 à 13, G), ETR-I, — Les valeurs obtenues sont très fragmentaires. Elles varient entre 0,5 et 8,4 mm/jour. Les valeurs les plus élevées se rencontrent au début ou à la fin des saisons humides et les plus faibles en pleine saison sèche. Les moyennes calculées sur nos chiffres sont de 2,5 mm/jour au Banco et 3,2 mm/jour à Yapo. Il n'y a pas de différences entre les deux stations du Banco, mais les valeurs observées sont plus élevées à Yapo.

9. *BILAN HYDRIQUE ANNUEL*. — En complétant nos mesures par des observations météorologiques il est possible d'établir un bilan annuel pour la période d'étude. Les mesures des précipitations à découvert sont fournies par les postes météorologiques les plus proches (Ecole forestière du Banco et Azaguié). Pour les périodes où l'évapotranspiration n'est pas calculable dans nos stations on

l'a remplacée par l'évapotranspiration potentielle calculée par la formule de Turc (1961). La concordance entre ces deux évapotranspirations est bonne en saison humide (Bernhard-Reversat, Huttel et Lemée 1972). Les paramètres astronomiques utilisés dans la formule de Turc ont été calculés par Gosse (1973) et les mesures des facteurs climatiques, température moyenne et durée d'insolation, sont empruntés aux postes météorologiques les plus proches : Adiopodoumé (O.R.S.T.O.M.) et Azaguié (I.F.A.C.) (voir le Chapitre I). Cette évapotranspiration calculée comprenant l'eau d'interception évaporée directement des cimes des arbres, il a fallu

TABLEAU X

*Eléments du bilan hydrique annuel, en mm,  
et pourcentages (entre parenthèses).*

POSTES DU BILAN	BANCO 1969-1971		YAPO 1972 - 1973
	Plateau	Talweg	
(1) Précipitations à découvert .....	1 800 (100 %)	1 800 (100 %)	1 950 (100 %)
(2) Précipitations sous forêt .....	1 615 (90)	1 555 (86)	1 510 (77)
(3) Ecoulement le long des troncs .....	15 (1)	15 (1)	15 (1)
(4) Interception vraie .....	170 (10)	230 (12)	425 (22)
(1) — (2 + 3)			
(5) Eau évapotranspirée du sol .....	975 (54)	965 (54)	1 000 (51)
(6) Evapotranspiration réelle totale .....	1 145 (64)	1 195 (66)	1 425 (73)
(4) + (5)			
(7) Drainage .....	355 (36)	605 (34)	525 (27)
(1) — (6)			

faire une correction pour séparer l'eau évapotranspirée à partir du sol (ET) et l'interception (I). Le drainage est calculé par différence. On a négligé un des flux d'eau, le stockage d'eau dans la végétation par augmentation de la biomasse ; ce transfert peut être estimé à 0,3 mm/an. Le tableau X donne les moyennes de trois années de mesures au Banco et de deux années à Yapo. Le

drainage représente selon la station du quart au tiers des précipitations. Mais ces valeurs ne peuvent être considérées comme des moyennes représentatives : les trois années de mesure au Banco sont des années à faible pluviosité (moyenne sur 38 ans : 2 140 mm) et on peut espérer en année normale un drainage de l'ordre de 900 mm, soit 40 % des précipitations. Il est plus difficile d'estimer une moyenne représentative à Yapo. Les deux années de mesures furent très pluvieuses (moyenne sur 40 ans : 1 740 mm), mais elles furent aussi marquées par des durées d'insolation supérieure à la moyenne pendant la saison humide. On peut estimer que le drainage ne doit guère dépasser 550 mm, soit 30 % des précipitations.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDRIEUX, C., BUSCARLET, L., GUITTON, J., MERITE, B. (1962). — Mesure en profondeur de la teneur en eau des sols par ralentissement des neutrons rapides. *Radioisotopes in soil-plant nutrition studies, Symp. AIEA Vienne*, 187-219.
- BERNHARD-REVERSAT, F., HUTTEL, Ch., LEMEE, G. (1972). — Quelques aspects de la périodicité écologique et saisonnière en forêt ombrophile sempervirente de Côte-d'Ivoire. In F.B. et P.M. Golley Eds., *Tropical Ecology with an emphasis on organic-production*, Athens, Georgia, pp. 217-234.
- BONZON, B., PICARD, D. (1969). — Matériel et méthodes pour l'étude de la croissance et du développement en pleine terre des systèmes racinaires. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Biol.*, 9 : 3-18.
- CZARNOWSKI, M.S., OLZEWSKI, J.L. (1968). — Rainfall interception by a forest canopy. *Oikos*, 19 : 345-350.
- DABRAL, B.G., RAO, B.K.S. (1969). — Interception studies in Sal (*Shorea robusta*) and Khair (*Acacia catechu*) plantations. *Indian Forester*, 95 : 314-323.
- FREISE, F. (1936). — Das Binnenklima von Urwäldern im subtropischen Brasilien. *Petermans Mitteilungen*, 82 : 301-307.
- GEIGER, R. (1961). — *Das Klima der bodennahen Luftschicht*, 4<sup>e</sup> édition, F. Vieweg und Sohn, Braunschweig.
- GORNAT, B., GOLDBERG, D. (1972). — The relation between moisture measurements with a neutron probe and soil texture. *Soil. Sci.*, 114 : 254-258.
- GOSSE, G. (1973). — *Calcul des paramètres astronomiques utilisés dans la formule de Turc pour différentes localités de Côte-d'Ivoire*. Rapport multigraphié. O.R.S.T.O.M. Adiopodoumé, 24 p.
- HEWLETT, J.D., DOUGLASS, J.E., CLUTTER, J.L. (1964). — Instrumental and soil moisture variance using the neutron scattering method. *Soil. Sci.*, 97 : 19-24.
- HOPKINS, B. (1965). — Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. III. The microclimate, with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.*, 53 : 125-138.
- HUTTEL, C. (1972). — Estimation du bilan hydrique dans une forêt sempervirente de basse Côte-d'Ivoire. *Radioisotopes in soil-plant nutrition studies, Symp. AIEA, Vienne*, 1971.
- KLINE, J.R., JORDAN, C.F. (1968). — Tritium movement in soil of tropical rain forest (Puerto-Rico). *Science*, 160 : 550-551.
- MCCOLL, J.G. (1970). — Properties of some natural waters in a tropical wet forest of Costa-Rica. *BioScience*, 20 : 1096-1100.

- McGINNIS, J.T., GOLLEY, F.B., CLEMENTS, R.G., CHILD, G.I., DUEVER, M.J. (1969). — Elemental and hydrologie budgets of the Panamian tropical moist Forest. *BioScience*, 19 : 697-700.
- MOUTONNET, P., BUSCARLET, L.A., MARCESSE, J. (1967). — Emploi d'un humidimètre à neutrons de profondeur associé à un réflecteur pour la mesure de la teneur en eau des sols au voisinage de la surface. *Ann. I.T.B.T.P.*, 233 : 1-5.
- NYE, P.H. (1961). — Organic matter and nutrients cycles under moist tropical Forest. *Plant and Soil*, 13 : 333-346.
- ODUM, H.T., MORE, A.M., BURNS, L.A. (1970). — Hydrogen budget and compartments in the rain forest. In : Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain Forest*, USAEC, H 105 - H 122.
- OVINGTON, J.D. (1954). — A comparison of rainfall in different woodlands. *Forestry*, 27 : 41-53.
- ROOSE, E.J. (1967). — Quelques exemples des effets de l'érosion hydrique sur les cultures. *C.R. Coll. Fertilité des sols*, Tananarive, II, 1385.
- ROOSE, E.J., HENRY DES TURREAUX, P. (1970). — Deux méthodes de mesure du drainage vertical dans un sol en place. *Agr. Trop.*, 25 : 1079-1087.
- SOLLINGS, P., DREWRY, G. (1970). — Electrical conductivity and flow rate of water through the forest canopy. In Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain Forest*, USAEC, H 137 - H 153.
- TURC, L. (1961). — Evaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle. *Annales agr. INRA*, 12 : 13-49.
- ULLAH, W., JAISWAL, S.D., RAWAT, U.S. (1970). — Accuracy of rainfall sampling in forest clearings. *Indian Forester*, 96 : 195-202.

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME  
DE LA FORET SUBEQUATORIALE DE BASSE COTE-D'IVOIRE  
V. BIOMASSE VEGETALE ET PRODUCTIVITE PRIMAIRE  
CYCLE DE LA MATIERE ORGANIQUE

par Ch. HUTTEL et F. BERNHARD-REVERSAT

La productivité primaire forestière annuelle se répartit entre une contribution à l'augmentation de la biomasse ligneuse, un apport de matière organique aux hétérotrophes et, en cas d'exploitation, une exportation par l'homme. Cette dernière étant inexistante ou négligeable dans les localités étudiées ici, le bilan complet de la matière organique de l'écosystème comprend l'établissement des stocks dans les différents compartiments et des flux entre ceux-ci.

Nous exposerons successivement nos résultats relatifs à la biomasse végétale, à sa productivité, à son apport à la litière et au stock d'humus, à la dégradation de ceux-ci par les hétérotrophes.

A - APPROCHE DE LA BIOMASSE.

1) BIOMASSE AÉRIENNE.

1°) *Cubage des arbres.* — Nos relevés et les tarifs de cubage établis par le Centre technique des forêts tropicales (C.T.F.T. 1968) permettent d'estimer le volume de bois fort (diamètre supérieur à 7 cm) des arbres sur pied. Ces tarifs à une entrée de type  $V = aD^b$  ont été établis sur un grand nombre d'arbres abattus (2 614 arbres appartenant à 120 espèces). Douze tarifs différents ont été calculés ; ils sont valables soit pour une seule espèce (*Dacryodes klaineana*, *Strombosia glaucescens*, *Scytopetalum thieghemii*), soit pour une famille (Ebenacées, Mimosacées), soit pour un groupe d'espèces ayant même port (arbres à échasses, arbres élancés, arbres courts et branchus). Ces tarifs ayant été établis sur des forêts de basse Côte-d'Ivoire (forêt de la Comoé, forêt de Yaya, forêt de N'Ganda N'Ganda), nous ne les avons appliqués qu'à nos deux forêts du Banco et de Yapo.

TABLEAU XI a

Cubages, densités spécifiques *D* et biomasses de bois fort.

## FORÊT DU BANCO

	m <sup>3</sup> /ha	% cumulé	D	T/ha
<i>Turraeanthus africana</i> .....	53,9	9,7	0,46	24,8
<i>Dacryodes klaineana</i> .....	49,3	18,6	0,70	34,5
<i>Piptadeniastrum africanum</i> .....	36,0	25,1	0,61	22,0
<i>Berlinia confusa</i> .....	33,7	31,2	0,67	22,6
<i>Coula edulis</i> .....	25,3	35,7	0,81	20,5
<i>Chrysophyllum</i> sp. ....	23,7	40,0	0,58	13,7
<i>Afrosersalisia afzelii</i> .....	23,7	44,3	0,77 *	18,2
<i>Combretodendron africanum</i> .....	23,3	48,5	0,61	14,2
<i>Pentaclethra macrophylla</i> .....	22,9	52,6	0,76 *	17,4
<i>Parinari</i> sp. ....	21,8	56,5	0,67	14,6
<i>Blighia welwitschii</i> .....	17,7	59,7	0,74 *	13,1
<i>Allanblackia floribunda</i> .....	16,8	62,7	0,56	9,4
<i>Homalium aylmeri</i> .....	14,8	65,4	0,75	11,1
<i>Parkia bicolor</i> .....	14,2	68,0	0,51	7,2
<i>Strombosia glaucescens</i> .....	13,5	70,4	0,74	10,0
<i>Distemonanthus benthamianus</i> .....	9,7	72,1	0,64 *	6,2
<i>Pyrenanthus angolensis</i> .....	9,0	73,7	0,46 *	4,1
<i>Octoknema borealis</i> .....	5,6	74,7	0,56	3,1
Autres espèces .....	141,6	100,0	0,64	91,0
TOTAL .....	556,5			357,7

\* Densité estimée à partir de données bibliographiques.

Les valeurs moyennes obtenues sont de 560 m<sup>3</sup>/ha au Banco et 500 m<sup>3</sup> à Yapo. Ces deux moyennes ne sont pas significativement différentes. La dispersion des résultats est plus grande au Banco (280-875 m<sup>3</sup>/ha) qu'à Yapo (340-660 m<sup>3</sup>/ha), ce qui montre bien l'hétérogénéité structurale de la forêt du Banco, qui est criblée de châblis plus ou moins anciens.

Les espèces les plus importantes par leur cubage sont répertoriées dans le tableau XI où elles sont classées par importance décroissante, la liste étant arrêtée lorsque les trois quarts du cubage total ont été atteints.

TABLEAU XI b

Cubages, densités spécifiques *D* et biomasses de bois fort.

## FORÊT DE YAPO

	m <sup>3</sup> /ha	% cumulé	D	T/ha
<i>Dacryodes klaineana</i> .....	50,7	10,1	0,70	35,5
<i>Parinari holstii</i> .....	32,6	16,6	0,62	20,2
<i>Allanblackia floribunda</i> .....	28,1	22,2	0,57	16,0
<i>Piptadeniastrum africanum</i> .....	26,7	27,5	0,61	16,3
<i>Cælocaryon oxycarpum</i> .....	26,4	32,8	0,65 *	17,2
<i>Coula edulis</i> .....	26,4	38,1	0,81	21,4
<i>Saccoglottis gabonensis</i> .....	22,6	42,6	0,68	15,4
<i>Scytopetalum thieghemii</i> .....	22,5	47,1	0,63	14,2
<i>Strombosia glaucescens</i> .....	17,4	50,6	0,74	12,9
<i>Scottelia coriacea</i> .....	16,8	53,9	0,55	9,2
<i>Strephonema pseudocola</i> .....	16,5	57,2	0,63	10,4
<i>Erythrophleum ivorense</i> .....	15,7	60,3	0,72	11,3
<i>Tarrietia utilis</i> .....	14,7	63,2	0,55	8,1
<i>Parkia bicolor</i> .....	14,3	66,0	0,51	7,3
<i>Lophira alata</i> .....	13,4	68,7	1,07	14,3
<i>Hannoa klaineana</i> .....	10,9	70,9	0,33	3,6
<i>Anthostema aubryanum</i> .....	7,2	72,3	0,33	2,4
<i>Anopyxis klaineana</i> .....	5,3	73,4	0,75	4,0
<i>Homalium aylmeri</i> .....	4,6	74,3	0,75	3,4
<i>Mitragyna ciliata</i> .....	3,4	75,0	0,43	1,5
Autres espèces .....	125,7	100,0	0,65	81,7
<b>TOTAL</b> .....	<b>501,9</b>			<b>326,3</b>

\* Densité estimée à partir de données bibliographiques.

2°) *Masse volumique du bois.* — La transformation des cubages en biomasse nécessite la connaissance des densités des bois, écorce comprise, calculées à partir du volume frais et du poids sec à 100°. Les prélèvements de bois sont faits avec une tarière Pressler. On a procédé à deux prélèvements par arbre et ceci sur plusieurs individus de la même espèce. Des prélèvements de rondelles de bois sur des arbres abattus dans des chantiers de la SODEFOR ont permis de contrôler la validité de ce mode

opérateur et également de mesurer les densités chez des espèces à bois trop dur pour la tarière Pressler (*Lophira alata*, *Coula edulis*, par exemple).

Les densités ainsi obtenues figurent dans le tableau XI. Pour une même espèce il n'y pas de différence de densité d'une forêt à l'autre. Pour certaines espèces, marquées par un astérisque \* il n'a pas été fait de prélèvement de bois et l'on a utilisé des données bibliographiques (C.T.F.T. 1968) corrigées pour tenir compte du volume d'écorce. La densité moyenne calculée sur l'ensemble des espèces les plus importantes a été appliquée aux autres espèces et on obtient des biomasses de bois fort d'environ 360 et 330 T/ha respectivement pour le Banco et pour Yapo.

3°) *Eléments autres que le bois fort.* — L'expérience des forestiers permet d'utiliser le facteur de multiplication 1,3 pour passer du volume de bois fort au volume total de bois des arbres (Dawkins 1967). La biomasse de bois des arbres serait donc respectivement, au Banco et à Yapo, de 465 et 425 T/ha.

Des mesures de biomasse des individus de moins de 40 cm de circonférence ont donné une masse de bois de 15 T/ha (mesures faites au Banco seulement). L'exploitation d'un petit chablis du Banco a permis d'estimer le poids de bois des lianes à environ 5 % de la biomasse ligneuse, soit 24 T/ha.

Dans ce même chablis, la biomasse de feuilles était de l'ordre de 9 T/ha. Son estimation dans les trois stations étudiées, à partir de la production annuelle de litière et compte tenu du fait que la durée de vie moyenne du feuillage est d'une année, a conduit à 8,7 T/ha pour la station de plateau du Banco, 7,9 pour celle de talweg du Banco et 6,4 pour celle de Yapo.

La strate herbacée et les épiphytes ne représentent qu'une faible fraction de la biomasse.

La biomasse aérienne est donc de l'ordre de 500 T/ha, dont 9 T/ha de feuilles.

## 2) BIOMASSE SOUTERRAINE.

La répartition et la biomasse des racines ont fait l'objet d'une publication (Huttel 1974) dont on trouvera les principaux résultats aux figures 14 et 15.

La distribution peut être ajustée à une exponentielle mais cette exponentielle n'est pas représentative de la distribution observée. Il y a donc deux zones d'excès de racines l'une dans les vingt premiers centimètres, la seconde dans les horizons profonds. Ces irrégularités peuvent être rapportées à des caractéristiques du sol, richesse en bases échangeables en surface et augmentation de la gamme d'eau utile en profondeur.

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME  
DE LA FORET SUBEQUATORIALE DE BASSE COTE-D'IVOIRE  
I. INTRODUCTION

par G. LEMÉE \*

Dans le cadre du réseau mondial de recherches mises en œuvre par le *Programme Biologique International* pour atteindre à une meilleure connaissance de la nature et du fonctionnement des écosystèmes les plus représentatifs des zones de végétation du Globe, l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (O.R.S.T.O.M.) a réalisé un programme d'études sur la forêt subéquatoriale de Côte-d'Ivoire, avec le soutien financier du Comité français du P.B.I.

Le concept sur lequel a été fondé le déroulement de ce programme est celui de l'écosystème considéré non seulement comme l'ensemble d'une biocénose et de son environnement ou biotope, mais aussi caractérisé par un bilan d'échanges d'énergie et de matière entre cet environnement et les organismes constituant cette biocénose. Ainsi envisagé, « l'écosystème est l'unité fonctionnelle de base de l'écologie », selon l'expression de E.P. Odum.

Devant des systèmes écologiques aussi complexes que les forêts pluvieuses tropicales, les observations ont dû être limitées dans ce premier temps à la caractérisation quantitative des milieux, de la phytocénose et de leurs interrelations. L'insuffisance des connaissances sur les transferts dans les chaînes alimentaires de consommateurs, les difficultés méthodologiques et matérielles de leur étude dans de tels écosystèmes rend celle-ci extrêmement difficile sur le plan quantitatif.

Les recherches ont commencé en 1966 et ont été poursuivies sous notre direction scientifique par une équipe de phytoécologistes de l'O.R.S.T.O.M., Mme F. Bernhard-Reversat, MM. Ch. Huttel et, récemment, D. Alexandre, avec l'aide de collaborateurs techniciens recrutés sur les crédits affectés au programme français du P.B.I., M. Zehourou Toti, puis M. J. Delaunay, et temporairement de stagiaires néerlandais. La concentration au Centre

---

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

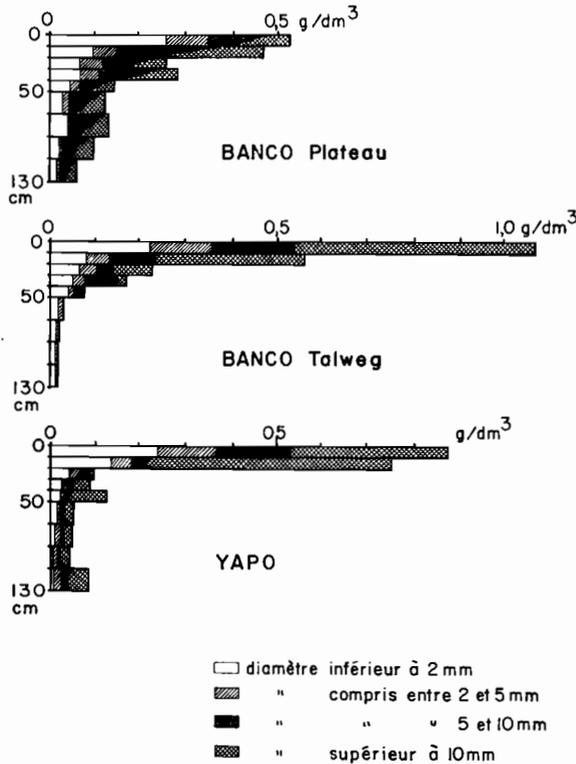


Figure 14. — Répartition verticale des racines, en g par dm<sup>3</sup> de sol, classées selon leur diamètre.

Les biomasses calculées à partir de sondages varient de 23 à 25 T/ha. La planimétrie et le cubage des racines mises à jour en place sur le terrain ont donné une valeur de 110 m<sup>3</sup>/ha, soit 49 T/ha. Les valeurs données par ces deux méthodes sont très faibles par rapport aux résultats de Jenik (1971), mais sont plus proches de la moyenne estimée par Rodin et Bazilevich (1967).

### 3) BIOMASSE TOTALE.

Le tableau XII récapitule les données recueillies. On y a figuré les résultats de Müller et Nielsen (1965) qui, dans une forêt voisine du Banco, mais dégradée et sur un échantillonnage restreint, ont obtenu des valeurs beaucoup plus faibles. Il en est de même de la forêt semidécidue de Kade au Ghana, dans un peuplement secondaire de cinquante ans, où Greenland et Kowal (1960) ont trouvé des valeurs encore plus faibles.

Par contre, les valeurs que nous avons établies en Côte-d'Ivoire prennent rang parmi les plus élevées obtenues en Malaisie par les écologistes japonais (Ogawa et al., 1965 ; Kira et Ogawa, 1971).

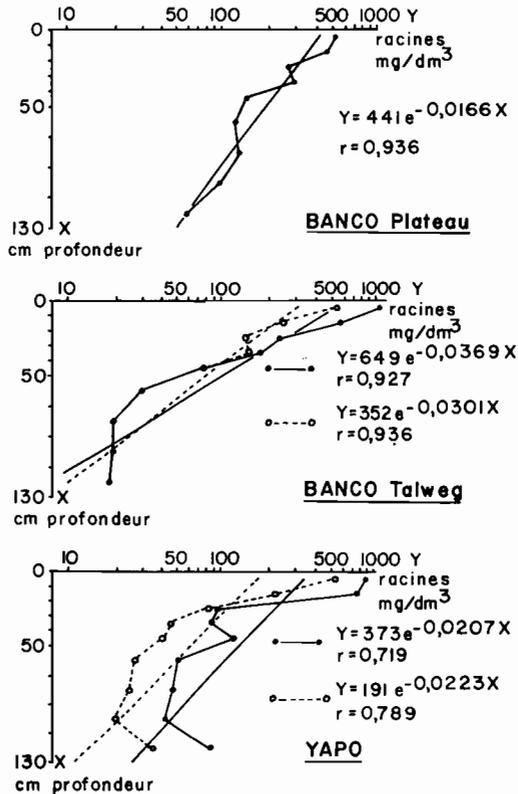


Figure 15. — Ajustement à une exponentielle des racines selon la profondeur.

Traits pleins : toutes les racines.

Tirets : racines de moins de 10 mm de diamètre.

## B - PRODUCTIVITE PRIMAIRE NETTE

L'estimation de la productivité primaire a porté sur deux postes, la croissance des arbres et la chute de litière.

### 1) ACCROISSEMENT DES ARBRES.

L'augmentation de circonférence a été mesurée sur plusieurs lots d'arbres avec des dendromètres du type de ceux conçus par

TABLEAU XII

*Biomasses végétales de forêts subéquatoriales de Côte-d'Ivoire et du Ghana, en tonnes/ha.*

	Le Banco	Yapo	l'Anguédédou (Müller et Nielsen)	Ghana (Greenwood Kowal)
Arbres :				
troncs et branches ..... (bois fort)	360	330	240	173,6
rameaux .....	105	95		
Arbustes, tiges et rameaux	15	—		
Lianes, tiges et rameaux ..	24	—		39,9 *
Feuilles .....	9	6	2,5	
<i>Biomasse aérienne totale</i> ..	513	—	242,5	213,5
Racines .....	49	—	48	24,7
<i>Biomasse totale</i> .....	562	—	290,5	238,2

\* Dont 14,4 t/ha de lianes.

Hall (1944) et Liming (1957). Le marquage des repères du ruban a été simplifié ; le vernier a été remplacé par un trait gravé sur les deux parties du ruban métallique et le déplacement relatif des deux repères est mesuré à 0,1 mm près à l'aide d'une loupe micrométrique. Les erreurs de mesure dues aux variations de longueur du ruban métallique par les différences de température sont négligeables dans les conditions de ce travail. Les faibles vitesses de croissance nous ont conduit à choisir un intervalle de temps relativement long entre deux mesures (trois semaines).

Les arbres sélectionnés se répartissent en deux séries. Une première série de mesures concerne les arbres des espèces les plus abondantes à la station de plateau du Banco (*Allanblackia floribunda*, *Dacryodes klaineana*, *Strombosia glaucescens* et *Turraeanthus africana*) et à Yapo (les mêmes espèces sauf *Turraeanthus africana*). On a choisi des individus de différentes tailles. Une deuxième série de mesures est faite dans des parcelles de 800 m<sup>2</sup> (Banco) ou de 400 m<sup>2</sup> (Yapo) où tous les arbres de plus de 30 cm de circonférence sont cerclés pour l'estimation de l'augmentation de biomasse.

Au total, plus de 250 arbres ont été suivis pendant des périodes allant de quatre à six ans et certaines mesures sont encore poursuivies.

## 2) RYTHME DE CROISSANCE.

Le minimum de croissance se situe en janvier pour tous les arbres. Par contre la croissance maximum peut se produire à des dates différentes selon l'année, selon l'espèce et même selon l'individu ; on peut également observer sur certains arbres deux maximums de croissance dans l'année. Cette forte variabilité, surtout intraspécifique, est signalée par de nombreux auteurs cités par Hopkins (1970). Elle est estompée si l'on s'adresse à un ensemble d'arbres et si l'on suit les variations de la vitesse d'accroissement de l'aire basale par exemple. On se reportera aux figures 11, 12 et 13 H du chapitre sur le bilan hydrique. On peut en tirer les conclusions suivantes :

- les croissances les plus importantes ont lieu au début de la grande saison des pluies ;
- après ce maximum la vitesse de croissance diminue régulièrement ;
- les croissances les plus faibles ont lieu en saison sèche ;
- les grosses pluies accidentelles de saison sèche provoquent une croissance importante, mais temporaire.

Des rythmes semblables ont été observés en Côte-d'Ivoire (Mariaux 1967), au Nigeria (Hopkins 1970), à Costa-Rica (Lojan 1967) et en Amazonie (Moraes 1970).

Ces variations de vitesse de croissance sont parallèles au cycle saisonnier des pluies et de l'insolation (Tableau 1, chapitre 1) et peuvent être mises en corrélation avec l'évapotranspiration réelle que nous avons mesurée. La dispersion des points de la figure 16 est grande. Si au Banco, station du plateau, la corrélation est bonne, elle n'a pu être mise en évidence à Yapo, mais l'ensemble des points du plateau du Banco et de Yapo donne un coefficient de corrélation satisfaisant et la droite ainsi calculée est semblable à celle calculée pour le plateau du Banco seul. Ces droites ne sont pas représentatives de la liaison pour les évapotranspirations faibles, car pour une valeur nulle de ce facteur la croissance serait encore plus élevée.

Le cas du talweg du Banco est différent. La droite représentative a une pente négative. Diverses observations permettent d'élaborer une hypothèse explicative :

- la terre des horizons profonds laissée autour des fosses creusées en forêt n'est jamais colonisée par des germinations dans cette station (observations de D.Y. Alexandre) ;

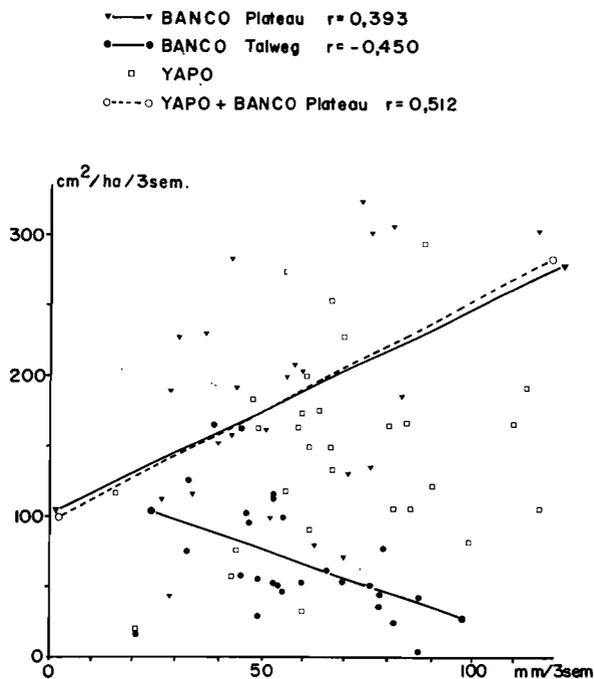


Figure 16. — Relation entre l'évapotranspiration à partir de l'eau du sol (en mm) et l'augmentation d'aire basale (en  $\text{cm}^2/\text{ha}$ ) par périodes de trois semaines.

- la toxicité de ces horizons a été mise en évidence par des essais de culture de riz sur de la terre prélevée à différentes profondeurs (Mme F. Reversat) ;
- il n'y a pas de croissance en épaisseur des racines dans les horizons inférieurs à 50 cm de profondeur (fig. 14) ; au-delà de cette limite on ne rencontre plus de racines de plus de 5 mm de diamètre ;
- les périodes de forte évapotranspiration et de faible croissance sont des périodes où les horizons profonds sont très humides (humidité volumique supérieure à 18 % dans l'horizon 67-127 cm et 127-232 cm de profondeur).

Il semble que ces horizons renferment un élément toxique hydrosoluble qui, absorbé en quantités importantes par les plantes aux périodes de forte transpiration, ralentit la croissance de la végétation. Dans le cas de ce sol, il pourrait s'agir d'alumine libre.

### 3) ACCROISSEMENT ANNUEL.

a) *Augmentation de la surface terrière,  $\Delta S$ .* — Elle est calculée sur l'ensemble des arbres d'une parcelle. Connaissant C, circonfé-

rence de l'arbre, et  $\Delta C$  son augmentation, on a pour un arbre :

$$\Delta S = \frac{(C + \Delta C)^2 - C^2}{4\pi} = \frac{2C \Delta C + (\Delta C)^2}{4\pi}$$

Pour un ensemble d'arbres  $\Sigma S = \frac{\Sigma 2C \Delta C + \Sigma (\Delta C)^2}{4\pi}$

Avec la périodicité des mesures choisies (trois semaines), l'erreur relative sur  $S$  est de l'ordre de 10 % ; elle diminue pour des périodes plus longues.

TABLEAU XIII

*Augmentation d'aire basale en dm<sup>2</sup>/ha/an*

Station	Période	Augmentation d'aire basale			
		Min.	Moy.	Max.	% moyen
Banco, plateau ..	1968-1973	17,8	25,7	37,3	0,92
Banco, talweg ..	1969-1973	10,2	12,0	16,7	0,39
Yapo .....	1968-1973	12,0	25,1	34,1	0,72

Le tableau XIII donne les résultats établis sur plusieurs années. La variabilité entre les années est très grande. Elle est due à des causes climatiques, mais aussi à des morts d'arbres qui tendent à limiter l'augmentation de biomasse de la forêt. Il existe aussi une variabilité spatiale : à Yapo par exemple, deux de nos trois parcelles présentent des résultats similaires, tandis que la troisième fournit des taux de croissance trois fois plus élevés. Cette différence est uniquement due à la présence dans cette parcelle d'un *Entandrophragma* de grande taille (340 cm de circonférence) ayant une vitesse de croissance relativement élevée, avec 30 mm d'augmentation de circonférence par an.

b) *Augmentation de volume et de biomasse.* — Les augmentations de volume ont été calculées à l'aide des tarifs de cubage du C.T.F.T. (1968). Le volume de bois fort ainsi obtenu est multiplié par 1,3 pour obtenir le volume de bois total (Dawkins 1967) et ce volume est à son tour multiplié par la masse volumique moyenne des arbres sur pied, soit 0,65 (tableau XIV).

Ces valeurs sont faibles, mais comparables aux résultats obtenus par d'autres auteurs dans des forêts tropicales pluvieuses en équilibre (tableau XV). La mortalité ayant été réduite à quel-

TABLEAU XIV

*Accroissement annuel ligneux (parties aériennes) en volume et en matière sèche.*

Station	Période de mesures	Bois fort, m <sup>3</sup> /ha			Bois total, moyenne		
		Min.	Moy.	Max.	m <sup>3</sup> /ha	T/ha	% de la biomasse
Banco, plateau ..	1969-1973	3,4	5,4	6,4	7,1	4,6	1,0
Banco, talweg ...	1969-1973	1,9	3,6	5,8	4,7	3,0	0,6
Yapo, plateau ...	1968-1973	3,4	5,4	7,2	7,1	4,6	1,1

ques petits arbres dans les placettes étudiées au cours des années de mesures, l'augmentation de la biomasse ligneuse ou « *incrément annuel vrai* » des auteurs soviétiques, n'y a été inférieure à la productivité ligneuse totale que de 1 à 4 %. Des mesures faites dans des forêts perturbées par des éclaircies ont donné des valeurs plus élevées telles que celles obtenues par Müller et Nielsen en Côte-d'Ivoire (1965) et par Briscoe et Wadsworth à Porto Rico (1970). Quant aux accroissements observés dans les plantations forestières, ils peuvent être très supérieurs à ceux des forêts naturelles. On cite par exemple des accroissements moyens de circonférence de plus de 9 cm par an chez *Albizia falcataria* à Hawaï (Walters 1971) et des augmentations de biomasse de bois fort de 57 T/ha/an dans une plantation d'*Eucalyptus saligna* au Brésil (FAO 1954).

#### 4) PRODUCTION DE LITIÈRE.

Elle a été étudiée au Banco et à Yapo par F. Bernhard (1970). Le tableau XVI présente les résultats de deux années de récolte (trois pour les feuilles au Banco).

Les valeurs obtenues concordent avec la plupart des résultats trouvés dans des forêts similaires (tableau XVII).

La chute des feuilles suit un rythme annuel avec un maximum en grande saison sèche et un minimum en grande saison des pluies. Ce rythme est semblable à celui décrit dans d'autres forêts ombrophiles (Laudelout et Meyer 1954, Madge 1965, Hopkins 1966). A Yapo le maximum se situe en novembre-décembre, plus tôt

TABLEAU XV

*Croissance des arbres et production de bois  
dans quelques forêts denses sempervirentes  
(forêts matures et en équilibre).*

Auteurs	Pays	Augmentation d'aire basale, m <sup>2</sup> /ha/an et %	Augmentation de biomasse (T/ha/an) ou de volume (m <sup>3</sup> /ha/an) et %
<i>Afrique :</i>			
Müller, 1967	Côte-d'Ivoire		7,5 T/ha (3,1 %)
Hopkins, 1970	Nigeria		4,3 T/ha (1,2 %)
Huttel	Côte-d'Ivoire	0,16-0,37 (0,4-0,9 %)	3-4, 6 T/ha (0,8-1,2 %)
<i>Amérique :</i>			
Konrad, 1965	Venezuela	0,44 (2,4 %)	2,9 m <sup>3</sup> /ha (2,3 %)
Briscoe et Wadsworth, 1970	Porto-Rico		
Murphy, 1970	Porto-Rico	(1,4-5,8 %)	
Jordan, 1971	Porto-Rico		2,3 m <sup>3</sup> /ha (0,8 %)
<i>Asie :</i>			
Sulit et al., 1962	Philippines	(2-5 %)	4,9 T/ha
Kira et al., 1967	Thaïlande		4,8 T/ha (1,6 %)
Socrianeegara, 1967	Indonésie		5,8 T/ha
Dilmy, 1971	Indonésie		6-12 T/ha
<i>Estimations et moyennes :</i>			
Week, 1959			3,5 T/ha
Rodin et Bazilevich, 1967			2,1 T/ha (1,1 %)

qu'au Banco où il n'a lieu qu'en janvier-février. La période de faible chute de feuilles s'étend de juin à septembre dans les deux forêts.

L'étude du cycle de chute des feuilles a été faite sur les principales espèces, *Allanblackia floribunda*, *Coula edulis*, *Dacryodes klaineana*, *Strombosia glaucescens* dans les deux forêts, plus les espèces spécifiques de l'une et l'autre station, *Monodora myristica* et *Turraeanthus africana* au Banco et *Tarrietia utilis* à Yapo. Toutes ces espèces montrent une chute de feuilles faible de juin à octobre. Le reste de l'année, elles présentent un ou deux maximums

TABLEAU XVI  
*Production de litière, en T/ha/an.*

	Banco, plateau	Banco, talweg	Yapo, plateau	Yapo, versant
Feuilles .....	8,19	7,43	7,12	6,25
Fleurs + fruits .....	1,1	0,66	1,05	0,53
Branches .....	2,58	1,09	1,45	2,26
TOTAL .....	11,87	9,18	9,62	9,04

TABLEAU XVII  
*Production de litière  
dans différentes forêts tropicales sempervirentes.  
Entre parenthèses : production de litière de feuilles.*

Auteurs	Pays	Type de forêt	Production de litière T/ha/an
Müller et Nielsen, 1965	Côte-d'Ivoire	Forêt ombrophile	4,4 (2,1)
Bernhard, 1970	Côte-d'Ivoire	Forêt ombrophile	9,0-11,9 (6,2-8,2)
Nye, 1961	Ghana	Vieille forêt secondaire	10,5 (7,0)
Hopkins, 1966	Nigeria	Forêt ombrophile	(7,2)
Bartholomew et al., 1953	Zaïre	Forêt ombrophile	12,3
Laudelout et Meyer, 1954	Zaïre	Parasoleraie	14,9
Laudelout et Meyer, 1954	Zaïre	Forêt à <i>Macarobium</i>	15,3
Laudelout et Meyer, 1954	Zaïre	Forêt mélangée	12,4
Laudelout et Meyer, 1954	Zaïre	Forêt à <i>Brachystegia</i>	12,3
Kira et Shidei, 1967	Thaïlande	Forêt ombrophile	23,3 (11,9)
Mitchell, in Bray et Gorham, 1964	Malaisie	Forêt à Diptéro- carpacées	5,5-7,2
Mitchell, in Bray et Gorham, 1964	Malaisie	Forêt secondaire	8,3-10,5
Jenny et al., 1948	Colombie	Forêt ombrophile	7,8-10,2
Klinge et Rodrigues, 1968	Brésil	Forêt ombrophile	6,7-7,9 (4,8-6-4)
Rodin et Basilevich, 1967	moyennes mondiales	Forêt ombrophile	13,7 (5,0-7,5)

à diverses périodes et se relaient pour maintenir une production élevée de litière globale.

La comparaison des rythmes de chute de feuilles d'une même espèce dans les deux forêts, Banco et Yapo, et dans les deux stations, plateau et talweg, montre la constance du cycle saisonnier, qui est spécifique et indépendant des facteurs stationnels.

Les chutes de feuilles peuvent fournir une appréciation de la productivité en appliquant les corrections proposées par Bray et Gorham (1964). D'après ces auteurs, les feuilles perdent 19 % de leur poids sec peu de temps avant leur chute ; ils admettent également que 7,5 % de la surface foliaire est prélevée par les consommateurs primaires. L'utilisation de ces coefficients permet de chiffrer la production annuelle de feuilles entre 8 et 10,5 T/ha.

### C - LA LITIÈRE ET SA DÉCOMPOSITION

La quantité de litière présente sur le sol a été mesurée mensuellement. Elle atteint un maximum de 3 à 4 T/ha en grande saison sèche et un minimum de l'ordre de 1 T/ha ou moins de juillet à octobre. Bien que cette variation saisonnière suive celle de la production de litière, elle ne lui est pas totalement parallèle, par suite de variations également saisonnières, dans la vitesse de décomposition. Le calcul d'un *coefficient mensuel de décomposition* (Jenny et al., 1949 ; Olson, 1963) a montré en effet une relation avec la pluviosité d'une part, avec l'apport de feuilles d'autre part. Pratiquement nul pendant une partie de la saison sèche, ce coefficient atteint une valeur de 0,5 à Yapo et proche de 1 dans le talweg du Banco en juillet (fig. 17). Le coefficient annuel de décomposition est respectivement de 3,3 et 4,2 sur le plateau et dans le talweg du Banco, et de 3,6 à Yapo (Bernhard, 1970).

Une étude directe de la décomposition a été faite en mesurant la perte de poids de lots de feuilles en forêt. Les résultats, fig. 18, mettent en évidence la différence entre les deux stations du Banco quant à la vitesse d'une part et ses variations d'autre part. On a montré que l'influence de la station était prépondérante, malgré la composition chimique différente de la litière du talweg et du plateau, et il semble que le pH et la teneur en cations plus élevés dans le talweg puissent être mis en cause.

Des observations ont été faites pour tenter d'établir le rôle respectif de la microflore et de la faune dans la destruction de la litière (Bernhard-Reversat, 1972). L'élimination partielle de la faune par épandages répétés de naphthaline dans les deux stations du Banco n'a réduit que faiblement cette destruction. Des extractions de microarthropodes par la méthode de Berlese n'ont pas montré de différences significatives entre ces stations lorsqu'elles sont rapportées au poids de litière sèche. La nature des agents

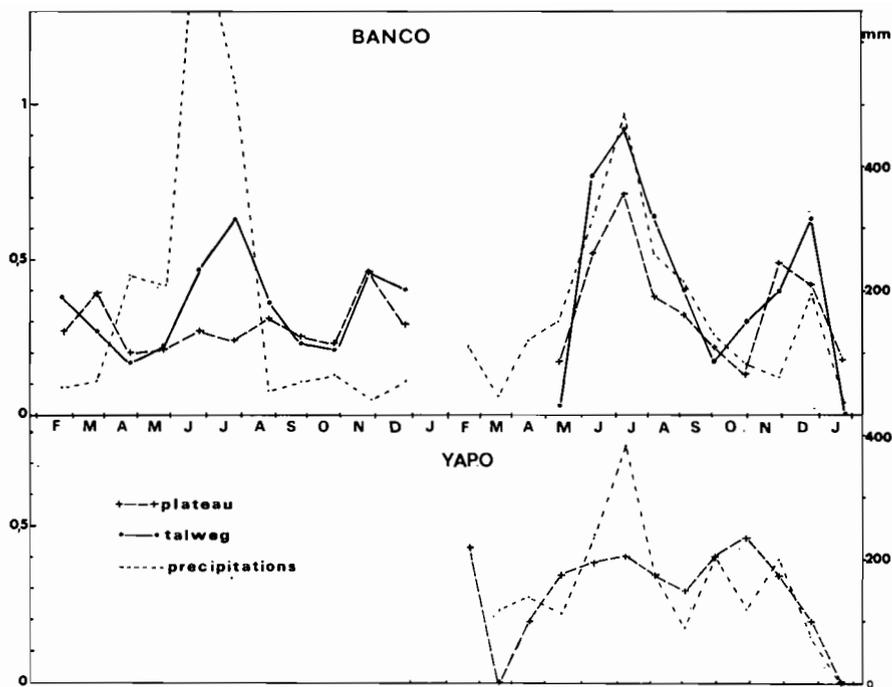


Figure 17. — Variations du coefficient mensuel de décomposition au cours de l'année (1967-1968).

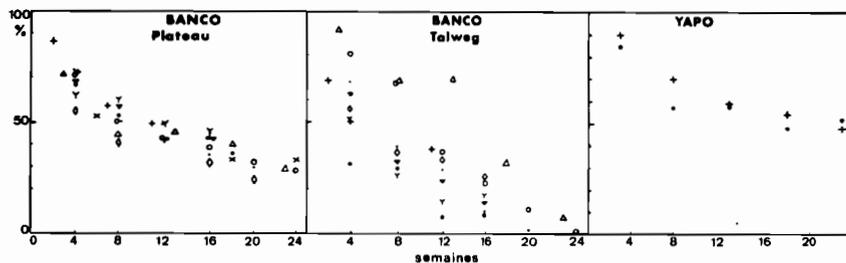


Figure 18. — Décomposition de la litière : évolution du poids de matière sèche de feuilles exprimée en pourcentage du poids initial. Les différents signes représentent des essais faits à différentes périodes de l'année.

de décomposition se modifie avec l'âge de la litière, celle-ci étant essentiellement due à la microflore pendant les premières semaines, les arthropodes n'intervenant que dans une seconde phase. Parmi ces derniers, les termites auraient, selon Maldague (1970), un rôle considérable.

D'après les courbes obtenues la décomposition de la litière est totale en neuf mois environ sur le plateau du Banco, cinq mois dans le talweg et onze mois à Yapo ; dans cette dernière station une seule série de mesures a été faite, et il est possible que la vitesse de décomposition soit en fait à peu près la même qu'au plateau du Banco, comme le montre le coefficient calculé.

Madge au Nigeria (1965, 1969) et Nye au Ghana (1961) trouvent des vitesses de décomposition du même ordre, si l'on considère que des facteurs stationnels peuvent provoquer des variations sensibles. Cependant Bartholomew et al. (1953) observent une décomposition plus lente (57 % en huit mois) dans des conditions de basse altitude et de pluviosité comparables à celles du Banco. En forêt ombrophile de montagne, la décomposition est en général plus lente (Wiegert, 1970), mais Acosta de la Cruz (1964) observe une décomposition rapide à près de 2 000 m d'altitude à Costa Rica.

#### D - LA MATIERE ORGANIQUE DU SOL ET SA DECOMPOSITION

1) *La teneur du sol en matière organique* a été mesurée par deux méthodes. La méthode de la perte au feu, qui introduit une erreur dans les horizons contenant de l'argile, n'a été retenue que pour le sol superficiel (0-10 cm) ; ses résultats sont surestimés. La méthode par dosage du carbone fait intervenir un coefficient d'estimation, ce qui introduit également une approximation. On a choisi cette dernière méthode pour calculer le stock de matière organique et pour représenter sa répartition dans les profils (fig. 19).

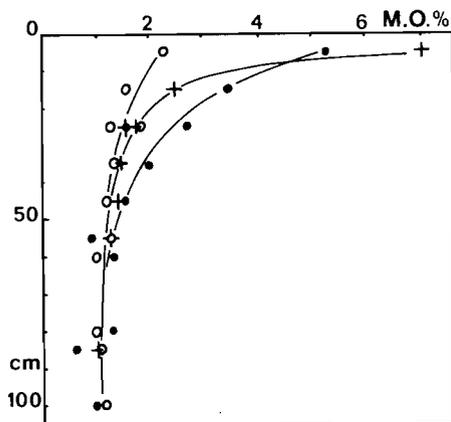


Figure 19. — Répartition de la matière organique du sol en fonction de la profondeur. Cercles noirs : Banco, plateau. Cercles blancs : Banco, talweg. Croix : Yapo.

Les résultats sont donnés au tableau XVIII. Les mesures par la perte au feu correspondent à la moyenne de vingt prélèvements au Banco, dix à Yapo. Les dosages de carbone dans le sol superficiel (0-10 cm) ont été faits toutes les quatre semaines pendant

TABLEAU XVIII

*Teneur et quantité de matière organique du sol  
(teneurs avec intervalle de confiance à 5 %).*

Méthode	Expression	Profondeur cm	Banco I plateau	Banco II talweg	Yapo
Perte au feu	%	0 - 3	16 ± 4	4,2 ± 0,9	* 14 ± 2
		3 - 10	4,5 ± 0,6	3,4 ± 0,8	* 8,3 ± 0,5
	t/ha	0 - 10	69	48	54
Teneur en C	%	0 - 10	5,6 ± 0,4	2,3 ± 0,2	* 7,0 ± 0,4
		0 - 10	50	29	37
	t/ha	0 - 50	170	100	70

\* Par rapport à la terre fine (sol gravillonnaire).

deux ans et ce sont les moyennes qui figurent au tableau XVIII. Dans les horizons inférieurs à 10 cm les dosages ont été faits à trois ou quatre reprises. Ils mettent en évidence un horizon humifère d'environ 3 cm au plateau du Banco ; à Yapo l'horizon supérieur a une forte teneur en matière organique mais il est moins nettement différencié de l'horizon sous-jacent. Cet horizon organique n'existe pas dans le talweg du Banco, où l'absence d'accumulation de matière organique dans le sol est à mettre en relation avec la rapidité de la décomposition de la litière.

Les auteurs expriment généralement la teneur du sol en matière organique par la teneur en carbone. Dans les sites étudiés ici ces teneurs sont de 3,25 % au Banco I, 1,32 % au Banco II, 4,07 % à Yapo dans l'horizon 0-10 cm. Bates (1960) trouve une teneur de 3,95 % dans une forêt du Nigeria ; Williams (1972) en Amazonie trouve 2,09 % entre 0 et 15 cm ; Daubenmire (1972), en forêt semi-décidue de Costa Rica, trouve 3,50 % pour 0-10 cm, et Singh (1968) en forêt sempervirente en Inde trouve 2,92 % et

3,35 % en forêt semi-décidue, à 5 cm de profondeur. On constate une certaine homogénéité des résultats, avec des exceptions comme notre station de talweg du Banco. D'autre part, il ressort des études faites par ces auteurs comme par nous que les deux à cinq premiers centimètres du sol ont une teneur en carbone beaucoup plus élevée que le sol sous-jacent. Enfin les différents types de forêt, décidue, semi-décidue et sempervirente, ne montrent pas de différences systématiques, la teneur en argile étant le facteur prépondérant (de Boissezon, 1973).

2) MINÉRALISATION DU CARBONE. — L'activité biologique globale a été mesurée à trois profondeurs de chaque profil par incubation du sol en présence de soude pendant sept jours à 30°, le sol étant à une humidité proche de l'humidité équivalente. Les résultats sont donnés au tableau XIX. Le calcul de la production de CO<sub>2</sub> en fonction du carbone a été fait avec les teneurs en carbone moyennes pour les horizons considérés, ce qui peut introduire une erreur.

TABLEAU XIX

*Production de CO<sub>2</sub> par le sol incubé en étuve, en mg CO<sub>2</sub>/7 jours.*

Profondeur cm	Banco I		Banco II		Yapo *	
	mg/g sol	mg/g C	mg/g sol	mg/g C	mg/g sol	mg/g C
0 - 3	1,37	17	0,28	13	1,37	22
3 - 10	0,25	3	0,12	12	0,72	43
10 - 30	0,05	3	0,10	11	0,51	62
30 - 50	0,03	3	0,08		0,52	

\* Par rapport à la terre fine.

Au Banco le dégagement de CO<sub>2</sub> est très faible au-dessous de 10 cm, alors qu'à Yapo il reste relativement élevé. Cette activité importante de la microflore à Yapo pourrait expliquer le faible stock de matière organique dans le sol (tableau XVIII).

D'après Bachelier (1968) l'humidité est un facteur limitant important. Les mesures que nous avons faites sur les sols du Banco montrent que l'humidité est défavorable au-dessous de 12 % (Banco I) et 7 % (Banco II), valeurs qui ne se rencontrent qu'exceptionnellement sur le terrain.

3) ACTIVITÉ DE LA FAUNE. — Le rôle de la faune dans le cycle de la matière organique est important, mais mal connu en forêt tropicale. Il n'était pas de notre compétence de l'étudier ici, et les tentatives qui ont été faites sont très limitées ; elles permettront cependant d'évaluer l'importance de certains éléments de la faune et de comparer les trois sites étudiés.

a) *Les vers de terre.* — La station de talweg du Banco est caractérisée par la présence d'une grande quantité de turricules de vers de terre, qui sont très rares dans la station de plateau ainsi qu'à Yapo. Ces turricules sont approximativement cylindriques, de 5 à 12 cm de haut pour 1 à 3 cm de large. Pour estimer leur importance au Banco II, on a prélevé sur dix surfaces de 1 m<sup>2</sup> la totalité des turricules reconnaissables et on les a pesés. Ceci a été fait en décembre, pendant une période relativement pluvieuse. Les résultats montrent une grande variabilité. La moyenne est de 2 600 g/m<sup>2</sup> avec un écart type de 450 g.

Les analyses faites sur ces turricules ont montré qu'ils contenaient un peu plus d'argile et de limon et un peu moins de sable grossier que la surface du sol (0-10 cm). La densité apparente des turricules est très élevée : 2,20 ± 0,1 alors que celle du sol est de 1,3 entre 0 et 10 cm, 1,5 vers 100 cm ; ceci explique que les turricules, même lorsqu'ils ne sont plus en activité, ne soient pas pénétrés par les racines malgré leur richesse en certains éléments.

Quelques caractères chimiques des turricules sont comparés à ceux du sol superficiel au tableau XX. Ces différences concer-

TABLEAU XX

*Comparaison des teneurs en éléments minéraux des turricules et du sol superficiel.*

	C ‰	N total ‰	P total ‰	Bases éch., m. év./100 g sol				pH
				Cap. éch.	Mg	K	Ca	
Turricules	30,0	1,88	0,69	7,5	0,61	0,16	0,79	4,3 ± 0,2
	24,5	1,33	0,83	6,5	0,37	0,12	0,34	
Sol 0 - 10 cm	13,2 *	0,96 *	0,45	4,6	0,33	0,08	0,30	4,3 ± 0,2
			0,37	4,8	0,14	0,19	0,39	

\* Moyenne annuelle.

nent essentiellement la matière organique et corrélativement la capacité d'échange.

Des résultats similaires ont été obtenus par Bates (1960) et Madge (1965) en forêt au Nigeria, par Nye (1955) en recru secondaire au Ghana et par Tran-Vinh-An (1973) sur une pelouse au Nigeria.

L'activité biologique globale, mesurée par le dégagement de  $\text{CO}_2$ , n'est pas significativement différente dans la terre des turricules et dans le sol superficiel. La minéralisation de l'azote en étuve (tableau XXI) est plus élevée dans les turricules. On

TABLEAU XXI

*Minéralisation de l'azote en étuve dans le sol superficiel et la terre des turricules. Moyennes de quatre prélèvements (février).*

	Turricules		Sol 0-10 cm	
	N- $\text{NO}_3$	N- $\text{NH}_4$	N- $\text{NO}_3$	N- $\text{NH}_4$
Teneur initiale, en ppm	27	12	5	5
Gain en deux semaines	26	— 3	13	2

observe d'autre part que la teneur en azote minéral y est très élevée : en effet l'azote minéral produit n'est pas utilisé par les racines et la forte densité empêche un lessivage efficace par les pluies.

Le rôle des turricules a donc deux aspects : l'importance des remontées mécaniques, déjà montré en zone tropicale par Nye (1955), la minéralisation active et accumulation de l'azote minéral ; cette terre sera réincorporée au sol lors de la destruction du turricule, et ce phénomène peut expliquer en partie le taux de minéralisation plus élevé au Banco II que dans les autres stations. Par contre il semble, d'après Madge (1965), que les vers ne consomment pas la litière directement. Madge (1969) a reconnu qu'ils étaient sensibles au pH et intolérants, en milieu liquide, à un pH inférieur à 4 ; le pH faible du sol du plateau au Banco pourrait expliquer l'absence de ces vers de terre.

b) *Les microarthropodes du sol.* — En l'absence d'un systématique, seules ont été faites des numérations globales des arthropodes de l'horizon humifère du sol.

Quatre prélèvements ont été faits dans chaque site en découpant à la surface du sol des carrés de 10 centimètres de côté d'une épaisseur moyenne de 3 centimètres. La faune a été extraite par la méthode de Berlèse, en séchant le sol en quatre jours sous des lampes à infra-rouge soumises à une faible intensité. Après extraction, la matière organique a été dosée par la perte au feu (avec correction pour les argiles pour le sol de Yapo). Les résultats sont donnés au tableau XXII.

TABLEAU XXII

*Numération des microarthropodes dans l'horizon humifère (juin).*

	Banco I	Banco II	Yapo
Nombre par dm <sup>2</sup> (4 répétitions)	530	130	335
	920	260	247
	270	170	342
	450	140	113
Nombre par dm <sup>2</sup> , moy.	542	175	259
Nombre pour 100 g de sol, moy.	232	42	106 *
Nombre par g de mat. org., moy.	12,9	7,6	8,4

\* Par rapport à la terre fine (< 2 mm).

Rapportés à la matière organique, les résultats sont plus reproductibles et peu différents dans les trois stations. La figure 20 montre la relation entre le nombre d'arthropodes et la teneur en matière organique : le coefficient de corrélation est élevé (0,93). Ces valeurs, mesurées en saison des pluies (période où les arthropodes sont le plus nombreux), sont plus faibles que celles obtenues dans d'autres forêts d'Afrique (tableau XXIII). Il est possible que la durée d'extraction relativement rapide (quatre jours) utilisée ici intervienne.

Le rôle exact des arthropodes du sol dans la destruction de la litière et de la matière organique en forêt tropicale est très mal connu, bien que des études montrent son importance (Maldague 1970, Bachelier 1973, Bernhard-Reversat 1972).

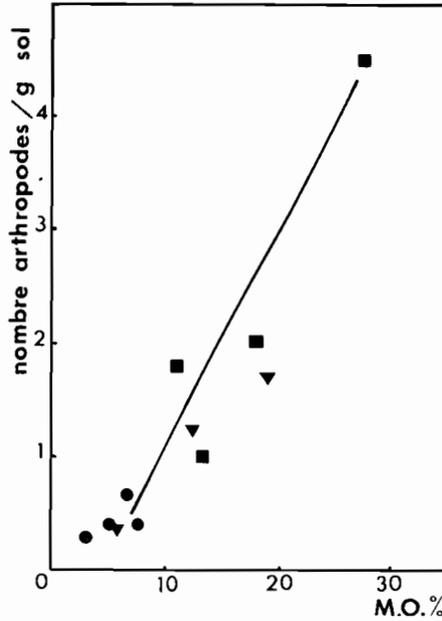


Figure 20. — Nombre d'arthropodes par gramme de sol en fonction de la teneur en matière organique entre 0 et 10 cm.

Carrés : Banco, plateau. Cercles : Banco, talweg. Triangles : Yapo.

c) *Les termites.* — L'importance des termites dans la pédogenèse des sols tropicaux a été mise en évidence par de nombreux auteurs et des revues bibliographiques ont été faites récemment (P. Boyer 1971 ; Bachelier 1973). Peu de données quantitatives

TABLEAU XXIII

*Nombre de micro-arthropodes par m<sup>2</sup> en forêt ombrophile, dans l'horizon humifère.*

Banco, plateau .....	54 000
Banco, talweg .....	17 500
Yapo .....	26 000
Zaïre (Maldague, 1970) .....	64 000 à 72 000
Nigeria (sol + litière) (Madge, 1969) .....	65 200
Porto Rico (Wiegert, 1970) .....	1 890 à 7 620
Amazonie (Beck, 1971) .....	14 700

concernent leur rôle sur la matière organique des sols forestiers.

Une étude quantitative a été faite par Maldague (1970) en forêt ombrophile au Zaïre. L'auteur a dénombré 105 termitières pour 1 200 m<sup>2</sup> (soit 870 par ha) représentant une masse de 16 t/ha. L'auteur estime que 2,6 t de matière organique par ha sont immobilisées dans les termitières, avec 0,7 t de C/ha et 61 kg N/ha. Il calcule d'autre part que pour leur métabolisme les termites consomment environ 6 t de matière organique par ha et par an, soit avec la construction des nids 8 t/ha/an ; ceci représenterait les trois quarts de la matière organique retournant au sol par la litière.

Au Banco et à Yapo, on a dénombré les termitières épigées (1) afin d'évaluer leur rôle en se basant sur les données de Maldague. Les comptages ont été faits sur vingt surfaces de 50 m<sup>2</sup> réparties au hasard dans chaque station, et la précision obtenue est faible (tableau XXIV). Deux espèces humivores, *Cubitermes fungifaber*

TABLEAU XXIV

*Densité de termitières épigées pour 1 000 m<sup>2</sup>.*

	Banco I (plateau)	Banco II (talweg)	Yapo
<i>Cubitermes fungifaber</i> + <i>Thoracotermes</i> sp. ....	45	69	13
<i>Cephalotermes rectangularis</i> .....	4	1	4
<i>Noditermes</i> sp. ....	2	2	1
<i>Protermes</i> sp. ....	0	3	0
<i>Procubitermes</i> sp. ....	0	0	2
Indéterminées .....	6	—	3
Total par 1 000 m <sup>2</sup> (et écart-type) ....	57 (8,4)	75 (8,6)	23 (4,6)
Intervalle de confiance à 5 %, en nb/ha	390-750	590-930	134-326

et *Thoracotermes* sp. (dont il est difficile de différencier les nids) dominant nettement. L'abondance des termites humivores en forêt ombrophile avait été signalée par Noirot (1958) et Maldague (1970).

(1) Nous remercions vivement ici M. Bordereau, qui nous a appris à reconnaître les termitières les plus répandues dans les forêts étudiées.

L'analyse de variance sur le total montre une différence entre forêts significative (seuil 1 %) : la densité est plus faible à la station de Yapo. Si une différence existe entre le plateau et le talweg du Banco, elle n'a pas été mise en évidence significativement. Par contre les termitières de *Cubitermes* ou *Thoracotermes* rencontrées au Banco I sont généralement plus petites et moins bien formées que celles du Banco II. S'il existe une différence quantitative entre les populations de termites des deux stations, elle peut expliquer en partie qu'il y ait moins d'humus dans le talweg, mais elle nous semble insuffisante pour être seule responsable.

La densité moyenne de 750 termitières par ha au Banco II est du même ordre que les 870 trouvées par Maldague (1970). Cependant, au Banco II, où l'apport annuel de matière organique par la litière est d'environ 9 t/ha, il nous semble qu'une consommation par les termites de 8 t de matière organique par ha et par an, selon l'estimation de cet auteur, est surestimée, étant donné l'existence d'autres saprophages; les 26 t par ha de turricules de vers représentent à eux seuls 1,2 t de matière organique par ha. On peut cependant conclure que les termites consomment une grande partie de l'humus formé annuellement au Banco, et que leur rôle est moindre dans la station étudiée à Yapo.

## BIBLIOGRAPHIE

- BACHELIER, G. (1968). — Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols. *Mémoires O.R.S.T.O.M.*, 20, 145 p.
- BACHELIER, G. (1973). — Faune des sols et termites. In : *Les sols ferralitiques*, T. IV. *Initiations et Documents Techniques*, n° 21, O.R.S.T.O.M. Paris, 107-142.
- 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. I.N.E.A.C.*, Sér. Scient., 57, 27 p.
- BATES, J.A.R. (1960). — Studies on a Nigerian forest soil. I. The distribution of organic matter in the profile and in various soil fractions. *J. soil Sci.*, 11, 246-256.
- BECK, L. (1971). — Bodenzoologische Gliederung and Charakterisierung des amazonischen Regenwalder. *Amazoniana*, 3 : 69-132.
- 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.
- BOISSEZON, P. de (1973). — Les matières organiques des sols ferralitiques. In : *Les sols ferralitiques*, t. IV, *Initiations et Documents Techniques*, n° 21, O.R.S.T.O.M. Paris, 9-66.
- BOYER, P. (1971). — Les différents aspects de l'action des termites sur les sols tropicaux In : *La vie dans les sols*, P. Pesson, (Ed.) Gauthier-Villars, Paris, pp. 279-334.

- BRAY, J.R., GORHAM, E. (1964). — Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.* 2 : 101-157.
- BRISCOE, C.B., WADSWORTH, F.H. (1970). — Stand structure and yield in the Tabonuco forest of Puerto-Rico. In Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain-forest*, USAEC, B 79-B 89.
- C.T.F.T. (1968). — *Etude sur l'approvisionnement en bois de l'usine de pâte cellulosique de Yaou*. 1<sup>re</sup> partie : Etude des potentiels en bois disponible. Document multigraphié, 126 p., Nogent-sur-Marne.
- DAUBENMIRE, R. (1972). — Some ecological consequences of converting forest to savanna in northwestern Costa Rica. *Trop. Ecol.*, 13 : 31-51.
- DAWKINS, H.C. (1967). — Wood production in tropical rain forest. *J. Ecol.*, 55 :
- DILMY, A. (1971). — The primary productivity of equatorial tropical forests in Indonesia. In : *Productivity of forest ecosystems*. Paris, Unesco, pp. 333-341.
- F.A.O. (1954). — *Etude des forêts et des produits forestiers*. N° 11 : *Les Eucalyptus dans les reboisements*. Rome, 394 p.
- GREENLAND, D.J., KOWAL, J.L. (1960). — Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana. *Pl. and Soil*, 12 : 154-174.
- HALL, R.C. (1944). — A vernier tree growth band. *J. For.*, 42 : 742-743.
- HOPKINS, B. (1966). — Vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. IV. The litter and soil, with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.*, 54 : 687-703.
- HOPKINS, B. (1970). — The vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. VI. The plants on the forest site, with special reference to their seasonal growth. *J. Ecol.*, 58 : 765-793.
- HUTTEL, Ch. (1974). — Root distribution and biomass in three Ivory Coast rain forest plots. *Colloque d'Ecologie Tropicale*, Caracas, 1973, Golley et Medina Eds : 123-130.
- JENIK (1971). — Root structure and biomass in equatorial forests. In : *Productivity of forest ecosystems*, Paris, Unesco, pp. 323-331.
- JENNY, H., GESSEL, S.P., BINGHAM, F.T. (1949). — Comparative study of the decomposition rate of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.*, 68 : 419-432.
- JORDAN, C.F. (1971). — Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J. Ecol.*, 59 : 127-142.
- KIRA, T., OGAWA, H. (1971). — Assessment of primary production in tropical and equatorial forests. In : *Productivity of forest ecosystems*, Paris, Unesco, 309-321.
- KIRA, T., SHIDEI, T. (1967). — Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, 17 : 70-87.
- KIRA, T., 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 and Life in S.-E. Asia*, 5 : 149-174.
- KONRAD, V. (1965). — Resultados de la investigación del crecimiento de bosques naturales venezolanos. *Revista Florestal Venezolana*, 8 (12-13) : 65-94.
- LAUDELOUT, H., MEYER, J. (1954). — Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. 5<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol., 2 : 267-272.
- LIMING, F.G. (1957). — Homemade dendrometers. *J. For.*, 55 : 575-577.
- LOJAN, L. (1967). — The tendencies of the radial growth of 23 tropical forestal species. *Turrialba*, 18 : 275-281.

- MADGE, D.S. (1965). — Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia*, 5 : 272-288.
- MADGE, D.S. (1969). — Field and laboratory studies on the activity of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia*, 9 : 188-214.
- MALDAGUE, M.E. (1970). — Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers. *Publ. INEAC, Sér. Sci.*, n° 112, 245 p.
- MARIAUX, A. (1967). — Les cerne dans les bois tropicaux africains. Nature et périodicité. *Bois et Forêts des Tropiques*, 114 : 23-37.
- MORAES, V.H.F. (1970). — Periodicity in stem growth of trees of the amazonian forest. *Pesquis. Agropec. Brasil (Ser. Agr.)*, 5 : 315-320.
- MULLER, D., NIELSEN, J. (1965). — Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. *Det Forstlige Forssvaesen i Danmark*, 29 : 69-160.
- MURPHY, P.G. (1970). — Tree growth at El Verde and the effects of ionizing radiations. In Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain forest*, USAEC, D 141-D 171.
- NYE, P.H. (1955). — Some soil forming processes in the humid tropics. IV. The action of soil fauna. *J. Soil Sci.*, 6 : 73-83.
- NYE, P.H. (1961). — Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant Soil*, 13 : 333-346.
- NOIROT, Ch. (1958). — Remarques sur l'écologie des termites. *Ann. Soc. Roy. Belg.*, 89 : 151-169.
- 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*, 4, 51-81.
- OLSON, J.S. (1963). — Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44 : 322-331.
- POORE, E.D. (1968). — Studies on a Malaysian rain forest. I. The forest on triassic sediments in Junka Forest Reserve. *J. Ecol.*, 56 : 143-196.
- ROBIN, L.E., BAZILEVICH, N.I. (1967). — *Productivity and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh and London, 288 p.
- SINGH, K.P. (1968). — Nutrient status of forest soils in humid tropical regions of western Ghats. *Trop. Ecol.*, 9 : 119-130.
- SOERIANEGARA, I. (1967). — The primary productivity of selected forests in Indonesia. *Pacific Sci. Congr. Tokyo*.
- SULIT, C., ASIDDAO, F., REYES, M.R. (1962). — Growth of a tropical forest with special reference to the Philippine Dipterocarp forest. *Philipp. J. Forest.*, 18 : 69-99.
- TRAN-VINH-AN (1973). — L'action des vers de terre, genre *Hyperiodrilus africanus*, sur quelques propriétés pédologiques d'un sol sableux de la région de Kinshaza (Zaïre). *Cahiers O.R.S.T.O.M., Sér. Pédol.*, 11 : 249-256.
- WADSWORTH, F.H. (1947). — Growth in the lower montane rain forest of Puerto-Rico. *Caribb. Forest.*, 8 : 27-43.
- WALTERS, G.A. (1971). — A species that grew too fast : *Albizia falcataria*. *J. For.*, 69 : 168.
- WANNER, H. (1970). — Soil respiration, litter fall and productivity of tropical rain forest. *J. Ecol.*, 58 : 543-547.
- WECK, J. (1959). — Regenwälder, eine vergleichende Studie forstlichen Produktionspotential. *Die Erde*, 90 : 10-37.
- WIEGERT, R.G. (1970). — Effect of ionizing radiations on leaf fall, decomposition, and litter microarthropods of a montane rain forest. In : Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain forest*, Div. Techn. Inf. U.S. Atom. Energy comm., H 89-H 100.
- WILLIAMS, W.A., LOOMIS, R.S. et ALVIM, P. de T. (1972). — Environments of evergreen rain forest on the lower Rio Negro, Brazil. *Trop. Ecol.*, 13 : 65-68.

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 * <i>21,2</i>	0,15 <i>2,3</i>	0,35 <i>5,5</i>	1,9 <i>30</i>	0,45 <i>7</i>
Ghana (Nye, 1961)	0,85 ** <i>14</i>	0,02 <i>0,41</i>	1,05 <i>17,4</i>	0,76 <i>12,6</i>	0,68 <i>11,3</i>
Nigeria (Jones et al., 1970)	0,37 ** <i>4,56</i>			0,9	0,7
Cameroun, Yaoundé (J. Boyer, 1973)	12 * <i>12</i>	1,7 <i>1,7</i>	12 <i>12</i>	3,8 <i>3,8</i>	1,5 <i>1,5</i>
Porto Rico (Edmisten, 1970 ; Sollins et al., 1970)	0,46 * <i>14</i>				
Amazonie (Klinge et al., 1972)	10 * <i>10</i>	0,3 <i>0,3</i>		3,7 <i>3,7</i>	3 <i>3</i>

\* 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
Zaire, 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 stockage 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 pluiolessivage.

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
Zaïre (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 pluviollessivage : 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 pluviollessivage 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.

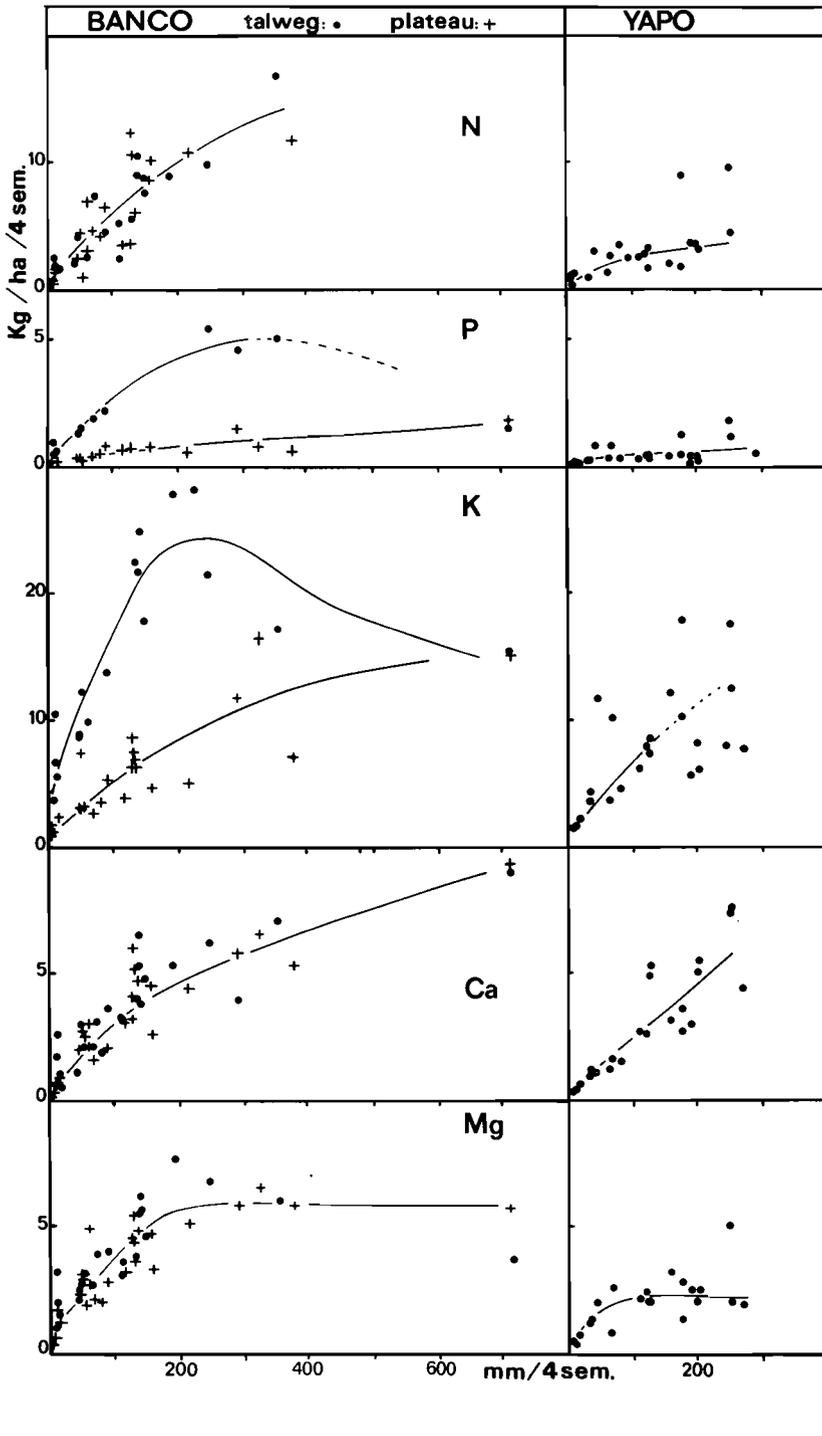


Figure 21. — Relations entre les précipitations sous forêt et la quantité d'éléments minéraux qu'elles apportent par ha et par période de quatre semaines.

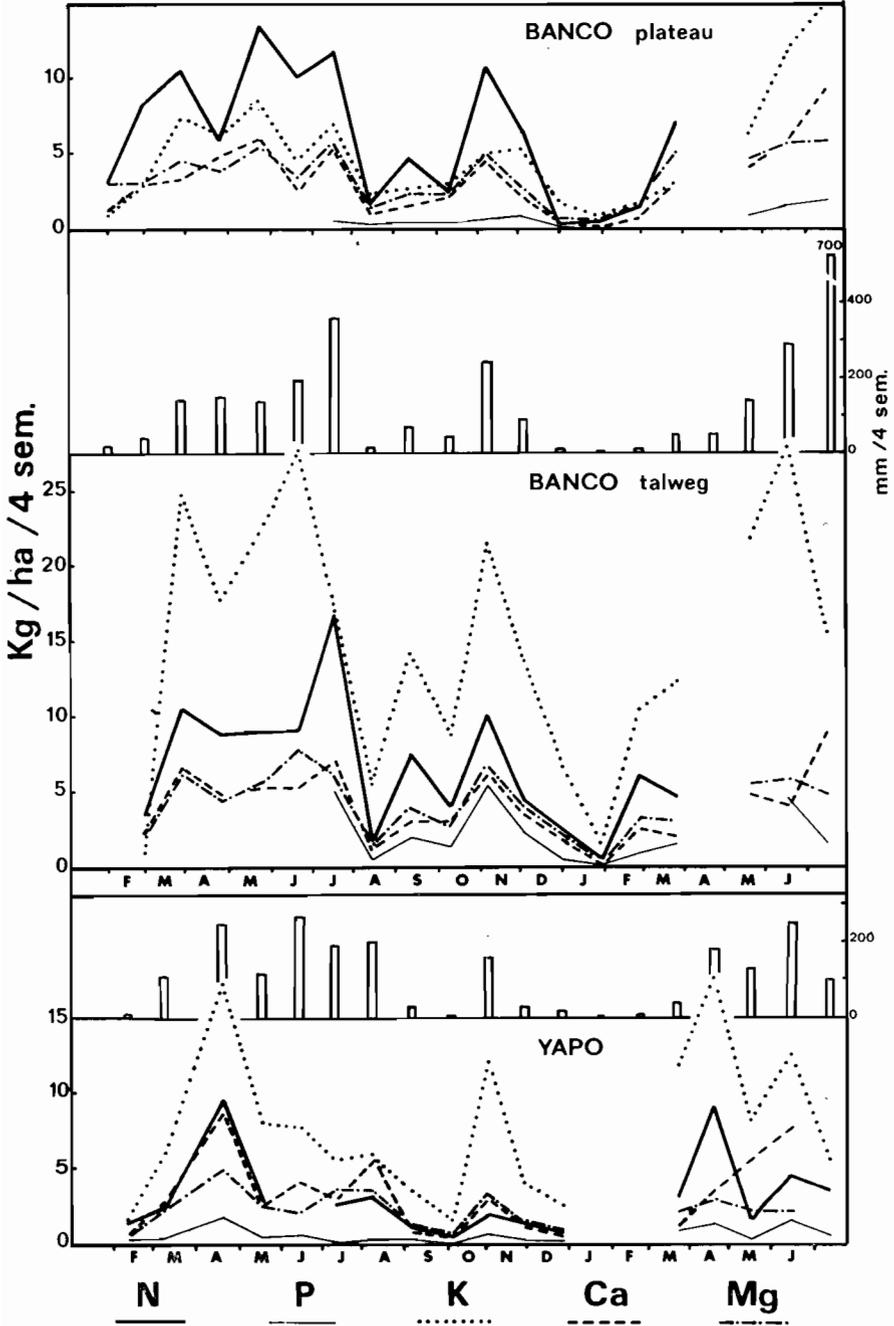


Figure 22. — Evolution saisonnière de l'apport au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie sous forêt. Histogrammes et échelles de droite : précipitations.

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 pluviollessivage (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 Yapo 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

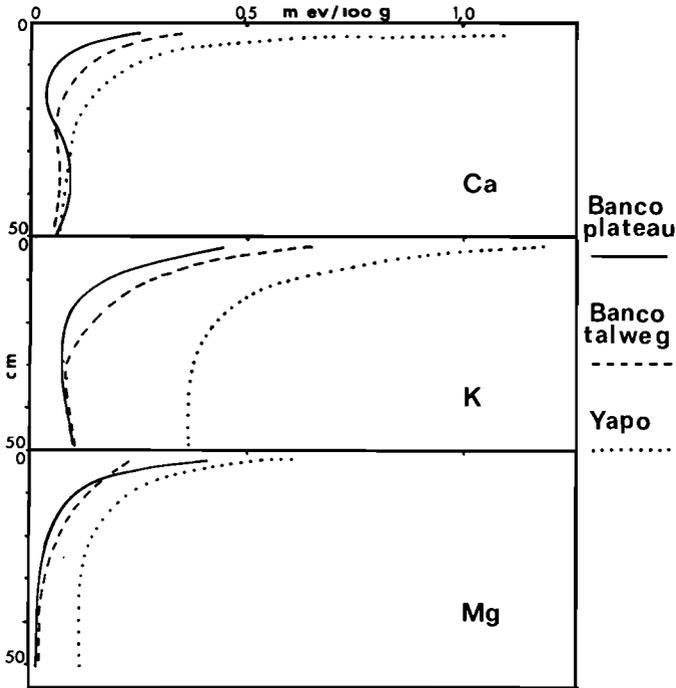


Figure 23. — Répartition de la teneur en cations échangeables du sol en fonction de la profondeur.

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 Yapó ; le stock ainsi constitué est donné au tableau XXXIII ; il est sensiblement plus faible à Yapó 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 Yapó 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.).

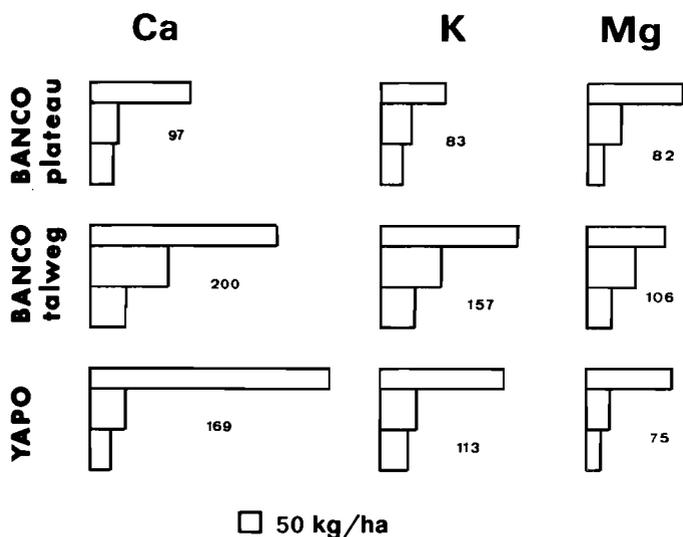


Figure 24. — Estimation des réserves en cations échangeables dans les 50 premiers centimètres du sol. Le chiffre figurant à côté de chaque histogramme indique la quantité totale en kg/ha.

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.

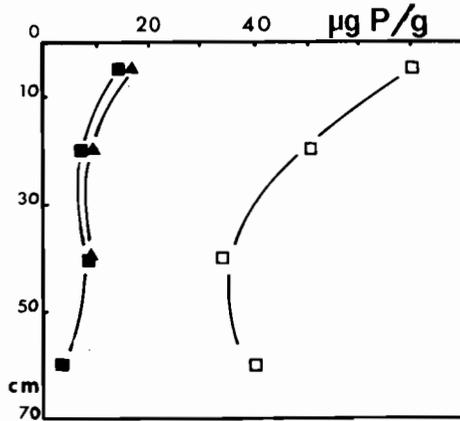


Figure 25. — Répartition du phosphore assimilable du sol.  
Carrés noirs : Banco plateau. Carrés blancs : Banco talweg. Triangles : Yapo.

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  $\gamma/g$  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 auges 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.

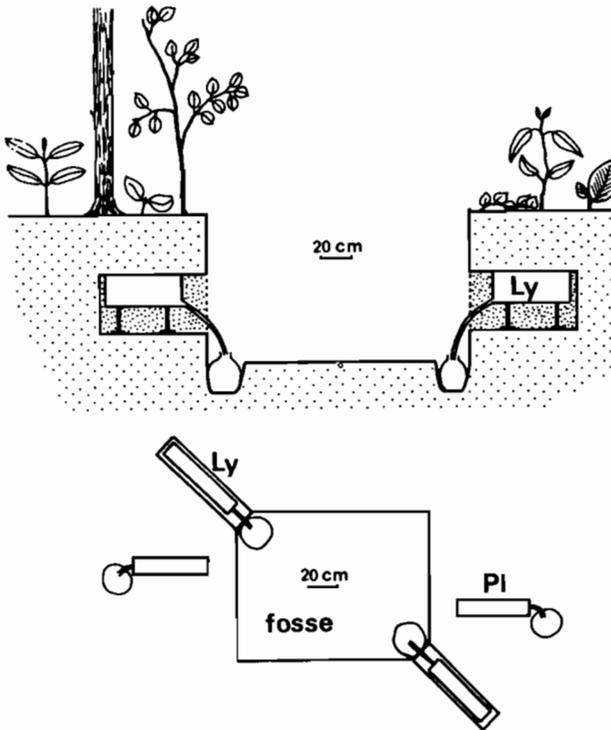


Figure 26. — Schéma de l'installation des lysimètres (en haut : coupe, en bas : plan). — Ly : lysimètre, Pl : pluviomètre.

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	0,01-0,02	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.

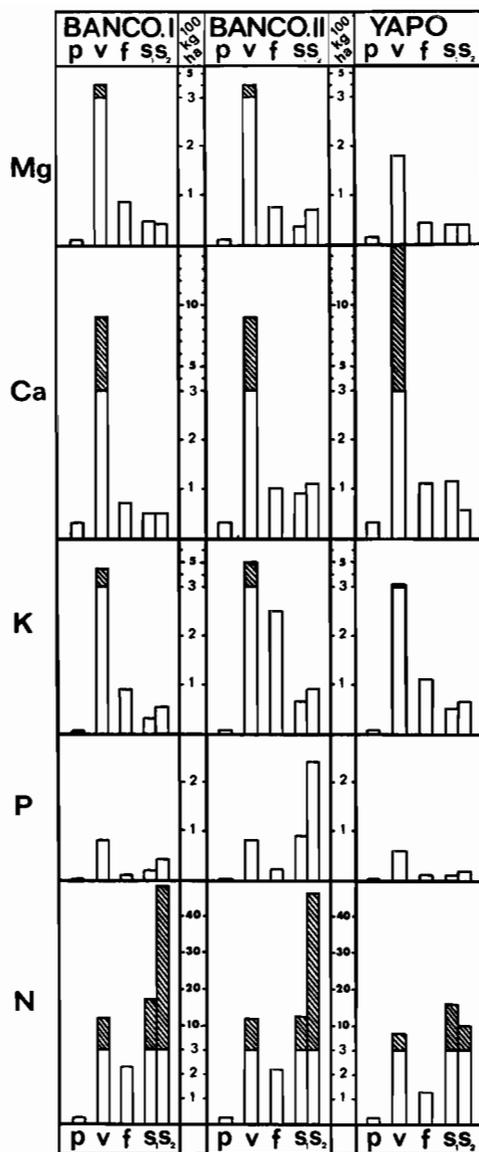


Figure 27. — Schématisation de l'importance respective de diverses phases des cycles biogéochimiques

(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 + pluviollessivage).

S : réserves du sol en N total, P assimilable, cations libres et échangeables.

S<sub>1</sub> : 0-10 cm, S<sub>2</sub> : 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 pluviollessivage, 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.
- DOMMERMUES, 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<sup>e</sup> 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'Amitioro, Côte-d'Ivoire)*. Thèse, Nice, 454 p.
- MAZOZERA, C., 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<sup>es</sup> 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.