



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



THESE
présentée à
l'UNIVERSITE DE NANCY I
pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE NANCY I

par

Bruno FERRY

*Etude des humus forestiers de la région des
Ghâts occidentaux (Inde du Sud) : facteurs
climatiques, édaphiques et biologiques
intervenant dans le stockage de la matière
organique du sol.*

Soutenue publiquement le 10 juillet 1992 devant la commission d'examen

Membres du Jury

MM.A. HERBILLON, Professeur à l'Université de Nancy I, Président
F. ANDREUX, Directeur de Recherche, C.N.R.S. Nancy
C. FELLER, Directeur de Recherche, O.R.S.T.O.M. Montpellier
P. LAVELLE, Professeur à l'Ecole Normale Supérieure, Paris, Rapporteur
J.P. PASCAL, Directeur de Recherche, C.N.R.S. Lyon, Rapporteur
F. TOUTAIN, Directeur de Recherche, C.N.R.S. Nancy

SOMMAIRE

Introduction générale	1
1 Caractéristiques de la région des Ghâts occidentaux	5
1.1 Aperçu physionomique et géologique	5
1.2 Le climat	8
1.3 Les paysages et les sols	16
1.4 La couverture forestière	19
1.5 Conclusion : une région tropicale originale et contrastée	27
2 Facteurs du milieu et pédoclimat dans les sites d'étude	29
2.1 Choix des sites d'étude	29
2.2 Les formations forestières	31
2.3 Les conditions climatiques et édaphiques	35
2.4 Le pédoclimat	45
2.5 Conclusions	64
3 Biodynamique des humus	65
3.1 Décomposition des matières organiques fraîches	66
3.2 Evolution des composés humiques	112
3.3 Conclusions	129
4 Stockage de la matière organique	131
4.1 Revue bibliographique	131
4.2 Quantités de carbone par unité de surface ou de volume dans la région des Ghâts occidentaux	141
4.3 Teneurs pondérales en carbone de la terre fine dans la région des Ghâts occidentaux	146
Conclusions générales	165
Bibliographie	171
Annexes	187
Tables	275

Introduction générale

Considérée comme un grave problème de cette fin de siècle, la destruction massive des forêts tropicales suscite de nombreux programmes de recherche, visant à en prévoir les multiples conséquences et à y faire face de la façon la mieux adaptée. Une grande attention est accordée en particulier à la diminution des stocks organiques des sols, qui accompagne fréquemment la succession forêt-culture (DETWILER, 1986), et qui peut conduire à une dégradation rapide des propriétés physiques et chimiques du sol (LEPRUN, 1988 ; SANCHEZ et MILLER, 1986 ; KAUFFMAN *et al.*, 1992). De plus, la minéralisation de grandes quantités de carbone participe à long terme à l'augmentation de la teneur en CO₂ de l'atmosphère (DETWILER et HALL, 1988 ; JENKINSON *et al.*, 1991 ; ESSER, 1991), qui fait redouter des modifications climatiques graves, quoique controversées, pour l'ensemble de la planète.

Les facteurs et mécanismes contrôlant le stockage de la matière organique dans le sol sont très inégalement connus. Un des aspects les plus étudiés du cycle du carbone au niveau des humus est sans doute la minéralisation, qui a l'avantage de se prêter aux expérimentations *in vitro* pour confirmer les effets de certains facteurs mesurés *in situ*, et qui a grandement bénéficié des techniques de marquage isotopique au ¹⁴C depuis une vingtaine d'années. Ainsi, de nombreux résultats sont aujourd'hui établis quant aux effets de la température, de l'humidité, du pH, de la texture et de la structure du sol, sur l'abondance et l'activité de la biomasse microbienne et sur la vitesse de minéralisation de produits organiques fraîchement incorporés (cf la synthèse bibliographique du § 4.1.4). Des renseignements complémentaires sur le turnover du carbone dans le sol, à long et moyen terme, sont apportés par les mesures de temps moyens de résidence (à l'aide du ¹⁴C naturel), et par l'étude du renouvellement de la matière organique (à l'aide du $\delta^{13}\text{C}$) dans des sols où se sont succédées depuis une ou deux décennies des végétations à cycles photosynthétiques différents, en C3 ou en C4 (CHONE *et al.*, 1991 ; DESJARDINS, 1991 ; MARTIN *et al.*, 1990). De telles études sont toutefois très peu nombreuses jusqu'à présent et ne permettent guère d'évaluer l'impact des grandes variables du milieu (climat, sol, végétation) sur la vitesse de renouvellement.

Par contraste, les connaissances actuelles sur les apports de matière organique fraîche au sol apparaissent très lacunaires, notamment en milieu tropical. De nombreuses données existent quant à la production de litière dans les écosystèmes forestiers (cf § 1.4.4), mais la qualité très variable des protocoles expérimentaux (PROCTOR, 1983) limite beaucoup la portée des comparaisons ; quant à la production racinaire de débris et exsudats, il n'existe pratiquement

aucune donnée fiable pour la quantifier, alors que son importance pourrait égaler celle d'origine épigée (cf § 4.1.3). Concernant les apports de litière, on ignore en outre quelle proportion, et surtout quelles formes chimiques du carbone sont effectivement incorporées au sol, car les études actuelles de décomposition de la litière ne permettent d'établir que des vitesses globales de disparition de la surface du sol (cf § 3.1.3). A cet égard, certains auteurs considèrent qu'il est essentiel d'étudier le rôle des macro-organismes décomposeurs, qui orienteraient de façon décisive la transformation des matières organiques fraîches (TOUTAIN, 1987), et qui auraient un rôle de régulation de l'activité microbienne particulièrement important en milieu tropical humide, où les facteurs climatiques sont peu limitants (LAVELLE *et al.*, 1991). A l'inverse, ANDERSON et SWIFT (1983) considèrent que la connaissance précise des invertébrés du sol est sans intérêt en milieu tropical, en raison des phénomènes de compensation.

La prédiction des quantités de matière organique présente dans le sol, à l'aide des facteurs du milieu et d'une modélisation de leurs effets, est un objectif de plus en plus visé. De tels modèles ont été validés en milieu tempéré, à des échelles régionales (JENKINSON *et al.*, 1987 ; PARTON *et al.*, 1987), mais il n'en existe pas encore pour les milieux tropicaux. De fait, une clarification des connaissances semble nécessaire avant d'élaborer de tels modèles, car les synthèses publiées sur les quantités de carbone des sols tropicaux apparaissent controversées vis-à-vis de l'importance relative des divers facteurs, notamment la texture et l'humidité, et sont en outre imprécises ou de portée très locale (cf § 4.1.1 et 4.1.2).

En Inde, la disparition des forêts est un problème aigu depuis déjà plusieurs décennies, et la volonté affichée par le gouvernement indien d'y faire face a grandement favorisé le développement de liens de collaboration entre l'Institut Français de Pondichéry et les *Forest Departments* des Etats du Sud, dont surtout celui du Karnataka. Dans le cadre des recherches menées sur les milieux naturels de la région des Ghâts occidentaux, un programme relatif aux humus forestiers était un prolongement logique des travaux en cours ou récemment effectués dans la région : études des bioclimats (BLASCO, 1971 ; PASCAL, 1982), de la végétation (BLASCO, 1971 ; BLASCO et TASSY 1975 ; PASCAL, 1984 ; PASCAL *et al.*, 1982 a, b, 1984 ; RAMESH, 1989) et des sols (TROY, 1979 ; BOURGEON, 1988, 1989). Ces travaux ont mis en évidence l'intérêt exceptionnel de cette région pour les études écologiques, en raison des conditions climatiques très contrastées qui y règnent et de sa géologie variée.

Les avantages présentés par cette diversité et la quasi-absence d'études centrées sur les humus forestiers de la région nous ont décidé à définir un champ géographique d'étude assez vaste, afin d'établir une synthèse des effets des principaux facteurs du milieu naturel. La démarche adoptée est descriptive-interprétative : la comparaison de milieux très contrastés et de rythmes saisonniers bien marqués permet de faire apparaître de nombreuses corrélations entre les paramètres étudiés et les données du milieu, et conduit à proposer des mécanismes de fonctionnement des humus. Les données de la littérature permettent d'étayer ces interprétations ou d'en dégager l'originalité.

Ce mémoire comporte quatre chapitres, dont deux traitant des facteurs du milieu et deux spécifiquement consacrés aux organismes décomposeurs et à la matière organique du sol.

Les caractères généraux du milieu sont présentés dans un premier chapitre, rappelant des relations déjà établies entre la physionomie de la région, les gradients climatiques, l'altération

des sols et la couverture végétale. La production de litière forestière est étudiée avec un peu plus de détail, et comparée avec les données de l'ensemble du monde tropical.

Le choix et la description de 26 sites d'étude font l'objet d'un second chapitre. Les caractéristiques du climat, de la végétation et des sols y sont présentées, suivies par une étude détaillée du pédoclimat.

Divers aspects de la biodynamique des humus sont étudiés dans le troisième chapitre : écologie et rôle des principaux organismes décomposeurs, vitesse de décomposition de la litière, humification de la matière organique du sol.

Le quatrième chapitre est consacré à l'évaluation des stocks et teneurs de carbone dans les sols, ainsi qu'à leur prédiction par certains paramètres, étudiés dans les chapitres précédents (température du sol, durée de la saison sèche, texture du sol, degré de polymérisation des composés humiques). La confrontation de ces résultats aux données de la littérature conduit en particulier à critiquer et préciser les effets du facteur "humidité".

Enfin, une conclusion articule l'ensemble des résultats à l'intérieur d'un modèle hiérarchique de fonctionnement des humus et souligne les apports majeurs de cette étude.

1 Caractéristiques de la région des Ghâts occidentaux

1.1 Aperçu physiologique et géologique

Les Ghâts occidentaux désignent les reliefs d'origine diverse qui dominent la côte ouest de la péninsule indienne. Ils s'étendent sur 1600 km de long, depuis le nord de Bombay (21°N) jusqu'au Cap Comorin (8°N) avec pour seules interruptions la trouée de Palghât (10°45'N) et la passe de Shencottah (9°N). Cette longue chaîne montagneuse est fort hétérogène à beaucoup d'égards, mais ses impacts considérables sur le climat, le réseau hydrographique et la couverture forestière confèrent à l'ensemble de cette région de la péninsule indienne un statut d'entité géographique à part. Nous en donnons un bref aperçu physiologique et géologique, avant de concentrer nos descriptions sur la partie occidentale du plateau du Karnataka, où se situe notre principal dispositif d'étude. Le relief du sud de la péninsule indienne (contenant les deux tiers de la chaîne des Ghâts) est illustré par la figure 1-1 et la géologie de notre région d'étude par la figure 1-2.

Au nord de Palghât, les Ghâts occidentaux correspondent au rebord ouest du plateau du Deccan. Ce plateau regroupe en fait deux entités géologiquement très différentes.

i) Au nord, il s'agit du plateau du Maharashtra, constitué par ce puissant épanchement basaltique, datant de la fin du Crétacé au début de l'Eocène, que sont les Trapp du Deccan. Son altitude varie entre 700 et 1000 m, sauf quelques pics plus élevés, et le profil en gradins typique de son rebord occidental ont donné leur nom aux Ghâts ("Escaliers", en hindi).

ii) Au sud, nous parlerons du plateau du Karnataka (allant jusqu'à la région de Mysore), où se mêlent des roches variées mais toutes d'origine archéenne : roches volcano-sédimentaires plus ou moins métamorphisées du "système de Dharwar" au nord et roches granulitiques (gneiss, charnockite) au sud. Son altitude "de base" se situe entre 700 m au nord et 900 m au sud, mais elle s'abaisse à 500 m dans la vallée de la Tungabhadra et est localement rehaussée par un certain nombre de reliefs résiduels : on remarquera en particulier le surélèvement de la crête des Ghâts à 1000-1700 m au sud du 13°30'N, ainsi que le massif

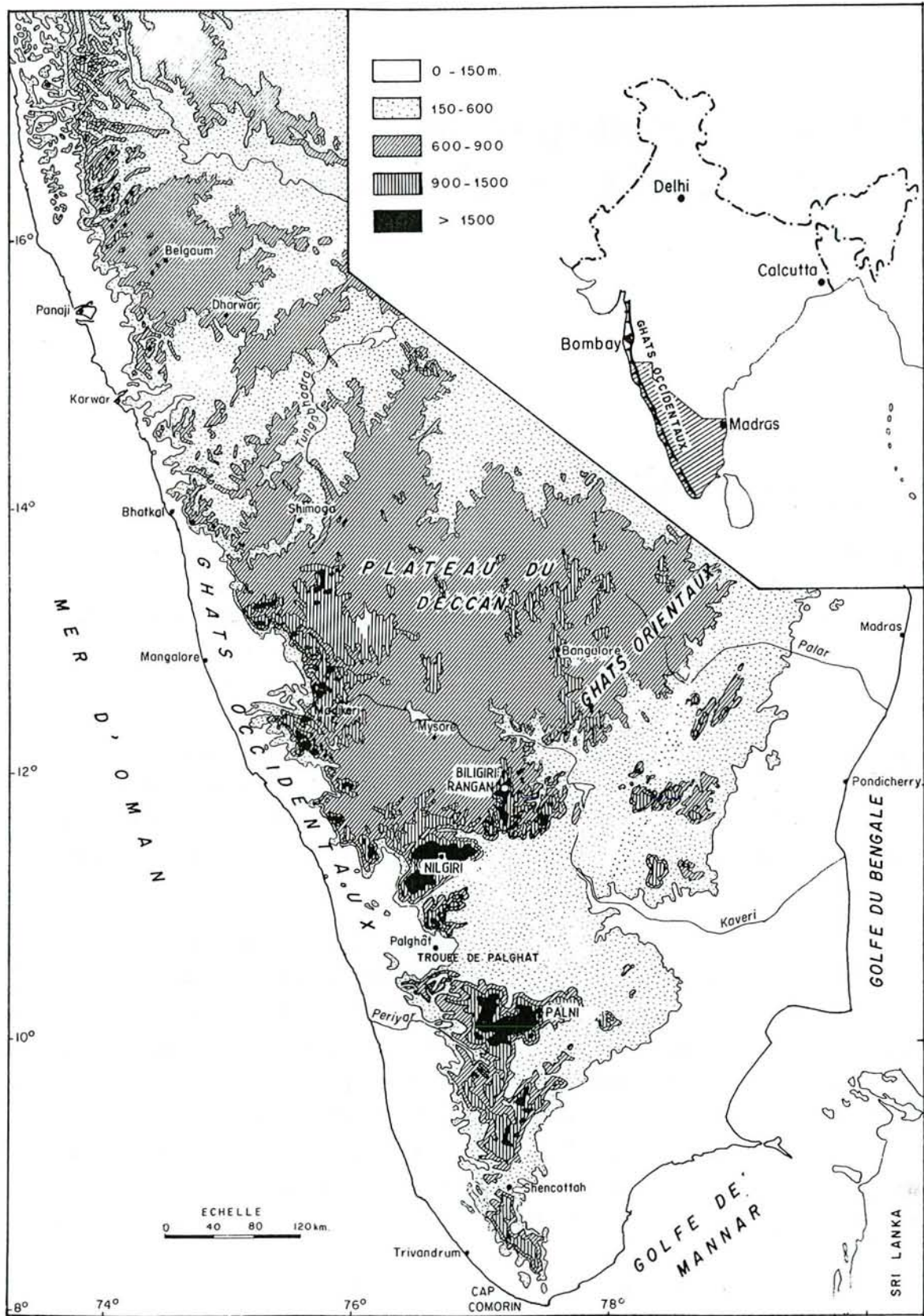


Figure 1-1. Carte hypsométrique du sud-ouest de la péninsule indienne.

en fer à cheval du Bababudan à la latitude 13°N, dont le sommet atteint presque 2000 m. Le profil des Ghâts est généralement très abrupt dans toute cette région.

Le plateau du Deccan est limité à l'est et au sud par les Ghâts orientaux, qui font leur jonction avec les Ghâts occidentaux au niveau des Nilgiri, un horst en charnockite dont l'altitude moyenne est proche de 2000 m.

La ligne de partage des eaux coïncide, à quelques petits bassins versants près, avec la crête des Ghâts occidentaux. Nous avons donc à l'ouest un réseau de torrents rapides, dont les eaux se jettent très rapidement dans la mer d'Oman, et à l'est un réseau hydrographique faiblement incliné qui traverse toute la péninsule avant de rejoindre le golfe du Bengale.

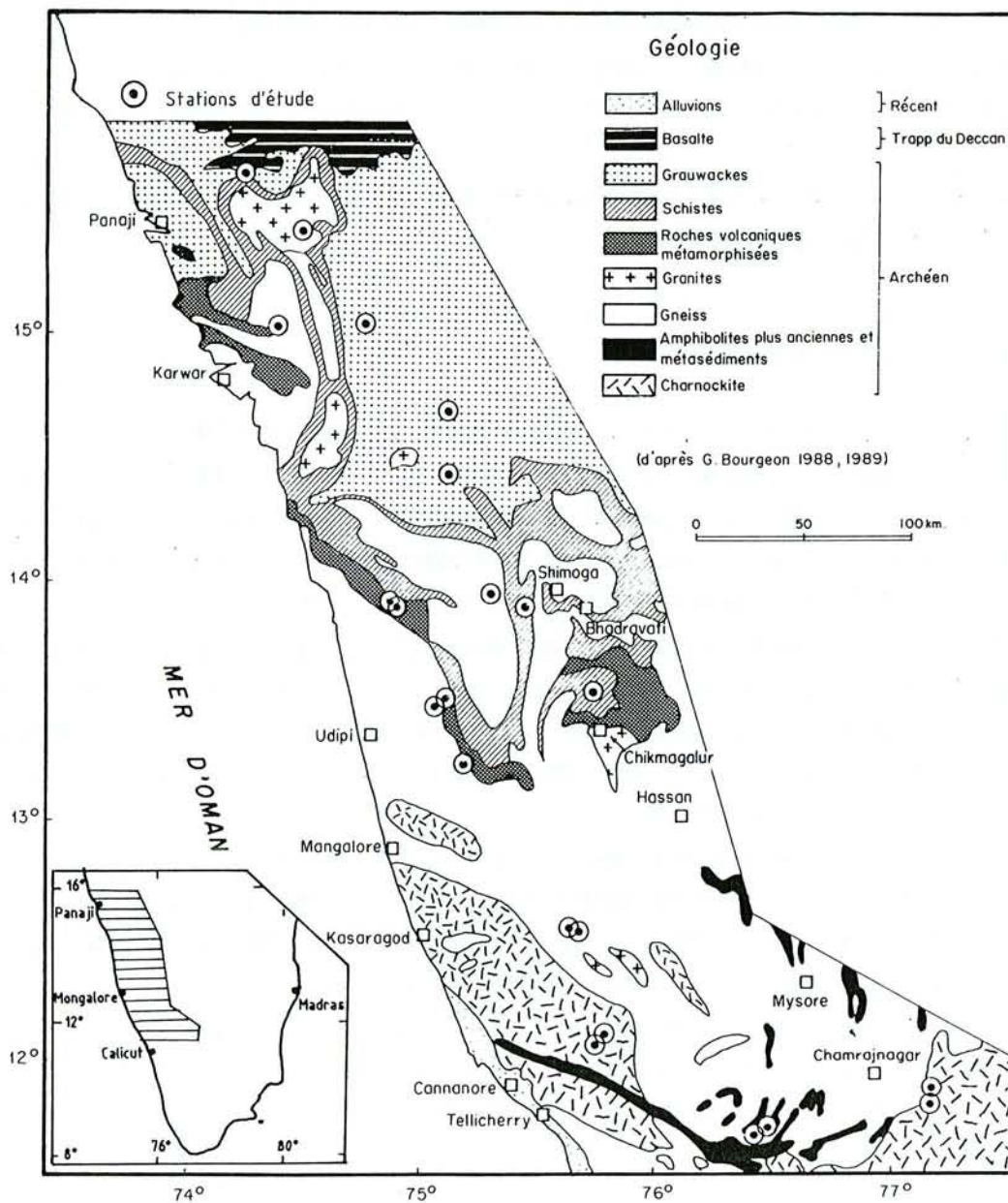


Figure 1-2. Carte géologique de la région d'étude.

Au sud de Palghât, les Ghâts occidentaux ne sont plus qu'une épine dorsale aux pentes abruptes, séparant la frange côtière du Kérala de la plaine du Tamilnad. Il s'agit là encore de plusieurs blocs juxtaposés, tous composés de roche archéenne granulitique (charnockite, khondalite, gneiss). Le point culminant du sud de l'Inde se situe au nord de cet ensemble, au pic Anaimudi qui atteint 2695 m.

1.2 Le climat

La présence des Ghâts le long de la côte ouest de la péninsule et le phénomène de la mousson sont à l'origine de gradients climatiques extraordinaires. Pour les décrire, nous utiliserons en grande partie des synthèses déjà existantes, dont en particulier :

- i) la carte des bioclimats de la région des Ghâts occidentaux (Karnataka et Kérala) au 1 : 500 000^e de PASCAL (1982), établie pour expliquer la répartition des formations végétales ;
- ii) les travaux complémentaires de BOURGEON (1989), dont le but est de préciser le fonctionnement hydrique des sols.

1.2.1 Les précipitations

Trois principaux mécanismes sont à l'origine des pluies dans le sud de l'Inde.

(a) La convection thermique concerne tout le sud de l'Inde. Elle induit deux pics pluviométriques annuels, liés au passage du soleil au zénith (avril et octobre). Ces deux pics se rapprochent vers le solstice d'été lorsque la latitude augmente et celui de printemps peut être retardé ou effacé si l'humidité atmosphérique est insuffisante.

(b) La mousson est le phénomène le plus important quantitativement, responsable d'un gradient pluviométrique qui est l'un des plus élevés du monde. Du sud de l'Inde, elle n'arrose que la bordure ouest, les Ghâts occidentaux faisant office de barrière orographique. Les nuages apportés du sud-ouest par les vents de mousson se déchargent sur la côte et plus encore sur l'escarpement des Ghâts.

Le front de la mousson arrive avec une grande régularité, entre fin mai et début juin dans notre zone d'étude, et il progresse très rapidement (ne concédant qu'environ 5 jours de décalage entre le sud et le nord de la région d'étude). En revanche, son départ s'étale sur plus d'un mois, d'octobre (au nord) à novembre (au sud).

(c) Des perturbations à caractère cyclonique naissant dans le golfe du Bengale lors du retrait de la mousson arrosent l'est de la péninsule, jusqu'aux Ghâts orientaux. Très irrégulières d'une année à l'autre, ces précipitations ont leur maximum en octobre-novembre.

PASCAL (*ibid.*) a défini un certain nombre de régimes pluviométriques pour la région des Ghâts occidentaux, résultant de l'importance relative de ces trois sources. La région côtière, les Ghâts et une partie du rebord occidental du plateau sont soumises à un régime monomodal de

pluies estivales, caractérisé par le diagramme (a) de la figure 1-3, où l'énorme pic pluviométrique de la mousson a absorbé ceux des pluies de convection. Ces dernières sont en revanche la principale source de précipitations dans la zone semi-aride du plateau du Deccan, qui connaît donc un régime bimodal de pluies printanières et automnales (fig. 1-3 c). Un régime intermédiaire de précipitations principalement estivales mais laissant apparaître un pic secondaire en automne (fig. 1-3 b) assure la transition entre les deux zones qui précèdent. Le relief des Biligiri Rangan, situé au sud des Ghâts orientaux, a nécessité la création d'un régime à part (fig. 1-3 d) car il présente la particularité d'être soumis à l'influence des trois sources de précipitations.

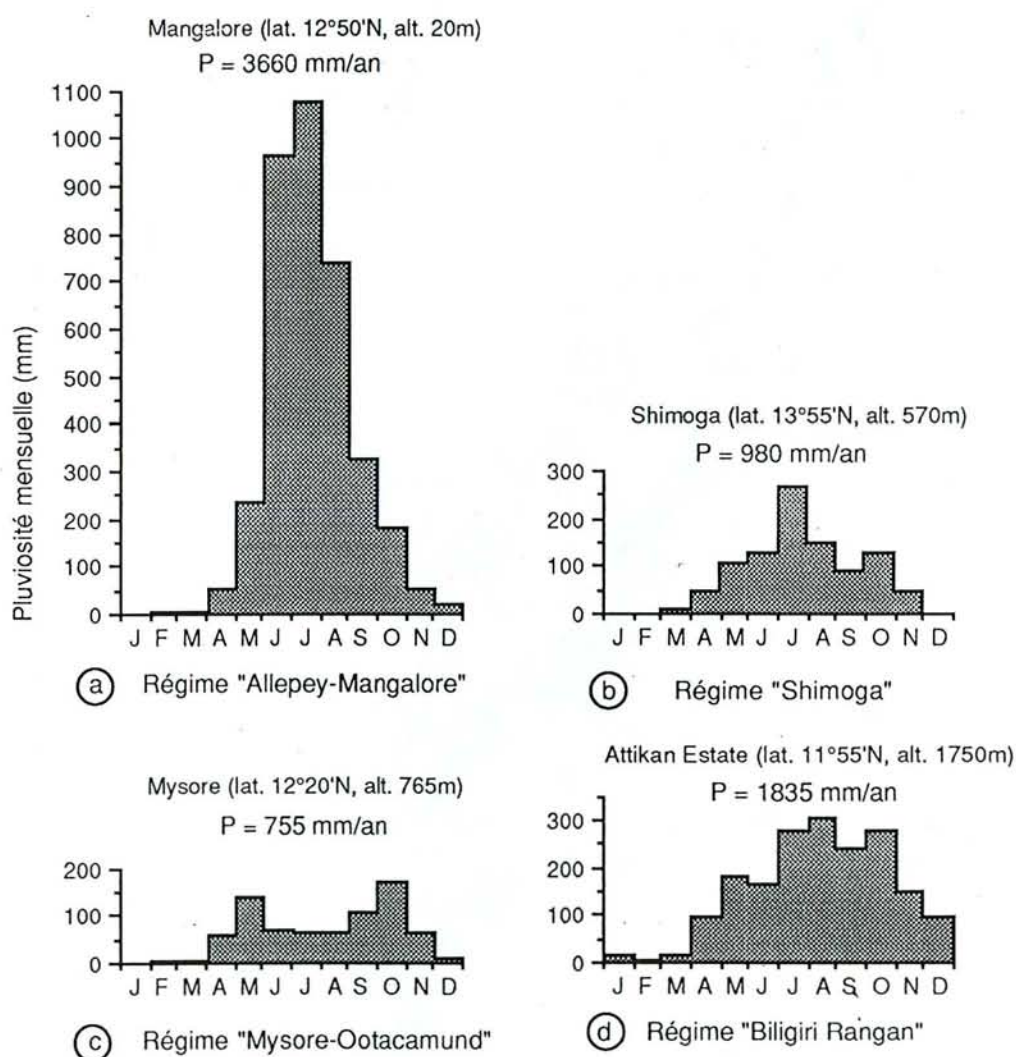


Figure 1-3. Les régimes pluviométriques de la région d'étude (d'après PASCAL, 1982).

La pluviosité annuelle varie très fortement d'ouest en est : de 3000 à 4000 mm.a⁻¹ dans la région côtière, la pluviométrie s'élève à 4500-7500 mm.a⁻¹ au niveau de l'escarpement des Ghâts pour diminuer ensuite rapidement vers l'intérieur du plateau du Karnataka, qui ne reçoit plus que 500-800 mm.a⁻¹. Cette séquence pluviométrique est à peu près semblable sur l'ensemble du Karnataka, comme le montre le tracé des isohyètes de la figure 1-4, mais la pluviosité maximale décroît sensiblement vers le sud du Kérala.

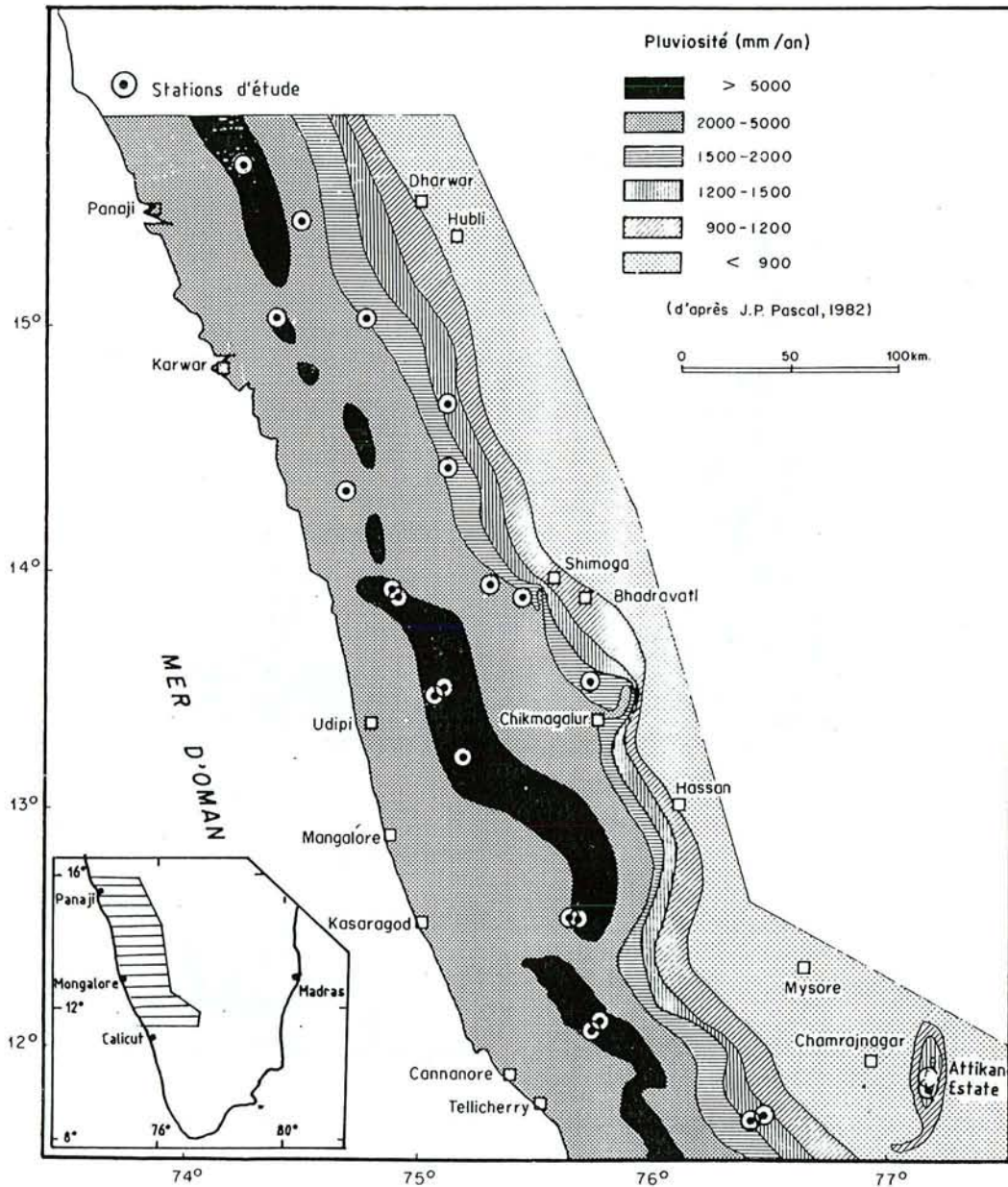


Figure 1-4. Carte de la pluviosité annuelle dans la région d'étude.

La répartition des pluies varie sensiblement du nord au sud, en raison de l'étalement croissant du pic de mousson vers les faibles latitudes, illustré par la comparaison des diagrammes pluviométriques de Karwar ($14^{\circ}49'N$) et de Calicut ($11^{\circ}15'N$) sur la figure 1-5. Ceci sera à l'origine d'un important gradient croissant sud-nord de durée de la saison sèche.

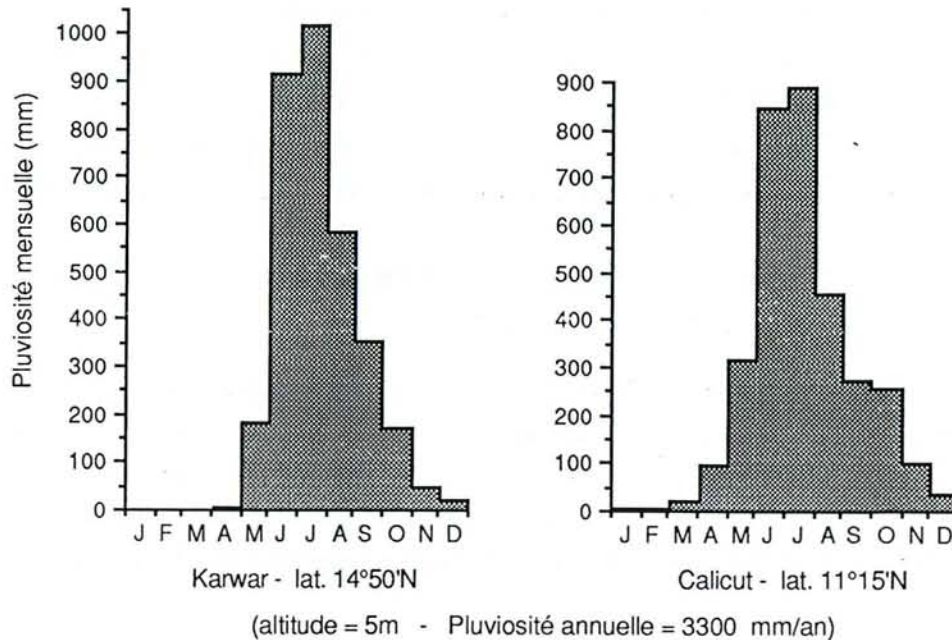


Figure 1-5. Comparaison de la répartition des pluies de deux stations côtières situées au nord et au sud de la région d'étude.

1.2.2 La température

Le principal facteur explicatif des gradients thermiques de notre région au relief très contrasté est évidemment l'altitude. Cependant, l'existence d'autres facteurs importants eux aussi ont amené PASCAL (*ibid.*) à définir un certain nombre de régimes thermiques, en partie indépendamment de l'altitude. Nous reprenons la définition de ces régimes, dans le seul but d'affiner les relations entre altitude et température.

1.2.2.1 Définition des régimes thermiques

(d'après PASCAL, 1984)

Le régime thermique typique de l'ensemble de notre région d'étude présente un maximum absolu des températures minima et maxima (et par conséquent des températures moyennes) en avril-mai, qui correspond au premier passage zénithal du soleil, en fin de saison sèche, ainsi

qu'un léger maximum relatif des températures moyennes en octobre-novembre, correspondant au second passage zénithal, en fin de saison des pluies. Le minimum absolu des températures minima se situe en décembre/janvier, lors du refroidissement hivernal, alors que celui des températures maxima se produit en juillet, sous l'effet des pluies de mousson ; le minimum absolu des températures moyennes peut se situer à l'une ou l'autre de ces deux époques, selon l'importance relative des phénomènes en cause.

La région humide de l'ouest est caractérisée par un fort rafraîchissement estival, dû à la mousson, et par une modération des amplitudes thermiques, résultant de l'influence maritime. On y distingue deux régimes thermiques, en fonction de la latitude :

- le régime "Goa-Bombay", au nord du 15°N, où le refroidissement hivernal est suffisamment important pour placer à cette époque le minimum absolu des températures moyennes ;
- le régime "Allepey-Mangalore", au sud du 15°N, caractérisé par un minimum absolu des températures moyennes en juillet.

Une petite enclave doit être individualisée à l'intérieur de la zone soumise au régime "Allepey-Mangalore" pour le régime très particulier "Silent valley-Agumbe", que l'on rencontre à la crête des Ghâts. L'exposition aux vents d'ouest provoque une diminution très significative des températures minima, particulièrement en hiver ; cela déplace le minimum absolu des températures moyennes en janvier et a une incidence non négligeable sur la moyenne annuelle.

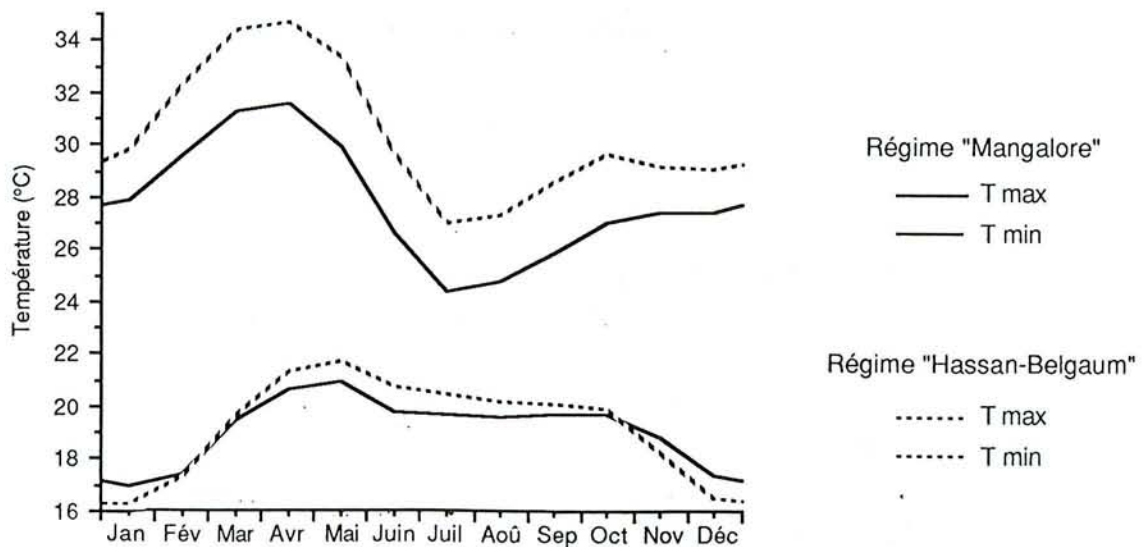


Figure 1-6. Comparaison des régimes thermiques "Mangalore" et "Hassan-Belgaum".

La partie orientale de notre région d'étude connaît un rafraîchissement estival moins marqué car l'influence de la mousson y est atténuée, ainsi que des amplitudes thermiques (quotidiennes et saisonnières) supérieures, dues à une plus forte continentalité. C'est le régime thermique "Hassan-Belgaum", dont le minimum absolu des températures moyennes se situe en décembre. La figure 1-6 illustre les différences entre "Hassan-Belgaum" et "Allepey-Mangalore", ces deux régimes couvrant la plus grande partie de notre région d'étude.

Enfin, un régime à part, nommé "Ootacamund-Kodaikanal", a été défini pour les régions de haute altitude, en raison de leurs moyennes annuelles nettement plus basses qu'ailleurs. C'est le mois de janvier qui est le plus froid de l'année.

Nous distinguons donc dans notre zone d'étude 5 régimes thermiques différents, que nous appellerons par la suite "Mangalore", "Goa", "Ootacamund" (au lieu de "Allepey-Mangalore", "Goa-Bombay" et "Ootacamund-Kodaikanal" que PASCAL (*ibid.*) a nommés d'après une étude portant sur une région plus vaste), "Hassan-Belgaum" et "Silent valley-Agumbe".

1.2.2.2 Relations entre la température moyenne et l'altitude

La pertinence d'une distinction entre les régimes thermiques définis précédemment apparaît clairement dans un diagramme de la température moyenne annuelle en fonction de l'altitude, représenté sur la figure 1-7. Les deux principaux régimes "Mangalore" et "Hassan-Belgaum" rencontrés à des altitudes variées sont caractérisés par des droites de régression linéaires clairement distinctes, dont les pentes sont (respectivement) proches de $-0,6$ et $-0,7^{\circ}\text{C}$ pour 100 m de dénivelé et dont les coefficients de corrélation sont (respectivement) égaux à $-0,98$ et $-0,87$.

Les stations soumises au régime "Mangalore" sont donc plus fraîches, à altitude égale, que celles soumises au régime "Hassan-Belgaum". Nous attribuons ce fait à leur pluviosité nettement supérieure, qui rafraîchit ponctuellement les mois pluvieux et contribue certainement à refroidir les autres mois de l'année, puisqu'une meilleure réserve en eau du sol a pour effet d'augmenter l'évapotranspiration réelle. L'évapotranspiration étant d'autant plus forte que la température moyenne est élevée, il apparaît logique que l'écart entre les deux régimes soit d'autant plus élevé que l'altitude est basse.

Le régime "Silent valley - Agumbe" apparaît nettement plus frais que le régime "Mangalore" (avec un écart moyen de 1°C), ainsi que l'a remarqué PASCAL (*ibid.*).

La comparaison des régimes "Goa" et "Mangalore" est plus délicate ; nous l'avons effectuée d'après les projections sur l'axe des ordonnées, parallèlement à la droite de régression du régime "Mangalore", des points de la figure 1-7, ce qui revient à comparer les températures théoriques des stations à l'altitude 0 m. Le régime "Goa" apparaît ainsi légèrement plus frais (de $0,35^{\circ}\text{C}$) mais cette différence n'est significative qu'au taux de probabilité de 0,09 (d'après le test de Wilcoxon).

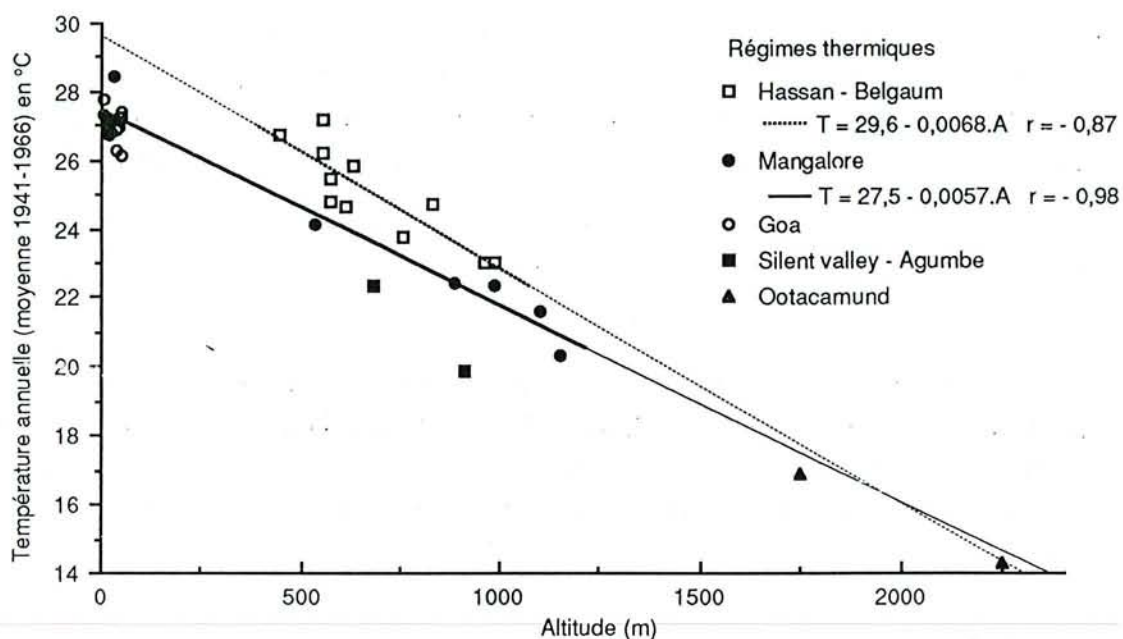


Figure 1-7. Relation entre l'altitude (A) et la température moyenne (T) selon les régimes thermiques.

Les deux stations représentant le régime "Ootacamund" sont presque situées sur les droites de régression des régimes "Mangalore" et "Hassan-Belgaum", qui se confondent à ces hautes altitudes. Nous supposons par la suite que le régime "Ootacamund" est caractérisé par la même droite de régression que le régime "Hassan-Belgaum" ; ce choix est cohérent avec les pluviosités (généralement inférieures à 2000 mm.a⁻¹ dans les zones soumises à ces régimes) et il présente l'avantage d'être le plus conforme à nos mesures de température du sol dans des stations situées entre 1400 et 1800 m d'altitude (cf § 2.4.3.) et théoriquement soumises au régime "Ootacamund".

1.2.3 L'humidité relative

Les humidités relatives enregistrées dans les stations météorologiques (citées par BOURGEON, 1989) font apparaître un contraste important entre la zone humide (région côtière, escarpement et revers des Ghâts) où les moyennes mensuelles sont comprises entre 65 et 95%, avec des amplitudes moyennes mensuelles inférieures à 25% (et même à 10-15% sur la côte), et la zone sub-humide à semi-aride où les moyennes mensuelles varient de 45 à 90%, avec des amplitudes moyennes mensuelles atteignant 50% pendant la saison sèche.

Cependant, les amplitudes quotidiennes déduites de ces relevés sont vraisemblablement sous estimées, en raison des horaires de mesure (8h30 et 17h30) qui ne correspondent pas aux minimum et maximum quotidiens. Les enregistrements continus de l'humidité relative réalisés

de 1988 à 1991 par PETERSCHMITT (1991) à Vallur, sur le revers des Ghâts (non loin de la crête) au niveau de Bhatkal (14°N) font apparaître des moyennes mensuelles comparables aux précédentes dans la même zone, mais des amplitudes moyennes bien supérieures durant la saison sèche : jusqu'à 70% en février.

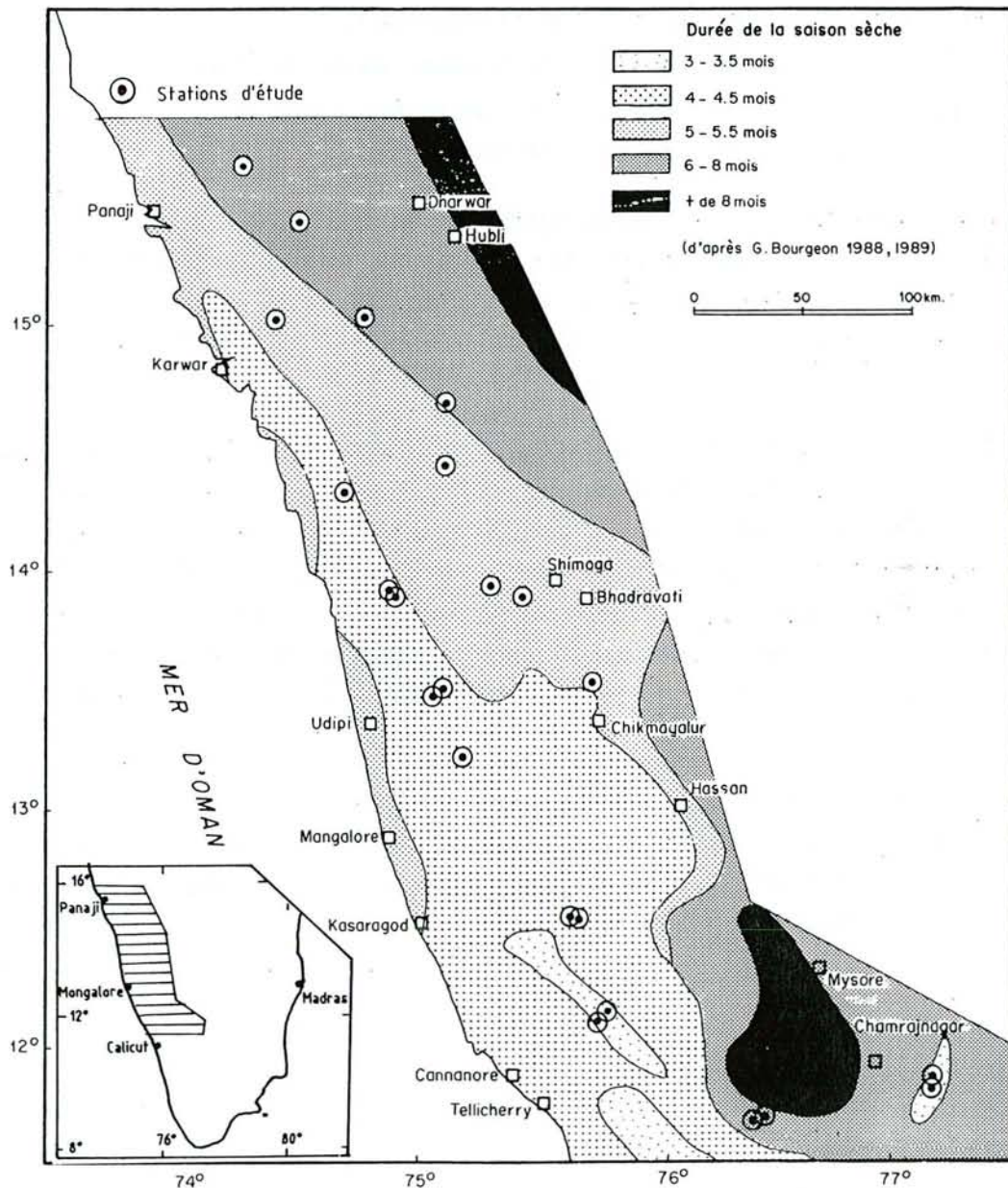


Figure 1-8. Carte de répartition de la durée de la saison sèche édaphique dans la région d'étude (d'après BOURGEON, 1988, 1989).

1.2.4 La durée de la saison sèche et le drainage climatique

La durée de la saison sèche augmente à la fois le long du gradient ouest-est de pluviosité et le long du gradient sud-nord de répartition des pluies. Une estimation purement climatique en a été donnée par PASCAL (1984), selon la méthode de BAGNOULS et GAUSSEN (1957) : un mois est sec si sa pluviosité moyenne (en mm) est inférieure à deux fois sa température moyenne (en °C). Nous avons préféré à cette méthode le calcul du bilan hydrique, réalisé par BOURGEON (1988, 1989), en admettant :

- une estimation de l'évapotranspiration potentielle (ETP) à l'aide de la formule de Penman (calculable dans un petit nombre de stations météorologiques),
- une réserve en eau utile du sol égale à la valeur standard de 100 mm,
- une définition d'un mois sec si les besoins en eau ne sont pas satisfaits à 70-75% de l'ETP (50% durant le premier mois de la saison des pluies).

La figure 1-8 donne la répartition approximative de cette saison sèche édaphique. Si l'on suit la crête des Ghâts du sud au nord de notre zone d'étude, on voit croître le nombre de mois secs de 3-3,5 près de la frontière du Kérala à plus de 6 en bordure du Maharashtra, alors que la pluviosité est partout de l'ordre de 5000 mm.an⁻¹. Vers l'est, où la pluviosité diminue nettement, la saison sèche dépasse 8 mois.

Il faut toutefois garder à l'esprit les inévitables limites de cette méthode de calcul. PETERSCHMITT (1991) a estimé les réserves en eau utile de deux sols des Ghâts (de textures respectivement limono-argilo-sableuse et argileuse en surface, limoneuse et limono-argileuse en profondeur) à 81 et 144 mm par mètre de sol, et a observé que la profondeur de sol exploitée par les racines était dans les deux cas supérieure à 3,5 m, d'où une réserve en eau utile du second sol évaluable à plus de 500 mm. Le même auteur a montré pour un exemple précis qu'une réserve en eau utile de 300 mm au lieu de 100 réduisait la saison sèche édaphique de 4 à 2 mois.

Les mêmes données d'ETP et de réserve en eau utile du sol ont permis à BOURGEON (*ibid.*) d'évaluer le drainage climatique (*i.e.* la quantité d'eau qui percole annuellement au delà de la profondeur utile du sol), qui varie de 0 dans la zone semi-aride à plus de 6000 mm.a⁻¹ sur les parties les plus arrosées de la crête des Ghâts.

1.3 Les paysages et les sols

Ce paragraphe est entièrement réalisé à partir de la carte de reconnaissance des sols au 1 : 1 000 000^e de l'ouest du Karnataka et de Goa par BOURGEON (1989), établie par la méthode morpho-pédologique.

1.3.1 Géomorphologie

Cinq unités morpho-pédologiques principales ont été distinguées dans la partie occidentale du Karnataka. On trouve ainsi d'ouest en est :

- i) une région côtière, qui comprend des formations fluvio-littorales, de nombreux bowé (reliefs tabulaires dominés par une cuirasse affleurante) et un arrière pays collinaire disséqué par un dense réseau hydrographique,
- ii) l'escarpement des Ghâts, entaillé par des ravines profondes et parallèles, auquel sont rattachés les reliefs résiduels de la zone côtière,
- iii) le revers des Ghâts et une zone collinaire humide, plus ou moins fortement disséqués par le réseau hydrographique qui se jette dans la mer d'Oman, avec par endroits des cuirasses affleurantes (sur grauwacke ou sur basalte) et dans certaines zones un modelé typique en demi-oranges (sur gneiss),
- iv) une zone de transition moyennement humide, à modelé convexo-concave,
- v) la zone semi-aride, au modelé dominé par les glacis et les bassins argileux, d'où émergent brutalement un certain nombre de reliefs résiduels (inselbergs, cuestras, crêtes appalachiennes) ou de petits affleurements rocheux.

1.3.2 Principaux types de sols

On peut scinder la couverture pédologique de la région d'étude en trois zones, bien distinctes au niveau des types d'argile que l'on rencontre dans les profils. La répartition de ces zones est illustrée par la figure 1-9.

i) A l'ouest se trouve la zone ferrallitique, caractérisée par un cortège argileux dans les sols presque exclusivement constitué de kaolinite et (irrégulièrement) de gibbsite, avec parfois de la chlorite et de l'illite en surface. La région ainsi délimitée coïncide presque parfaitement avec celle définie par un drainage climatique supérieur à 1000 mm.an⁻¹.

Les trois sous-classes de sols ferrallitiques (C.P.C.S., 1967) sont représentées dans cette zone. Cependant, les sols ferrallitiques à horizon B fortement désaturé sont peu fréquents : on les trouve principalement sur les crêtes et les pentes des hauts reliefs (dont les Ghâts), ainsi que sur les demi-oranges qui modèlent le paysage d'une partie de la zone humide du plateau, au sud de notre région d'étude. A l'intérieur des deux autres sous-classes (*i.e.* les sols ferrallitiques à horizon B moyennement/faiblement désaturé), le groupe des sols remaniés est le plus largement représenté, suivi par celui des sols rajeunis. Une grande partie des sols remaniés se trouve située dans une zone de démantèlement de cuirasses et est caractérisée par la présence de nombreux gravillons ferrugineux dans le profil.

La texture de tous ces sols varie considérablement, de limono-sableuse (sur gneiss) à argileuse (sur grauwacke ou basalte).

ii) A l'est se trouve la zone fersiallitique et vertique, caractérisée par la présence de smectite et d'illite dans tout le profil, mais où l'on remarque aussi de la kaolinite en surface

(voire un peu en profondeur). Cette zone est liée au climat semi aride, et à un drainage climatique nul ou très faible.

Les sols rouges fersiallitiques sont les sols dominants de la zone semi aride sur socle du plateau du Karnataka (la pédogénèse et l'extension de ces sols en Inde ont été traités en détail par BOURGEON, 1991). Ils font place à des sols bruns eutrophes tropicaux sur les pentes des reliefs résiduels et à des sols bruns vertiques ou à des vertisols dans les dépressions et/ou lorsque la roche mère est suffisamment basique (basalte, grauwacke).

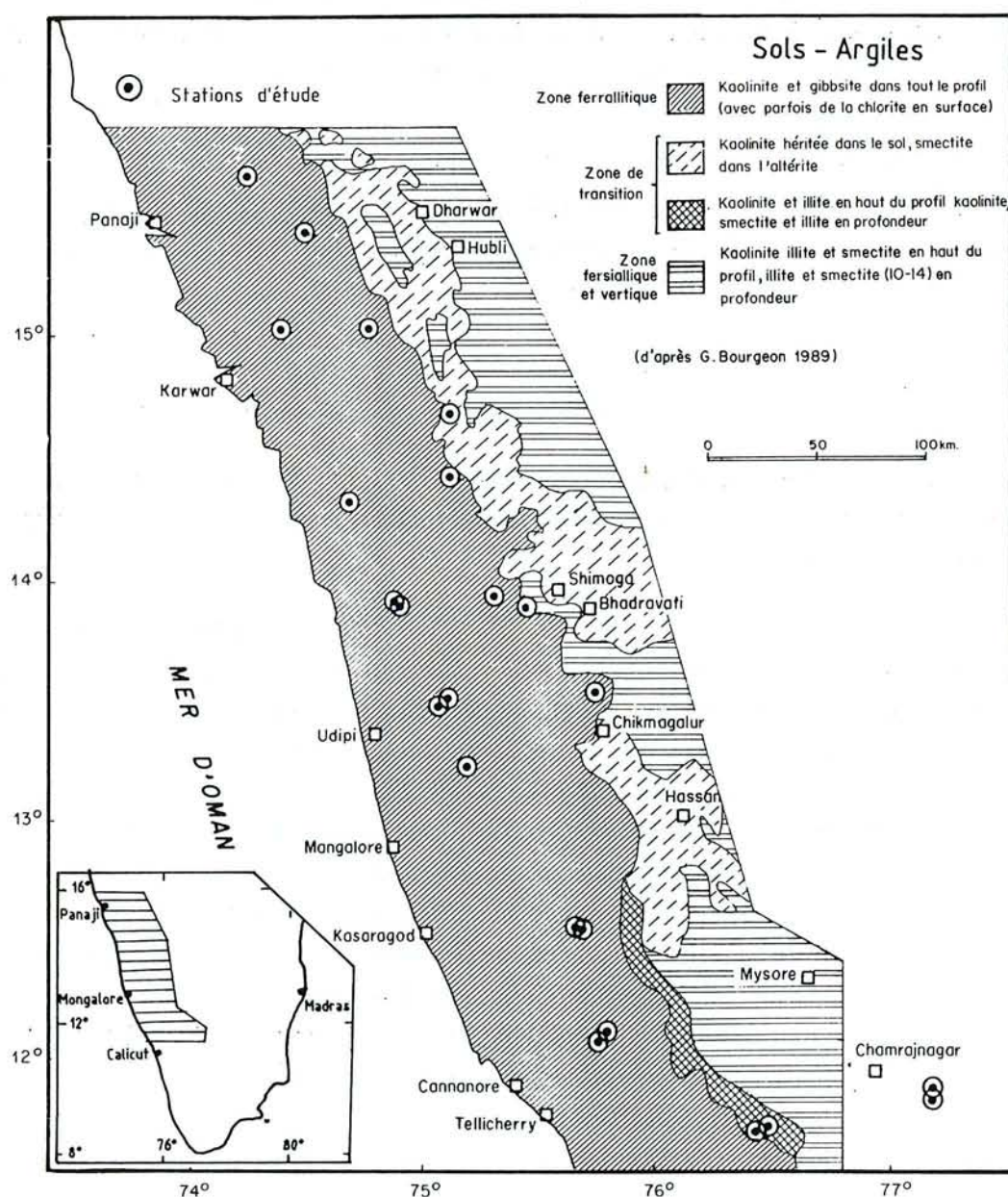


Figure 1-9. Carte des grandes zones pédogénétiques de la région d'étude (d'après BOURGEON, 1989).

iii) Une zone de transition se situe entre les deux précédentes, caractérisée à la fois par l'abondance de la kaolinite dans tout le profil et par la présence de smectite en profondeur, qui témoigne d'une altération actuelle bisiallitique.

On y trouve des sols polyphasés (héritage ferrallitique sur horizon fersiallitique) et des sols intergrades entre sol ferrallitique et sol fersiallitique.

1.4 La couverture forestière

En raison de leurs conditions pluviométriques favorables et de leur topographie accidentée, les Ghâts occidentaux regroupent l'essentiel de la couverture forestière naturelle du sud de l'Inde, et la quasi totalité des forêts sempervirentes.

1.4.1 La végétation au quaternaire récent

Les analyses polliniques de VAN CAMPO (1983, cité par BOURGEON, 1988) ont mis en évidence dans la région occidentale de la péninsule indienne une période d'aridité et de recul des forêts humides entre 22 000 et 16 000 ans BP, suivie par une période plus humide que l'actuelle, le maximum d'humidité se situant vers 11 000 ans BP.

Une étude palynologique récente de CARATINI *et al* (1991) dans la zone sempervirente du nord du Kérala montre qu'aucun changement important de végétation ne s'est produit depuis 1800-1400 BP. Il n'est notamment apparu aucun signe évident de mise en culture ou d'autre modification anthropique ancienne du milieu, suivie d'une réinstallation de la forêt.

1.4.2 Les formations forestières climaciques

Les formations forestières qui couvrent actuellement la région des Ghâts occidentaux ont été cartographiées au 1 : 250 000^e dans l'état du Karnataka par PASCAL *et al.* (1982a, 1982b, 1984). La typologie des forêts de l'Inde de LEGRIS (1963) y a été adoptée dans la zone décidue, mais celle des forêts sempervirentes a été revue et approfondie par PASCAL (1984). Ces travaux sous-tendent entièrement le texte qui suit.

En première approximation, le type de végétation est fonction de la pluviométrie totale :

- forêt sempervirente, si $P > 2000 \text{ mm.a}^{-1}$,
- forêt décidue humide, si $1500 < P < 2000 \text{ mm.a}^{-1}$,
- forêt décidue sèche, si $P < 1500 \text{ mm.a}^{-1}$.

En fait, la diminution de l'E.T.P. lorsque les températures baissent permet aux forêts sempervirentes de se maintenir à haute altitude sous des pluviosités plus faibles, de l'ordre de 1500 mm.a^{-1} au dessus de 1200 m. On trouve aussi à basse altitude, notamment dans la région de Sorab (latitude $14^{\circ}20'N$), des forêts sempervirentes installées sous des pluviométries

inférieures à la limite climacique, jusqu'à 1500 mm.a^{-1} , en raison des excellentes propriétés hydriques des sols ferrallitiques gravillonnaires en place dans cette région (BOURGEON et PASCAL, 1986).

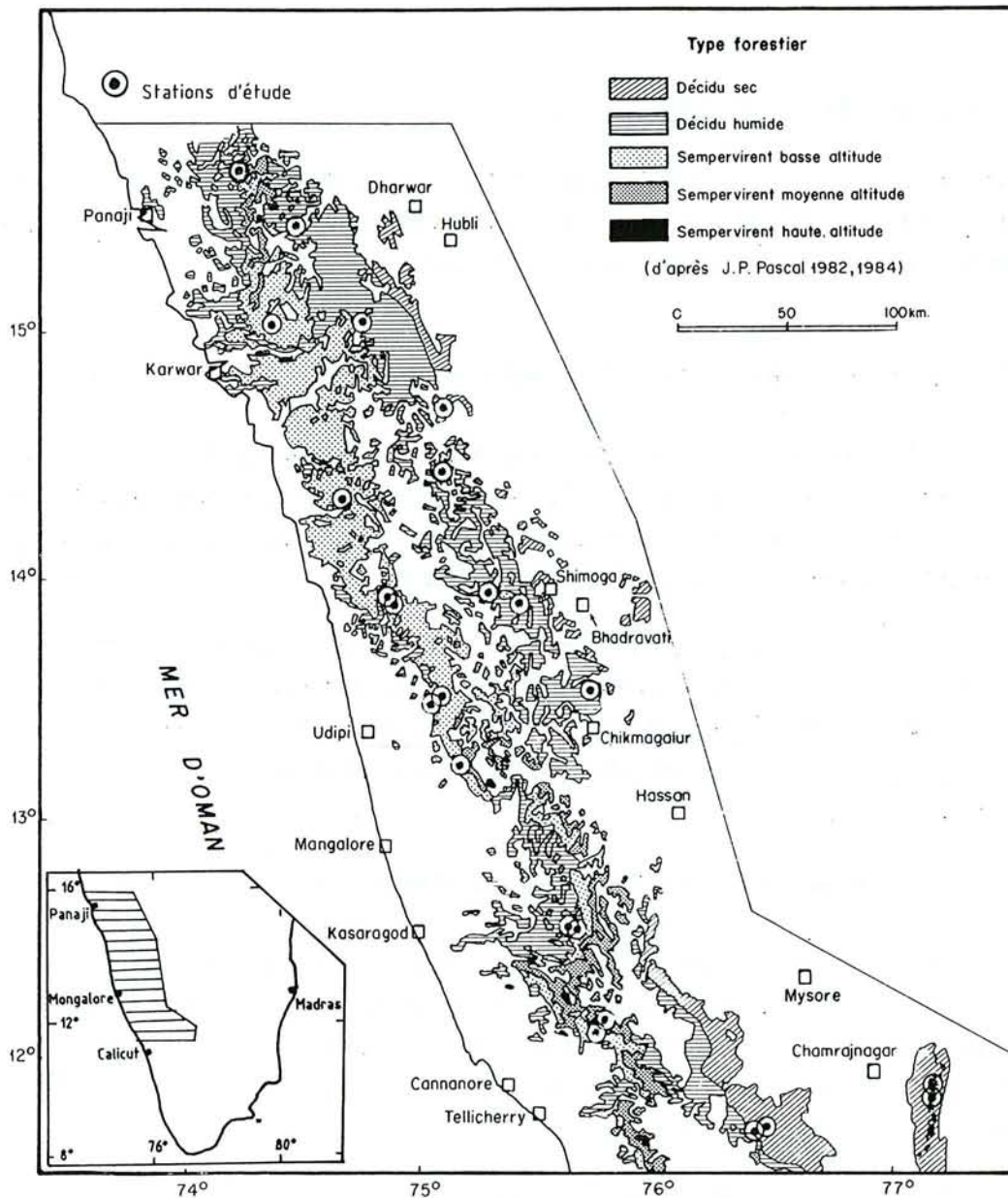


Figure 1-10. Carte de répartition de la végétation forestière actuelle (d'après PASCAL *et al.*, 1982 a,b, 1984).

Les forêts sempervirentes climaciques ont leur composition floristique et leur structure qui varient avec la durée de la saison sèche et l'altitude. Toutefois, les forêts sempervirentes de basse et moyenne altitude peuvent être considérées comme assez homogènes aux latitudes inférieures à 15°N si l'on ne considère que :

- i) les surfaces terrières, comprises entre 45 et 70 m².ha⁻¹,
- ii) les hauteurs moyennes des peuplements (émergents non compris), proches de 40 m (PASCAL, 1984).

Au dessus de 1400 m, les modifications floristiques et structurales deviennent très importantes : la famille des Lauraceæ domine alors fortement les peuplements, la hauteur moyenne est généralement inférieure à 25 m et la surface terrière ne dépasse pas 55 m².ha⁻¹ (RAMESH, 1989).

Les forêts décidues ont des potentialités nettement inférieures à celles des forêts sempervirentes : surfaces terrières comprises entre 20 et 35 m².ha⁻¹, hauteurs moyennes autour de 30 m (PASCAL, 1984).

1.4.3 Les effets de la pression anthropique

En fait, l'extension et la physionomie de la couverture forestière réelle diffèrent profondément de ce qu'elles seraient sans l'intervention de l'homme. Une exploitation intensive par les forestiers depuis l'époque britannique jointe à une forte pression des populations locales (qui ne cesse de croître) ont conduit aux résultats suivants :

- i) une élimination pratiquement totale des forêts de la frange côtière, où les densités humaines sont très élevées (*i.e.* de 100 à 600 hab.km⁻² au Karnataka et de 400 à 2000 hab.km⁻² au Kérala),
- ii) une transformation irréversible des forêts sempervirentes en forêts décidues secondaires, spontanées ou plantées, sur tous les reliefs du pied des Ghâts et sur une partie de l'escarpement des Ghâts et du plateau, les bas fonds étant alors transformés en rizières,
- iii) une dégradation légère à forte de la structure des peuplements dans la quasi totalité des forêts sempervirentes restantes, les forêts primaires étant confinées dans de rares endroits d'accès difficile,
- iv) une transformation (massive dans certaines régions) des forêts décidues naturelles en plantations, le teck étant l'espèce majeure de reboisement dans les zones suffisamment humides,
- v) une dégradation poussée des forêts décidues sèches, en raison d'une densité humaine élevée et d'une offre de bois très insuffisante dans cette partie du plateau,
- vi) une élimination presque totale des forêts au profit de l'agriculture en deçà de l'isohyète 900 mm.a⁻¹.

Remarquons enfin que certaines activités humaines non directement préjudiciables au couvert forestier ont un impact important sur les humus : collecte de la litière par les populations locales (les branches pour le bois de feu et les feuilles pour amender les champs), feux de litière provoqués par les forestiers dans de nombreuses forêts décidues, à titre préventif.

La situation n'est pas identique dans les trois principaux états de la côte ouest : le Kérala est beaucoup plus densément peuplé, donc soumis à une pression de colonisation plus forte, que le Karnataka et le Maharashtra, et de plus, les forestiers de cet état ont adopté une politique

de transformation à outrance des forêts naturelles. Bien que le Kérala soit doté des potentialités naturelles les plus riches (*i.e.* la courte saison sèche), il est devenu difficile d'y rencontrer des forêts de physionomie à peu près naturelle. C'est finalement au Karnataka que l'on trouve aujourd'hui les peuplements forestiers les moins perturbés par rapport à l'état climacique.

La carte simplifiée de la végétation forestière dans la zone d'étude, présentée par la figure 1-10, illustre bien la zonalité climatique dominante du domaine forestier, son aspect actuel de mosaïque et l'immixtion de vastes surfaces décidues dans le domaine sempervirent.

1.4.4 La production de litière

Le flux annuel d'apports organiques restitués au sol par la végétation est un paramètre d'intérêt majeur pour l'étude quantitative de la matière organique du sol, et la production de litière en est sans doute une composante majeure. Nous n'avons pas mesuré cette production dans nos sites d'étude, mais il s'avère possible de la relier à quelques variables du milieu, à l'aide des résultats de la littérature.

1.4.4.1 Production annuelle

Les données régionales

Les mesures existantes de retombée de litière, dans les forêts de la région des Ghâts occidentaux, sont présentées dans le tableau 1-I ; la plupart des types forestiers auxquels se réfèrent notre étude y sont représentés.

Type de forêt	Nom du site	Altitude (m)	Latitude (N)	Période d'étude (ans)	Chute de litière feuilles total*		Auteur
forêts sempervirentes	Gundar	2 140	10°15'	3	3,9	5,6	Blasco & Tassy (1975)
	Attapadi	900	11°06'	3	6,4	8,5	Pascal (1984)
	South Bhadra	800	13°15'	2	2,9	3,4	Rai & Proctor (1986 b)
	Agumbe	575	13°31'	2	3,6	4,2	
	Kagneri	500	12°49'	2	3,4	4,0	
	Bannadpare	200	12°05'	2	3,2	4,1	
forêt décidue sèche	Ainurmarigudi	830	11°47'	3	3,9	5,2	Pascal (non publ.)

* la litière totale exclut les grosses branches

Tableau 1-I. Les retombées de litière dans les forêts de la région des Ghâts occidentaux : liste des données existantes.

Ces données posent toutefois un problème de cohérence interne car les valeurs rapportées par RAI et PROCTOR (1986 b) dans quatre forêts sempervirentes de basse à moyenne altitude sont à peine égales à la moitié de celle mesurée par PASCAL (1984) dans une forêt sempervirente de moyenne altitude. La consultation des revues bibliographiques consacrées à la

chute de litière (BROWN et LUGO, 1982 ; SPAIN, 1984 ; VITOUSEK, 1984 ; VOGT *et al.*, 1985) montre que les valeurs de RAI et PROCTOR (*ibid.*) sont exceptionnellement basses - les plus faibles qui aient été rapportées dans l'ensemble des forêts tropicales humides de basse à moyenne altitude, dont la moyenne est environ de 10 t.ha⁻¹.a⁻¹, si l'on se réfère à la "petite" litière (*i.e.* excluant les branches de diamètre supérieur à 2 cm). Ces faibles retombées sont d'autant plus surprenantes que la biomasse et la productivité des forêts étudiées seraient plutôt fortes (RAI et PROCTOR, 1986 a).

De nouvelles mesures de chute de litière ont été lancées en janvier 1991 par l'Institut Français de Pondichéry dans la forêt sempervirente de basse altitude d'Uppangala, très proche des forêts étudiées par RAI et PROCTOR (*ibid.*). Le premier bilan annuel estime la quantité totale de petite litière produite à 7,7 t.ha⁻¹, dont il faut déduire 0,5 t.ha⁻¹, un probable excédent dû au passage d'un cyclone (PASCAL, *comm. pers.*). Bien que cette valeur soit plus faible que les retombées escomptées, elle confirme les doutes qui pèsent sur la validité des résultats de RAI et PROCTOR (1986 b), que nous ne prendrons donc pas en considération.

Les relations entre la production de litière des forêts tropicales et les facteurs du milieu.

BROWN et LUGO (1982) mettent en évidence, pour un ensemble de 64 forêts tropicales et subtropicales, une corrélation non linéaire, en forme de U renversé (représentée sur la figure 1-11), entre le paramètre T/P (rapport de la température atmosphérique moyenne par la pluviosité annuelle) choisi comme indice de sécheresse de l'écosystème et les apports de petite litière (A, en t.ha⁻¹), selon l'équation¹ :

$$A = 16,0 + 7,3.\text{Log}(100.T/P) - 650.T/P \quad R^2 = 0,44 *$$

Ces auteurs ont utilisé l'indice T/P à défaut de l'indice ETP/P, jugé idéal pour synthétiser la disponibilité en eau du sol d'un écosystème, mais difficile à estimer à partir des données climatiques fournies dans la littérature.

D'après cette équation de régression, la chute de litière est maximale pour T/P = 0,012 et diminue rapidement lorsque T/P s'abaisse en dessous de 0,006, ce qui est le cas pour tout l'escarpement et la crête des Ghâts occidentaux, en raison des fortes pluviosités. Il apparaît toutefois que la base de données des auteurs ne comporte presque pas de forêts en zone très pluvieuse à basse ou moyenne altitude (2 sites seulement vérifient P > 4000 mm.a⁻¹ et T > 20°C). La diminution de la chute de litière aux faibles T/P est en fait représentative d'écosystèmes plus ou moins montagnards : tous les sites utilisés par ces auteurs qui ont à la fois un indice T/P inférieur à 0,006 et une chute de litière inférieure à 7 t.ha⁻¹.an⁻¹ ont leur température moyenne inférieure à 20°C.

Les productions de litière normalement élevées (de 7,8 à 10,4 t.ha⁻¹.a⁻¹) que PROCTOR *et al.*, (1983 b) ont mesuré à Sarawak, malgré un indice T/P inférieur à 0,005, dû à la pluviosité supérieure à 5000 mm.a⁻¹, prouvent que les fortes pluviosités n'ont pas forcément d'effet dépressif sur la chute de litière.

¹Nous avons légèrement transformé la forme originale de l'équation pour utiliser le logarithme népérien (et non décimal, comme les auteurs), par souci d'homogénéité avec le reste du mémoire.

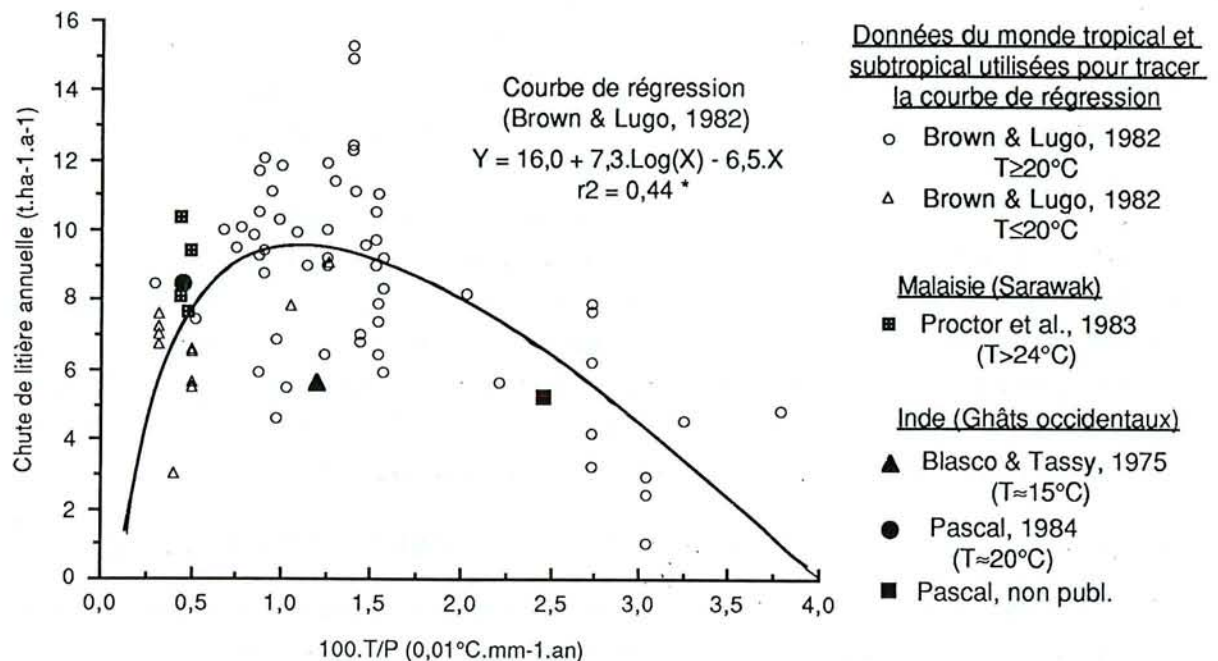


Figure 1-11. Relation entre la production de litière et l'indice T/P (T[°C] : température ; P[mm.a⁻¹] : pluviosité) : schéma de BROWN et LUGO (1982) complété par des données rapportées de Malaisie et du sud de l'Inde.

MEENTEMEYER *et al* (1982) proposent une relation très séduisante, à l'échelle mondiale, entre l'évapotranspiration réelle (ETR) et les retombées de litière, à partir de 84 forêts soumises à des climats très variés, selon l'équation :

$$A = 1,0066.ETR - 183,92$$

$$R^2 = 0,77 \text{ (seuil de probabilité non précisé)}$$

l'ETR (cm.a⁻¹) étant calculée par la méthode du bilan hydrique de Thornthwaite-Mather.

Cette régression semble toutefois reposer en grande partie sur la base de données de BRAY et GORHAM (1964), dont un défaut majeur est d'avoir une distribution des latitudes nettement bi-modale, avec un petit groupe de forêts tropicales complètement séparé d'un grand groupe de forêts tempérées à sub-polaires. VOGT *et al.* (1986) ont montré que la très forte corrélation négative mise en évidence par BRAY et GORHAM (*ibid.*) entre les retombées de litière et la latitude devenait plus lâche si l'on prenait en compte une base de données actualisée et moins discontinue, et qu'il n'y avait pas de corrélation du tout si l'on ne considérait que les données tropicales. MEENTEMEYER *et al* (*ibid.*) faisant état d'une corrélation liant les retombées à la latitude presque aussi fortement qu'à l'ETR, on peut craindre que ces deux corrélations souffrent du même artéfact statistique que celui mis en évidence par VOGT *et al.* (*ibid.*).

L'utilisation de l'ETR est donc une idée *a priori* intéressante, mais trop peu développée pour nous servir.

L'étude qui s'est révélée la plus fructueuse pour comparer nos données est celle de VITOUSEK (1984) qui, à partir de 64 forêts tropicales, propose l'équation de régression :

$$A = 5,64 + 0,21.T.Log(P_b)$$

$$R^2 = 0,42 ***$$

où T représente la température moyenne en °C (estimée par une fonction de la latitude et de l'altitude) et P_b la pluviosité en $m.a^{-1}$ bornée à 2 (*i.e.* la valeur réelle de la pluviosité tant qu'elle est inférieure à 2 $m.a^{-1}$ et 2 si elle est supérieure). L'auteur suppose, après avoir examiné les données, qu'une augmentation de la pluviosité au delà de 2000 $mm.a^{-1}$ n'a pas d'effet positif sur la productivité végétale.

Comme le montre la figure 1-12, la droite de régression ainsi définie passe très près de chacun des trois points jugés fiables dans la région des Ghâts occidentaux

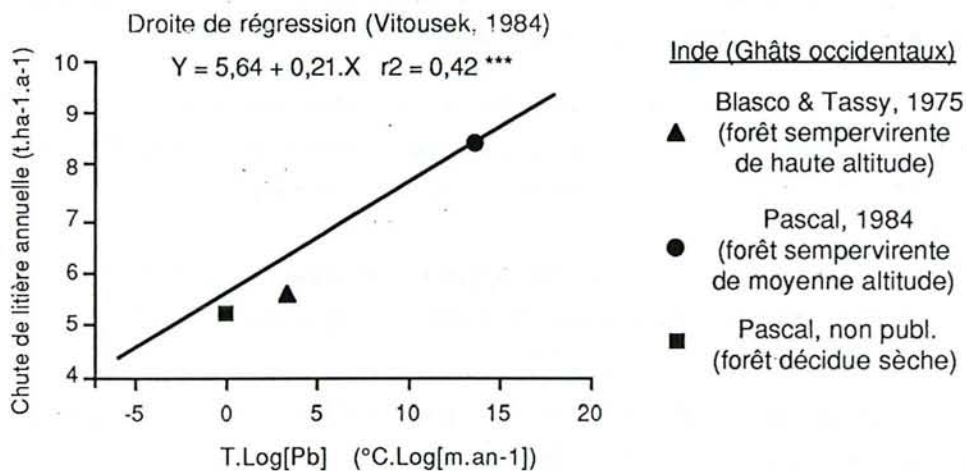


Figure 1-12. Relation établie par VITOUSEK (1984) entre la production de litière et l'indice $T.Log(P_b)$ ($T[°C]$: température ; $P_b[m.a^{-1}]$: pluviosité bornée à 2) et position des données du sud de l'Inde.

Toutefois, la prise en compte d'autres paramètres, non climatiques, pourrait affiner cette prédiction des retombées de litière ; on s'attend notamment à ce que la production de litière soit liée à la surface terrière ou à la biomasse des peuplements forestiers .

BRAY et GORHAM (1964) citent deux études, en Norvège et aux U.S.A., qui mettent en évidence de bonnes corrélations entre surface terrière et retombées annuelles de litière, avec une gamme de surfaces terrières s'étalant de 8 à 40 $m^2.ha^{-1}$ pour la première étude.

BROWN et LUGO (1982) établissent, pour 21 forêts tropicales et subtropicales, l'existence d'une corrélation linéaire positive entre les retombées et la biomasse végétale ($R^2 = 0,55 *$). Nous avons repris ces données pour leur appliquer une régression double, expliquant les apports de litière (A) par la variable climatique $T.Log(P_b)$ et la biomasse végétale épiquée (B_e) ; on obtient alors l'équation très hautement significative :

$$A = 3,8 + 0,20.T.Log(P_b) + 0,01.B_e$$

$$R^2 = 0,78 ***/**$$

où A est exprimé en $t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$, T en $^{\circ}C$, P_b en $m \cdot a^{-1}$ et B_g en $m^3 \cdot ha^{-1}$.

Si l'on ajoute à ces données les retombées et les biomasses de quatre forêts malaises (PROCTOR *et al.*, 1983), le coefficient de la biomasse épigée cesse d'être significatif. L'absence totale de corrélation (voire la corrélation négative) entre les biomasses végétales et la chute de litière de ces quatre forêts trouve une explication dans l'article de VITOUSEK (1984), qui met en évidence une corrélation très significative ($R = 0,99$) entre les retombées de litière de ces quatre forêts et la teneur en phosphore des feuilles fraîchement tombées. Une corrélation similaire et tout aussi nette est vérifiée pour l'ensemble des forêts sur "terra firme" en Amazonie. Ces deux régions géographiques ont pour trait commun des teneurs en phosphore foliaires particulièrement basses ($< 0,04\%$ du poids sec), et l'auteur en déduit que cet élément est un facteur limitant essentiel de la production de feuilles dans ces écosystèmes. Des carences limitantes en azote, identifiées dans deux forêts, seraient un cas beaucoup plus rare.

On peut conclure de ces études que la variable $T \cdot \text{Log}(P_b)$ et la biomasse épigée sont de bons indices de la production de litière, à condition que les sols soient suffisamment riches en phosphore pour que cet élément ne soit pas limitant.

Nous ne disposons pas d'analyses fiables² des teneurs en phosphore foliaires dans les forêts des Ghâts occidentaux, mais la bonne richesse minérale de nos sols d'étude, comparée à celle des sols de Malaisie cités précédemment, incite à repousser l'hypothèse de carences en phosphore.

Il est par conséquent raisonnable de supposer que les retombées de litière de nos forêts d'étude sont bien représentées par une combinaison linéaire des trois indices suivants :

- i) la variable climatique $T \cdot \text{Log}(P_b)$,
- ii) le produit de la surface terrière par la hauteur du peuplement, que l'on peut espérer à peu près proportionnel à la biomasse épigée,
- iii) la surface terrière, dont l'influence n'a pas été étudiée en milieu tropical, mais qui a peut être une aussi bonne valeur prédictive que la biomasse.

Cet ensemble d'indices aura pour fonction de tester, par régression linéaire multiple, si certaines variables sont susceptibles de dépendre de la production de litière.

1.4.4.2 Rythme saisonnier

La chute de litière est soumise à un rythme saisonnier très marqué, y compris dans les forêts sempervirentes, comme le montre la figure 1-13. PASCAL (1984) note dans la forêt sempervirente de moyenne altitude d'Attapadi que 48,5% des retombées foliaires ont été collectées en janvier-février-mars, alors que les chutes de bois sont plus uniformément réparties

²RAI & PROCTOR (1986 b) présentent les concentrations en phosphore des retombées foliaires récoltées au cours de l'étude précédemment citée, mais les résultats paraissent extravagants. Les valeurs mensuelles s'échelonnent de 0,007 à 0,62% de la matière sèche, et les moyennes annuelles pour chaque forêt de 0,026 à 0,32% de la matière sèche, alors que les concentrations du phosphore foliaire présentées par VITOUSEK (*ibid.*) ne varient que de 0,015 à 0,15% de la matière sèche pour les forêts tropicales du monde entier.

dans l'année, marquant toutefois un maximum en juin (généralement), sous l'effet des vents de mousson. Dans la forêt décidue sèche d'Ainurmarigudi, 60% des retombées foliaires annuelles se produisent en janvier-février.

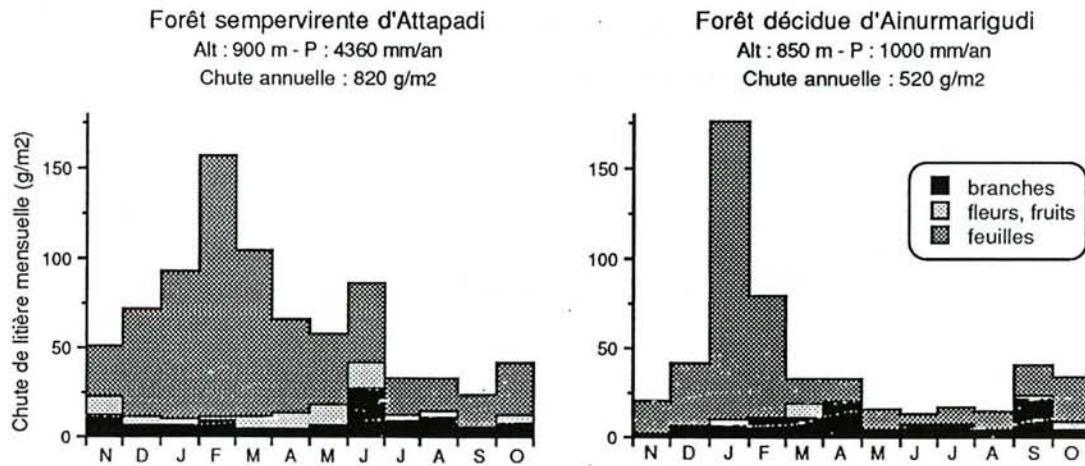


Figure 1-13. Rythme saisonnier de la chute de litière dans une forêt sempervirente et une forêt décidue de la région des Ghâts occidentaux, de novembre 1979 à octobre 1980 (d'après PASCAL, 1984 et non publ.).

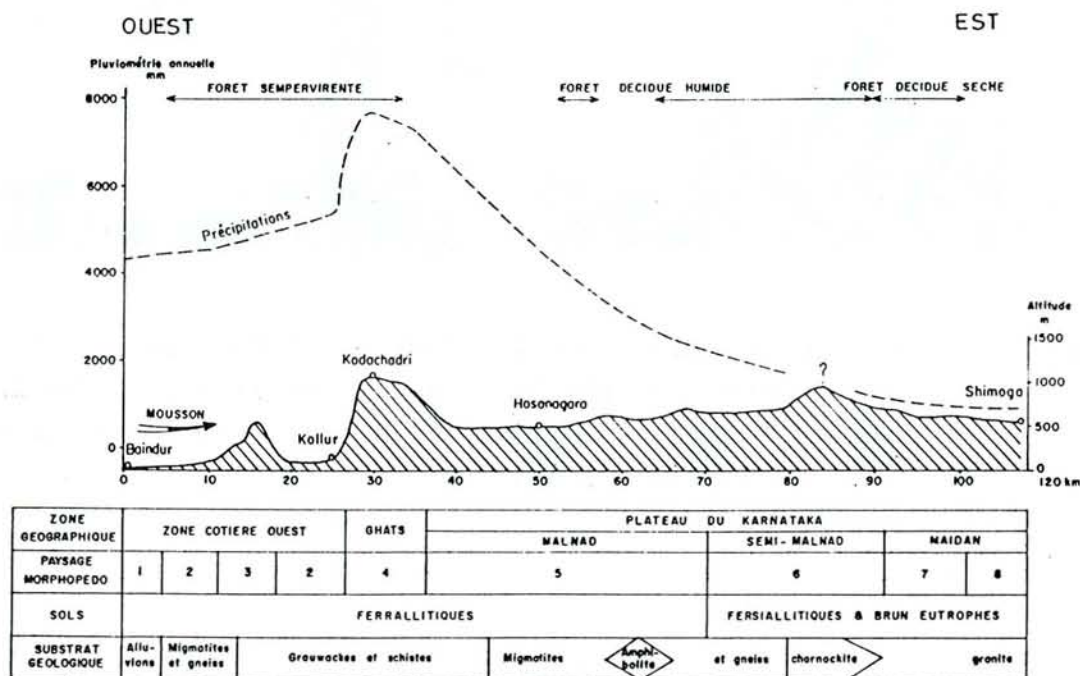
1.5 Conclusion : une région tropicale originale et contrastée

La région des Ghâts occidentaux présente un certain nombre de caractères intéressants, souvent originaux par rapport au reste du monde tropical :

- des pluviosités très élevées (sur une partie de sa surface) que l'on n'atteint jamais en Afrique, ni en Amazonie,
- un gradient pluviométrique extrêmement fort, presque unique au monde (on retrouve une situation semblable dans la cordillère des Andes), qui induit des variations très rapides de la géomorphologie, des types de sols et des formations forestières, un exemple type étant illustré par la figure 1-14.
- une saison sèche qui apparaît longue dans le Karnataka, si on la compare avec celle des autres régions très pluvieuses de l'Asie du sud-est (Malaisie, Birmanie, Thaïlande) ou avec celle d'Afrique équatoriale ou d'Amazonie, et qui présente un fort gradient de durée, en partie indépendant du gradient pluviométrique,
- une large gamme de températures moyennes annuelles, due au relief accidenté,
- une grande diversité géologique, qui induit des gradients importants de texture des sols,

- une succession forestière continue, des forêts denses humides sempervirentes aux forêts décidues sèches, sans l'interruption par une zone de savane humide que l'on aurait trouvée en Afrique.

L'ensemble de ces caractères confère à la région des Ghâts occidentaux un intérêt de premier ordre pour l'étude de tout phénomène lié au climat, à la texture des sols et aux différents types de végétation forestière.



Paysages morphopédologiques (d'après Bourgeon, 1989) : 1. Formations alluviales côtières récentes. 2. Collines de l'arrière-pays côtier. 3. Relief résiduel. 4. Ghâts Occidentaux. 5. Collines du revers des Ghâts. 6. Relief convexo-concave. 7. Relief résiduel. 8. Pédiplaine.

Figure 1-14. Variations des paramètres morphologiques, climatiques et lithologiques suivant une coupe ouest-est (figure de PETERSCHMITT, 1991).

2 Facteurs du milieu et pédoclimat dans les sites d'étude

2.1 Choix des sites d'étude

Compte tenu des objectifs généraux fixés dans l'introduction, les sites d'étude ont été choisis dans des formations forestières les moins perturbées possibles, sur des sols en place, bien drainés et plutôt situés en milieu de pente lorsque la topographie est accidentée. Vingt trois sites d'étude principaux ont été sélectionnés en 1988 dans l'état du Karnataka, où il est actuellement le moins difficile de trouver des forêts naturelles au couvert fermé et au sous-bois non cultivé (cf § 1.4.3.). Trois sites complémentaires, choisis en janvier 1991 dans le sud du Kérala pour leur très courte saison sèche, ont fait l'objet d'un protocole d'étude très simplifié, dépourvu en particulier d'analyses pédologiques sur un profil complet. Tous ces sites sont localisés sur la figure 2-1 ; ceux du Karnataka le sont également sur les cartes du chapitre 1, qui permettent de les situer par rapport au climat, au sol et à la végétation.

Les coordonnées précises de ces stations, la composition botanique des forêts, la description et les analyses relatives aux profils pédologiques, ainsi que tous les autres paramètres du milieu que nous utiliserons par la suite, sont présentés dans l'annexe I sous forme de fiches individuelles, pour chaque site d'étude.

Considéré avec trois ans de recul, le choix des sites principaux nous paraît satisfaisant dans la zone humide mais pose quelques difficultés dans la zone sèche. Nous avons déjà mentionné dans le § 1.4.2. la quasi impossibilité d'accéder à une forêt décidue échappant simultanément à une forte pression anthropique et aux feux périodiques de litière : toutes nos stations sous forêt décidue présentent au moins l'un de ces défauts. Par ailleurs, les phénomènes d'érosion des sols sont beaucoup plus importants dans la zone sèche que dans la zone humide, donnant généralement le choix entre des sols décapés et des sols colluvionnés ; deux sols colluvionnés et un sol juvénile ont été sélectionnés alors qu'il aurait été souhaitable de ne travailler que sur des sols en place. Nous devons tenir compte de cela pour interpréter nos résultats relatifs à la matière organique de ces sols.

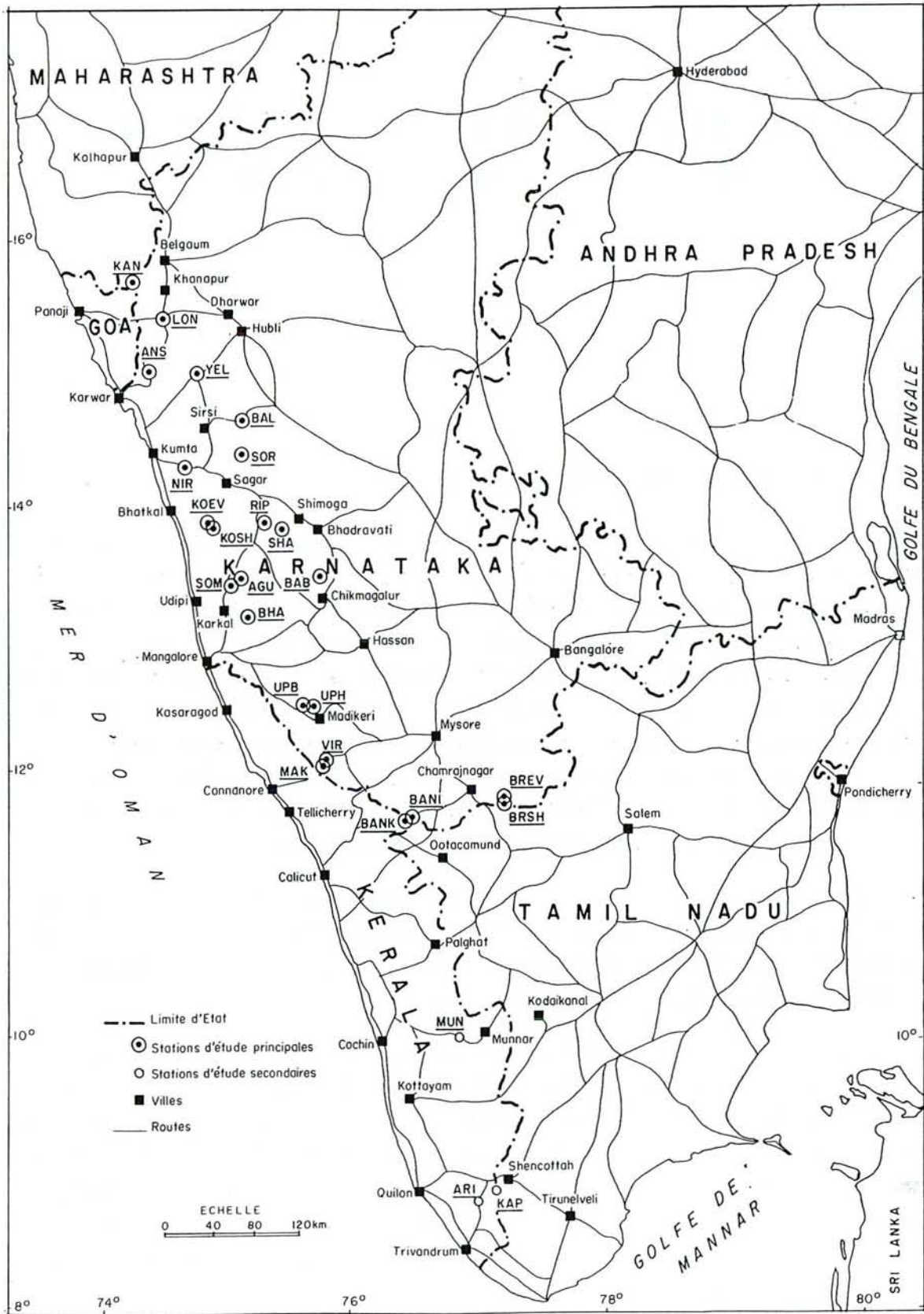


Figure 2-1. Localisation des sites d'étude.

2.2 Les formations forestières

2.2.1 Typologie botanique et écologique

Les types forestiers définis par PASCAL (1984, 1986) intègrent les principaux paramètres climatiques du milieu (*i.e.* la pluviosité, la température et la durée de la saison sèche) et génèrent à leur tour par leur caractère décidu ou sempervirent des microclimats bien différenciés. Cette typologie forestière est donc un outil bien adapté à l'étude des humus et sera notre référence de base tout au long de ce travail. Le tableau 2-I en présente une synthèse détaillée, mais pour faciliter la lecture des figures, nous nous bornerons par la suite à distinguer cinq unités, représentant les forêts :

- sempervirentes de haute altitude (> 1400 m),
- sempervirentes de moyenne altitude (700-1400 m),
- sempervirentes de basse altitude (< 700 m),
- décidues humides,
- décidues sèches.

Dans les exemples choisis, l'altitude des forêts décidues est comprise entre 500 et 850 m et ne constitue pas un critère de différenciation.

sempervirente	haute altitude	"shola" à Lauraceae	Bab, Brsh
	moyenne altitude	<i>Mesua ferrea</i> - <i>Palaquium ellipticum</i>	Brev, Uph, Vir
		faciès à <i>Pœciloneuron indicum</i> grégaire	Bha
		<i>Memecylon umbellatum</i> - <i>Syzygium cumini</i> - <i>Actinodaphne angustifolia</i>	Kan
	basse altitude	<i>Dipterocarpus bourdillonii</i> - <i>Dipterocarpus indicus</i> - <i>Anacolosia densiflora</i>	Ari, Kap, Mun *
		<i>Dipterocarpus indicus</i> - <i>Kingiodendron pinnatum</i> - <i>Humboldtia brunonis</i>	Mak, Upb
		<i>Dipterocarpus indicus</i> - <i>Humboldtia brunonis</i> - <i>Pœciloneuron indicum</i>	
		faciès à <i>Pœciloneuron indicum</i> grégaire	Agu
		<i>Dipterocarpus indicus</i> - <i>Diospyros candolleana</i> - <i>Diospyros oocarpa</i>	Koev, Kosh, Som
		<i>Persea macrantha</i> - <i>Diospyros spp.</i> - <i>Holigarna grahamii</i>	Ans, Nir
décidue	humide	<i>Diospyros spp.</i> - <i>Dysoxylum malabaricum</i> - <i>Persea macrantha</i>	Lon, Sor
		secondaire	Rip
	sec	<i>Anogeissus latifolia</i> - <i>Tectona grandis</i> - <i>Terminalia alata</i>	Bal, Sha
		faciès à strate inférieure buissonnante	Bani, Bank
		faciès à strate inférieure herbacée	

* Sites d'étude du Kérala, où aucune des trois espèces caractéristiques n'a été relevée sur le terrain ; il s'agit donc de formations très secondarisées.

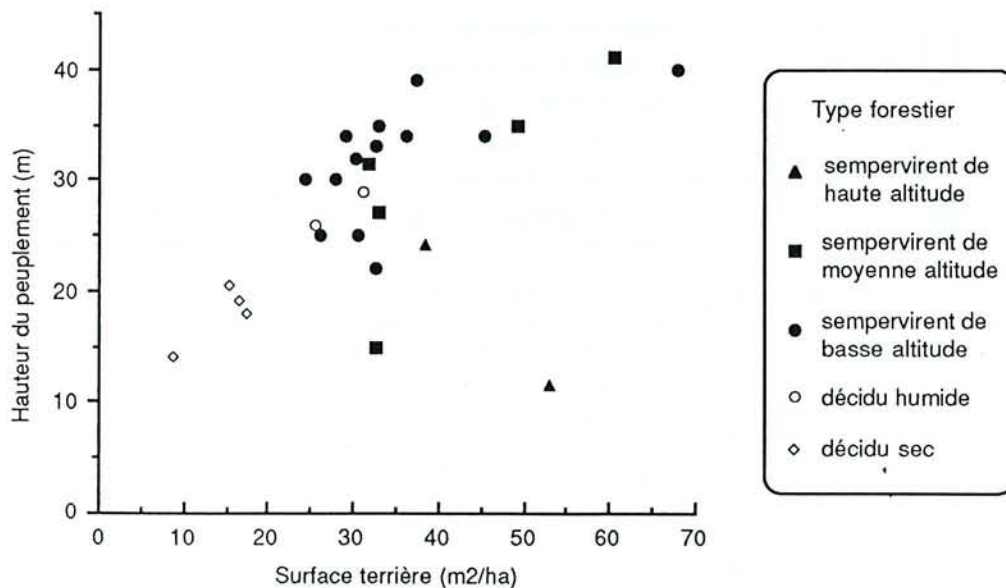
Tableau 2-I. Liste des formations forestières climaciques (définies par PASCAL, 1984) auxquelles se rattachent les forêts des sites d'étude.

La liste des principales espèces arborescentes présentes dans chaque site figure dans l'annexe I ; à chaque espèce sont attribués des indices d'abondance (explicités dans les méthodes, annexe II) dans l'étage dominant, le sous étage et le bas étage (< 3 m) ainsi qu'une classification parmi 5 catégories écologiques : espèce sempervirente ripicole, espèce sempervirente non ripicole sciaphile, mésophile ou héliophile, espèce décidue. Il apparaît ainsi que les forêts sempervirentes soumises à une longue saison sèche édaphique (sites ANS, KAN, LON) n'ont guère plus de 50% d'espèces sempervirentes sciaphiles, et jusqu'à 20% d'espèces décidues.

Le cas de la forêt sempervirente du site MUN (au Kérala) est très particulier : il s'agit en fait d'un bosquet-relique d'arbres sempervirents, au milieu d'une forêt décidue secondaire. Le sol est néanmoins efficacement protégé des rayons solaires directs pendant toute l'année et la morphologie de l'humus est typique d'une forêt sempervirente.

2.2.2 Structure des peuplements et pression anthropique

Seules deux forêts de notre dispositif d'étude sont encore primaires (sites UPB et UPH, à forêts sempervirentes de basse et moyenne altitudes) et trois autres n'ont subi qu'une exploitation très modérée (sites BHA, BREV et BRSH, à forêts sempervirentes de moyenne et haute altitudes). La surface terrière et la hauteur de tous les autres peuplements ont été fortement diminuées par la (sur)exploitation forestière (cf § 1.4.3) et ne peuvent donc pas être considérées comme caractéristiques des potentialités du milieu, dont l'ordre de grandeur a été précisé au § 1.4.2. La figure 2-2 représente les mesures dendrométriques faites sur l'ensemble des peuplements.



L'exploitation modérée qui a prévalu dans nos sites d'étude de moyenne à haute altitude et les potentialités relativement faibles des forêts décidues ont pour conséquence une corrélation négative entre la surface terrière et la température atmosphérique moyenne ($R=-0,57^*$).

Il n'a pas toujours été possible de choisir des sites d'étude éloignés des habitations humaines et le problème du soutirage de la litière est apparu à trois endroits :

- i) dans le site ARI (à forêt sempervirente de basse altitude), situé dans une zone densément peuplée du Kérala, la collecte des branches mortes est évidente (car elles sont inexistantes au sol) et celle des feuilles nous a été confirmée oralement ;
- ii) dans les sites RIP et BAL (à forêts décidues, respectivement humide et sèche) une telle collecte est possible mais elle semble modérée.

2.2.3 Systèmes racinaires

Dans les forêts des Ghâts occidentaux, la surface du sol n'est jamais couverte par un dense mate racinaire, comme cela est le cas dans certaines forêts équatoriales d'Amazonie (KLINGE, 1973, STARK et SPRATT, 1977). On observe bien, sous forêt sempervirente, un certain nombre de racelles isolées, voire de petits réseaux radiculaires très localisés (couvrant moins d'un dm^2) collés à la litière, mais qui sont de faible importance par rapport au système racinaire de l'horizon organominéral sous-jacent. Cela s'explique vraisemblablement par l'existence d'une saison sèche et par la richesse minérale de nos sols, très supérieure à celle des milieux amazoniens précédemment cités.

Des profils de répartition verticale des racines fines (de diamètre inférieur à 2 mm), dans les 44 premiers centimètres du sol, ont été effectués sous deux forêts sempervirentes de basse altitude, une forêt sempervirente de haute altitude et une forêt décidue humide (figure 2-3). Le poids de racines fines apparaît ainsi :

- i) significativement¹ plus faible en surface (entre 0 et 11 cm)² dans la forêt décidue que dans les deux forêts sempervirentes de basse altitude,
- ii) significativement plus fort dans la forêt sempervirente de haute altitude que dans les trois autres forêts, entre 11 et 44 cm de profondeur, mais significativement inférieur en surface à celui de l'une des forêts sempervirentes de basse altitude (site UPB).

Les deux forêts sempervirentes de basse altitude sont donc caractérisées par une très forte concentration des racines fines en surface (l'horizon 0-11 cm contenant respectivement 75 et

¹Le test de Wilcoxon-Mann-Whitney a été utilisé pour comparer les stations deux à deux. Un seuil de signification de 6% a été admis pour les comparaisons établies entre 0 et 11 cm de profondeur, alors qu'en groupant les 3 niveaux sous-jacents, la comparaison entre la forêt sempervirente de haute altitude et chacune des trois autres forêts est significative au seuil de 1%.

²L'épaisseur originale de 11 cm est due à la hauteur des cylindres utilisés.

68% du poids racinaire mesuré entre 0 et 44 cm, dans les sites UPB et AGU) alors que celle-ci est beaucoup plus modérée dans la forêt sempervirente de haute altitude (49%) et dans la forêt décidue humide (47%). Cela peut être relié à une richesse minérale beaucoup plus limitée et concentrée en surface dans les deux forêts sempervirentes de basse altitude que dans les deux autres écosystèmes, mais d'autres paramètres tels que la disponibilité en eau interviennent sûrement aussi.

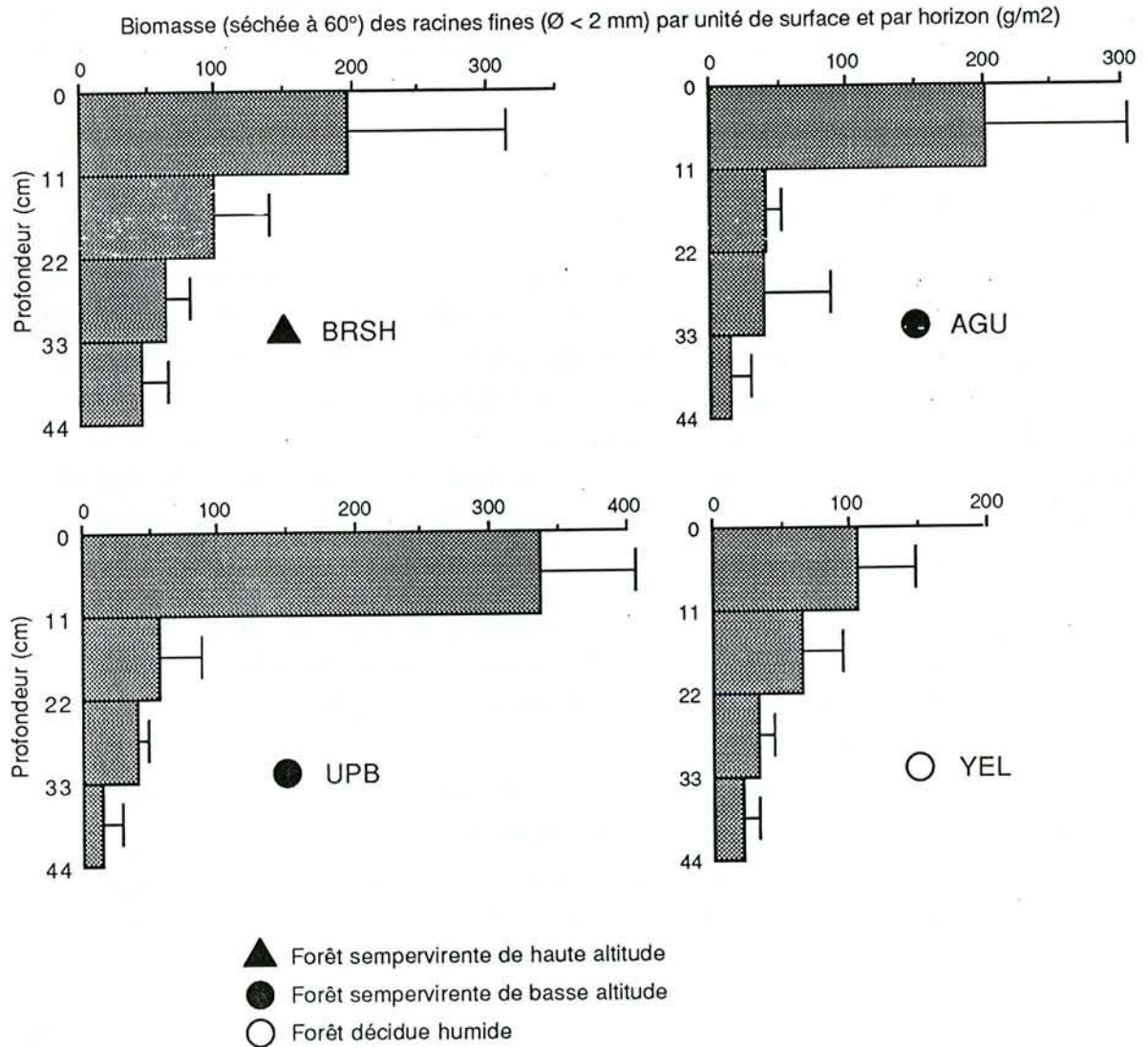


Figure 2-3. Profils des racines fines entre 0 et 44 cm de profondeur, dans quatre sites d'étude.

La comparaison des poids racinaires sous forêt sempervirente avec d'autres données équivalentes du monde tropical fait apparaître :

i) une grande similitude avec les poids racinaires mesurées par HUTTEL (1975) dans les forêts du Banco (plateau et thalweg) et de Yapo, en Côte d'Ivoire : les stocks de racines

fines ($< 2\text{mm}$) dans les 44 premiers centimètres de ces sols sont compris entre 440 et 500 g.m^{-2} , donc identiques aux nôtres (qui vont de 360 à 540 g.m^{-2}) et la décroissance entre l'horizon de surface et les horizons sous-jacents dans les trois forêts ivoiriennes est intermédiaire entre celles de nos forêts sempervirentes de basse altitude et celle de notre forêt sempervirente de haute altitude ;

ii) une différence très sensible avec les poids racinaires mesurés par CHAUVEL et al. (1987) dans un "latosol" argileux sous forêt amazonienne, lesquels sont nettement plus élevés (avec 1150 à 2300 g.m^{-2} de racines $< 2\text{mm}$ entre 0 et 44 cm de profondeur) ; toutefois, la diminution des quantités de racines fines avec la profondeur est tout à fait comparable à celle observée par HUTTEL (*ibid.*) et donc intermédiaire entre les extrêmes observés dans nos forêts.

2.3 Les conditions climatiques et édaphiques

2.3.1 Pluviosité, saison sèche et température

La pluviosité, la durée de la saison sèche et la température moyenne de tous les sites d'étude sont présentées sur le tableau 2-II et sur les deux diagrammes de la figure 2-4.

Le régime pluviométrique de tous les sites d'étude à forêt sempervirente ou décidue humide est le régime monomodal de mousson, sauf les sites BREV et BRSH, caractérisés par le régime plus étalé des Biligiri Rangan (cf figure 1-3) et présentant donc une durée de la saison sèche plus courte que leur latitude et leur pluviosité ne le laisseraient prévoir. La pluviosité varie considérablement à l'intérieur de l'ensemble sempervirent, avec des valeurs extrêmes de 1700 et 7500 mm.a^{-1} . La durée de la saison sèche édaphique, définie selon les critères de BOURGEON (1988), s'étale entre 3-3,5 et 6 mois pour les seules forêts sempervirentes du Karnataka et descend à moins de 2,5 mois dans celles du Kérala³.

Les forêts décidues sèches sont soumises à des régimes plus divers, depuis le régime de mousson (site SHA) jusqu'au régime bixérique de convection (site BANI), pour une pluviosité comprise entre 1000 et 1200 mm.a^{-1} et une saison sèche qui va de 5 à 8 mois.

Les moyennes annuelles de la température atmosphérique s'échelonnent de moins de 18°C à presque 28°C, au sein de notre dispositif d'étude. La plupart des forêts sempervirentes de basse et moyenne altitude dépendent du régime "Mangalore", dont les caractéristiques sont liées

³La cartographie de la durée de la saison sèche établie par Bourgeon (1988) ne s'étend pas jusqu'au Kérala. En revanche, la carte des bioclimats de Pascal (1982) couvre la région des Ghâts occidentaux depuis la frontière du Maharashtra jusqu'à l'extrême sud de la Péninsule. Il existe une bonne corrélation entre les durées de la saison sèche calculées par les deux auteurs, que nous avons utilisée pour estimer les durées de la saison sèche édaphique dans les 3 sites du Kérala.

aux fortes pluies estivales, à la proximité de la côte et à la faible latitude (cf. § 1.2.2.). Y font exception les sites les plus septentrionaux (KAN, et à la limite ANS et LON) soumis au régime "Goa", ceux de la crête des Ghâts (AGU, KOEV et KOSH), caractérisés par le régime "Agumbe-Silent Valley", et le site SOR plus continental qui est soumis au régime "Hassan-Belgaum", à l'instar de la quasi totalité des forêts décidues. Les trois forêts sempervirentes dont l'altitude est supérieure à 1400 m (*i.e.* BAB, BREV et BRSH) dépendent du régime "Ootacamund".

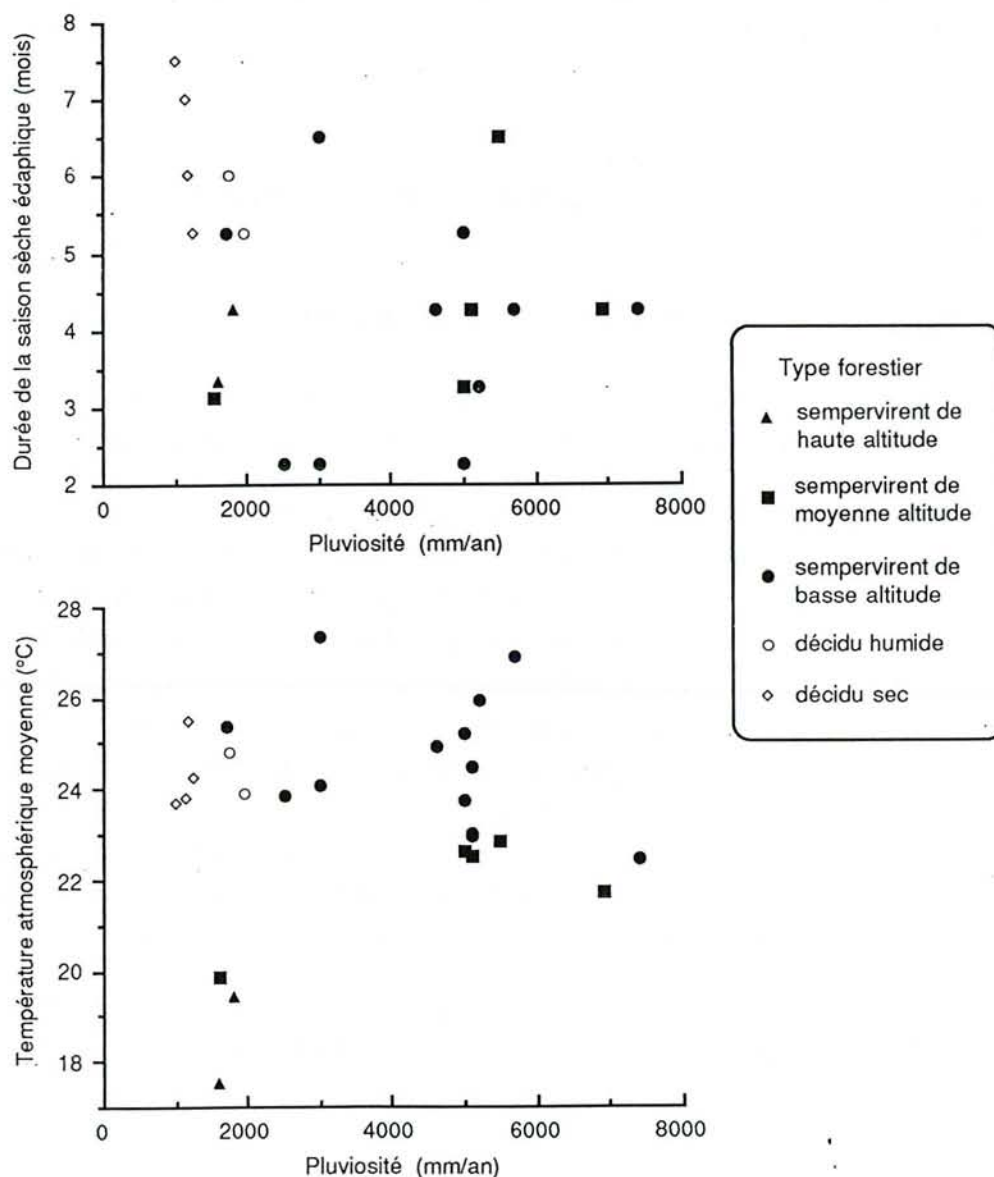


Figure 2-4. Pluviosité, température et durée de la saison sèche dans les sites d'étude.

Type forestier	Site	Latitude ° ' "	Altitude m	Pluviosité mm/an	Saison sèche mois	Température atm. °C	Dendrométrie H m	ST m2/ha
SH	BAB	13° 32'	1470	1800	4,25	19,6	24	39
	BRSH	11° 51'	1750	1600	3,25	17,7	12	53
SM	BHA	13° 12'	990	6900	4,25	21,9	35	49
	BREV	11° 55'	1410	1600	3,25	20,0	41	61
	KAN	15° 42'	715	5500	6,5	23,0	15	33
	UPH	12° 33'	850	5100	4,25	22,7	32	32
	VIR	12° 8'	830	5000	3,25	22,8	27	33
SB	AGU	13° 29'	630	7400	4,25	22,6	30	28
	ANS	15° 3'	600	5000	5,25	23,9	25	31
	ARI	8° 50'	140	3000	2,25	27,5	35	33
	KAP	8° 55'	540	2500	2,25	24,0	34	29
	KOEV	13° 53'	630	5100	4,25	23,1	39	38
	KOSH	13° 53'	610	5100	4,25	23,2	22	33
	LON	15° 27'	660	3000	6,5	24,2	30	24
	MAK	12° 6'	250	5200	3,25	26,1	33	33
	MUN	10° 3'	460	5000	2,25	25,4	25	26
	NIR	14° 21'	420	4600	4,25	25,1	34	45
	SOM	13° 28'	80	5700	4,25	27,0	34	36
	SOR	14° 26'	600	1700	5,25	25,5	32	30
	UPB	12° 33'	500	5100	4,25	24,7	40	68
DH	RIP	13° 56'	720	1950	5,25	24,1	26	26
	YEL	15° 3'	560	1750	6	25,0	29	31
DS	BAL	14° 42'	580	1200	6	25,7	14	9
	BANI	11° 45'	880	1000	7,5	23,8	18	18
	BANK	11° 43'	830	1150	7	24,0	21	16
	SHA	13° 53'	660	1250	5,25	24,4	19	17

SH : sempervirent de haute altitude - SM : sempervirent de moyenne altitude

SB : sempervirent de basse altitude - DH : décidu humide - DS : décidu sec

Tableau 2-II. Principales variables du climat et de la végétation dans les sites d'étude, et coordonnées géographiques.

2.3.2 Situation et classification des sols

Les principales données relatives aux conditions édaphiques des sites d'étude sont présentées dans le tableau 2-III. On remarquera que les forêts sempervirentes et décidues humides sont toutes situées sur sol ferrallitique, la désaturation de l'horizon B étant faible à forte. Une analyse triacide pratiquée sur presque tous les horizons de surface révèle des rapports moléculaires $\text{SiO}_2/\text{Al}_2\text{O}_3$ très variables (de 0,9 à 3,3) au sein de cette classe de sols, ce qui semble indiquer des cortèges argileux très différents. Cependant, le même rapport $\text{SiO}_2/\text{Al}_2\text{O}_3$ calculé sur la fraction argileuse ($< 2 \mu\text{m}$) de quelques uns de ces sols évolue dans

une fourchette beaucoup plus étroite, compatible avec les analyses d'argiles effectuées dans la région (BOURGEON, 1989), qui ont toujours mis en évidence une forte prédominance de la kaolinite.

Station	Forêt	Unité géomorphologique	Roche mère	Pente	Sol	Ki (rapp. moléc. Si/Al)		
						0-2mm	2-20 μ	0-2 μ
ARI	SB	Région côtière	Khondalite (?)	4°	ferrallitique fortement désaturé			
MUN	SB	Région côtière (au pied des Ghâts)	Gneiss	13°	ferrallitique fort. ou moy. désaturé			
SOM	SB	Région côtière (au pied des Ghâts)	Grauwacke (?)	10°	ferrallitique fortement désaturé	2,1		
KAP	SB	Escarpeement des Ghâts (à la crête)	Charnockite	28°	ferrallitique moy. ou faibl. désaturé			
MAK	SB	Escarpeement des Ghâts	Charnockite	18°	ferrallitique faiblement désaturé	2,3		
UPB	SB	Escarpeement des Ghâts	Gneiss	19°	ferrallitique fortement désaturé	1,8	1,1	1,6
UPH	SM	Escarpeement des Ghâts	Gneiss ou charnockite	23°	ferrallitique moyennement désaturé	2,3		
VIR	SM	Escarpeement des Ghâts	Gneiss ou charnockite	16°	ferrallitique moyennement désaturé	0,9	0,8	1,1
AGU	SB	Revers des ghâts (près de la crête)	Grauwacke	5°	ferrallitique moyennement désaturé	2,1		
ANS	SB	Revers des ghâts	Grauwacke	11°	ferrallitique faiblement désaturé	2,4	2,0	1,9
BHA	SM	Revers des ghâts	Grauwacke	12°	ferrallitique fortement désaturé	0,9	0,9	1,5
KAN	SM	Revers des ghâts	Basalte	23°	ferrallitique faiblement désaturé	1,8	1,4	1,4
KOEV	SB	Revers des ghâts (près de la crête)	Grauwacke	9°	ferrallitique faiblement désaturé	2,6	1,7	1,8
KOSH	SB	Revers des ghâts (près de la crête)	Grauwacke	4°	ferrallitique faiblement désaturé	2,2		
NIR	SB	Revers des ghâts	Grauwacke	10°	ferrallitique faiblement désaturé	2,5		
RIP	DH	Collines humides du plateau	Grauwacke	7°	ferrallitique moyennement désaturé	3,0		
YEL	DH	Collines humides du plateau	Grauwacke	5°	ferrallitique faiblement désaturé	3,3		
BAB	SH	Hauts reliefs humides du plateau	Quartzite ferrugineuse	14°	ferrallitique faiblement désaturé	3,1		
BREV	SM	Hauts reliefs humides du plateau	Charnockite	15°	ferrallitique faiblement désaturé	2,0		
BRSH	SH	Hauts reliefs humides du plateau	Charnockite	15°	ferrallitique moyennement désaturé	2,3		
LON	SB	Transition sub-humide, modelé à dominante convexe	Grauwacke	11°	ferrallitique faiblement désaturé	2,4		
SOR	SB	Transition sub-humide, modelé à dominante convexe	Grauwacke	5°	ferrallitique faiblement désaturé	2,3		
BAL	DS	Transition sub-humide, modelé à dominante concave	Grauwacke	3°	peu évolué	3,0		
BANK	DS	Transition sub-humide, modelé à dominante concave	Gneiss	2°	intergrade ferrallitique-fersiallitique			
BANI	DS	Région semi-aride	Gneiss	6°	fersiallitique	3,2		
SHA	DS	Région semi-aride	Gneiss	3°	fersiallitique	3,8		

SH : sempervirent de haute altitude - SM : sempervirent de moyenne altitude - SB : sempervirent de basse altitude - DH : décidu humide - DS : décidu sec

Tableau 2-III. Situation dans le paysage, géologie, topographie et type de sol des sites d'étude

2.3.3 Teneur en éléments grossiers et texture des sols

La diversité des situations géomorphologiques induit une très forte variabilité des teneurs en éléments grossiers, de 10-15% (site ANS) à 65-70% (site NIR) sur tout le profil pour les seuls sols ferrallitiques.

Parallèlement, la diversité des roches-mères (depuis le gneiss et la charnockite jusqu'au grauwacke et au basalte) est à l'origine d'une très importante variation des textures de la terre fine, depuis le limon sableux jusqu'à l'argile. La figure 2-5 en donne une illustration, pour les horizons de surface et ceux de profondeur, les seconds étant toujours un peu plus riches en

éléments fins. On remarque par ailleurs que les quantités d'argile et de limons fins sont fortement corrélées dans les horizons de surface,

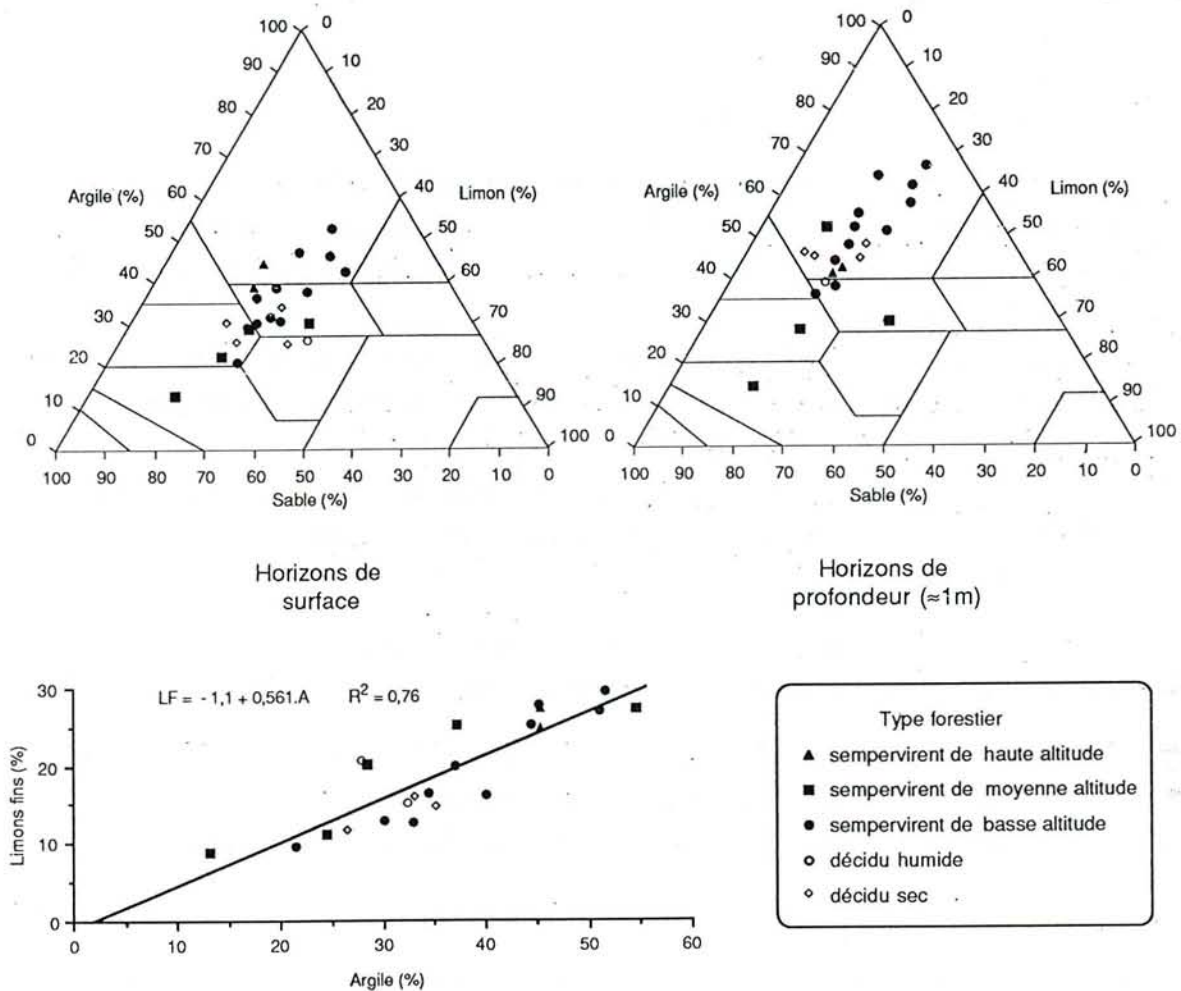


Figure 2-5. Granulométrie du sol en surface et en profondeur dans les sites d'étude principaux (par rapport au triangle des textures de l'USDA), et relation entre les quantités d'argile et de limon fin dans les horizons de surface.

Le grauwaacke et le basalte, sur lesquels se développent les sols les plus argileux, affleurent dans la moitié nord de notre région d'étude (cf § 1.1). C'est également dans cette partie nord que la saison sèche édaphique est la plus longue, d'où l'existence de corrélations entre ce paramètre climatique et la texture du sol. Si l'on considère par exemple l'ensemble des sites d'étude à forêt sempervirente de basse ou moyenne altitude, la teneur en argile plus limon fin des horizons de surface et la durée de la saison sèche édaphique ont un coefficient de corrélation de 0,7 significatif au seuil de probabilité 1‰. Une telle relation ne présente bien sûr

aucun intérêt théorique, mais devra être gardée en mémoire pour interpréter les corrélations d'autres variables avec ces deux facteurs du milieu.

2.3.4 Capacité d'échange cationique, saturation en bases et acidité des sols

2.3.4.1 La capacité d'échange cationique à pH 7

La matière organique et les minéraux argileux sont, en absence d'allophanes, les principaux constituants du sol pourvus d'une capacité d'échange cationique importante. La C.E.C. spécifique de ces deux constituants est classiquement estimée par deux méthodes, dans les sols tropicaux ferrallitiques (BOISSEZON, 1970) :

- i) la mesure de la C.E.C. avant et après une combustion du sol à 350°C, qui élimine la matière organique et ne modifie pas la C.E.C. des argiles si elles ne sont pas gonflantes (cas de la kaolinite),
- ii) les régressions linéaires de la C.E.C. globale du sol en fonction des teneurs en matière organique et en argile, appliquées à des ensembles d'horizons pédologiques dont les constituants sont qualitativement semblables.

Nous avons appliqué la seconde méthode, en utilisant la teneur en argile plus limon fin au lieu de la teneur en argile, les résultats obtenus étant meilleurs.

Une première régression linéaire à 2 variables a été appliquée aux 191 horizons pour lesquels nous disposons d'analyses granulométriques, du carbone total et de la C.E.C., sans distinguer les stations ni les profondeurs de prélèvement. Nous obtenons la relation :

$$(1) \quad \text{C.E.C.} = 1,8.MO + 0,11.(A+LF) + 1,3 \quad R^2 = 0,88 \quad ***/**$$

où la C.E.C. est exprimée en me/100g de terre fine et les variables MO et A+LF en % du poids de la terre fine (séchée à 105°C). Une diminution de la variance résiduelle peut être obtenue en séparant les sites d'étude en plusieurs groupes, d'après la valeur du rapport moléculaire $\text{SiO}_2/\text{Al}_2\text{O}_3$ (K_i) dans l'horizon de surface, qui caractérise grossièrement les types d'argile en présence (à défaut de mieux). Le meilleur résultat est obtenu en distinguant les sites de part et d'autre du seuil $K_i = 3$ (les sites tels que $K_i > 3$ correspondant à toutes les forêts décidues et à la forêt sempervirente de haute altitude BAB, cf tableau 2-III). On a ainsi (à partir de respectivement 129 et 58 échantillons de sol) les deux relations :

$$(2) \quad \text{Sites}_{K_i < 3} \quad \text{C.E.C.} = 1,7.MO + 0,12.(A+LF) - 0,9 \quad R^2 = 0,93 \quad ***/**$$

$$(3) \quad \text{Sites}_{K_i > 3} \quad \text{C.E.C.} = 1,8.MO + 0,33.(A+LF) - 5,0 \quad R^2 = 0,96 \quad ***/**$$

dont les deux coefficients de A+LF apparaissent très différents. On peut encore tenter de réduire la variance résiduelle en ne considérant que les horizons de surface de ces deux groupes de sites. Nous avons alors (à partir de respectivement 46 et 22 échantillons de sol) :

$$(2') \text{ Sites}_{K_{i < 3}Sf} \quad \text{C.E.C.} = 1,8.MO + 0,10.(A+LF) - 1,1 \quad R^2 = 0,92 \quad ***/**$$

$$(3') \text{ Sites}_{K_{i > 3}Sf} \quad \text{C.E.C.} = 1,6.MO + 0,70.(A+LF) - 17,6 \quad R^2 = 0,99 \quad ***/**$$

L'équation (2') ne présente pas de différence significative avec l'équation (2), ce qui témoigne d'une relative homogénéité qualitative des matières organiques et des minéraux argileux dans ces profils, alors que l'on note une augmentation significative du coefficient de A+LF entre (3) et (3'), accompagnée d'une réduction de la variance résiduelle. Il y aurait donc sous forêt décidue une plus forte différenciation verticale des cortèges argileux dans les profils.

2.3.4.2 Le taux de saturation en bases échangeables (S/T)

Avant de présenter les variations interstationnelles du classique rapport S/T (somme des bases échangeables Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ rapportée à la C.E.C. à pH 7), il convient de remarquer ses variations saisonnières non négligeables, que nos deux principales séries de mesures effectuées en mars-avril 1988 et novembre 1989 ont permis de mettre en évidence. En règle générale, le rapport S/T est nettement plus élevé en fin de saison sèche (mars-avril 1988) qu'en fin de saison des pluies (novembre 1989) et ce dans tout le profil, comme le montre la figure 2-6 a. Les variations du pH dans ces mêmes profils sont cohérentes avec celles du rapport S/T, l'élimination des bases allant presque toujours de pair avec une acidification du sol. Cet effet est considéré comme assez classique par BOYER (1978).

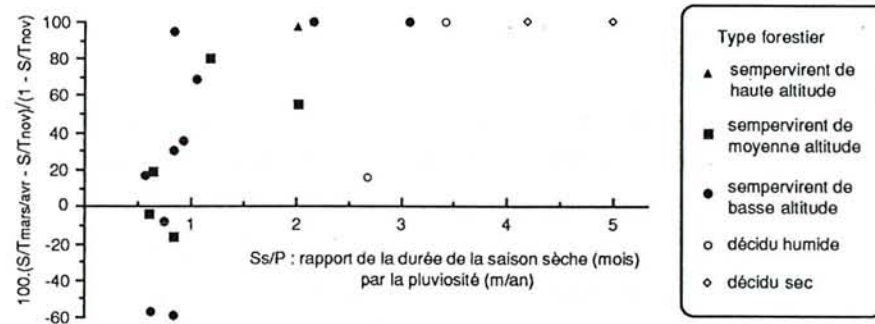
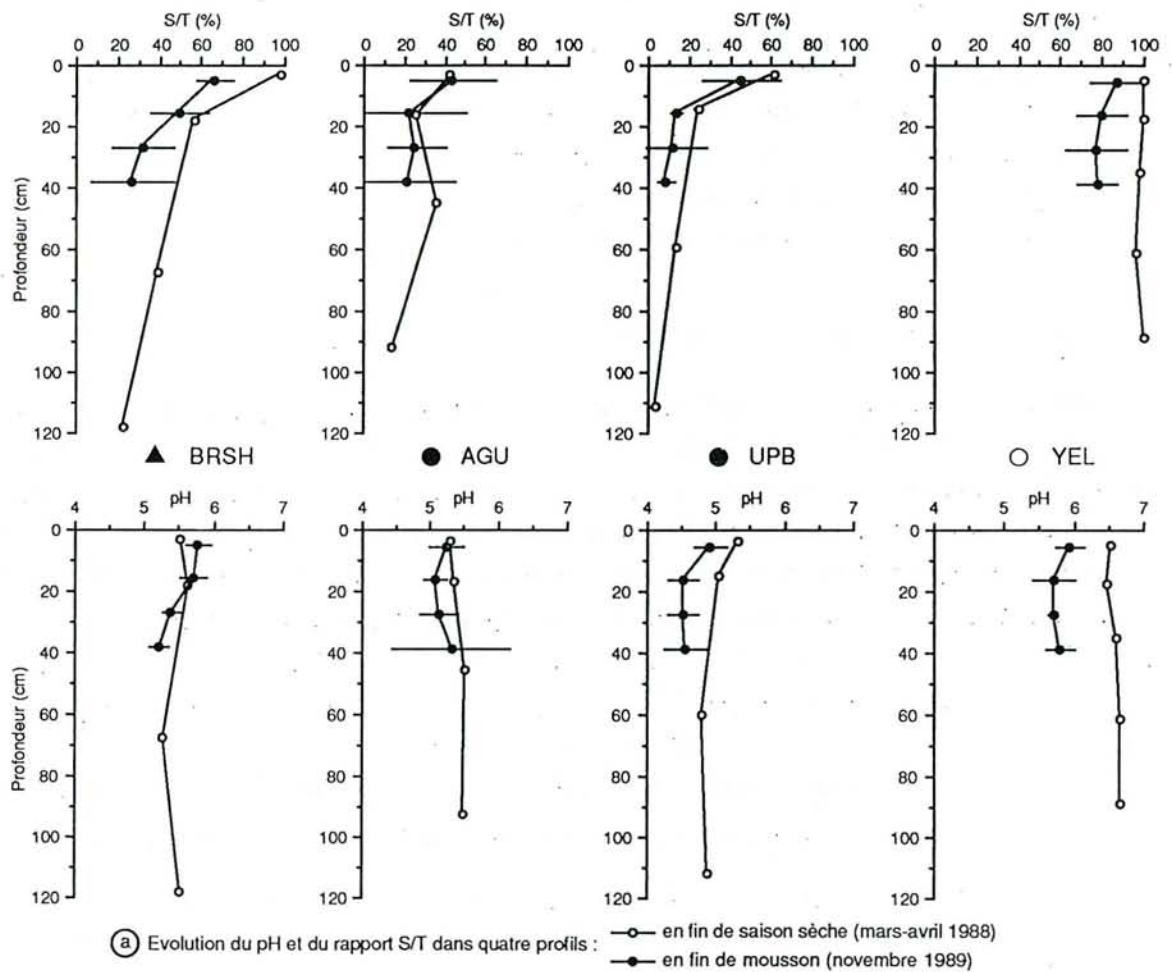
En ne considérant que les horizons de surface, nous avons tenté de relier à un paramètre climatique le rapport $\frac{\Delta(S/T)}{1-S/T_{nov}}$ exprimant la proportion de la C.E.C. libre en fin de la saison des pluies qui est rechargée en fin de la saison sèche, et c'est le rapport de la durée de la saison sèche par la pluviosité qui s'est révélé le mieux adapté (figure 2-6 b). Cela peut s'expliquer si l'on considère que l'intensité de la lixiviation est liée à la pluviosité et que la recharge en bases est d'autant plus perceptible que la saison sèche est longue.

Si l'on étudie à présent les variations interstationnelles de la saturation en bases dans les horizons de surface (mesurée en fin de saison des pluies car la série de prélèvements de novembre 1989 est celle qui offre les meilleures garanties de répétitivité) et dans les horizons de profondeur (mesurée en fin de saison sèche car nous n'avons pas d'autre donnée dans la plupart des stations), on remarque (figure 2-7) :

i) dans les horizons de surface, une remarquable corrélation négative entre le rapport S/T et la pluviosité annuelle ($R^2 = 0,72***$ pour une régression linéaire, $R^2 = 0,78***$ pour une régression parabolique, en excluant trois sites évoqués ci-après), indépendamment ou presque du type de roche-mère,

ii) dans les horizons de profondeur, un effet conjugué de la pluviosité et du type de roche mère sur le rapport S/T, les sols sur gneiss ou charnockite étant moins riches en bases que ceux sur basalte ou grauwacke.

Ces relations sont en conformité avec les résultats de la littérature. Il est bien connu que les sols tropicaux les plus pauvres en bases échangeables sont ceux des régions les plus humides, et on sait aussi que l'effet de la roche mère est d'autant plus atténué que le matériau d'altération est plus ancien.(DABIN, 1984/1985).



(b) Relation entre la recharge en bases de la CEC (à pH 7) entre la fin de la saison des pluies (novembre) et la fin de la saison sèche (mars-avril) dans les horizons de surface, et le rapport de la durée de la saison sèche par la pluviosité. L'absence de répétitions en mars-avril et la forte variabilité spatiale du rapport S/T expliquent sans doute les quelques chiffres négatifs, a priori aberrants.

Figure 2-6. Variations saisonnières du taux de saturation en bases de la C.E.C., plus élevé en fin de saison sèche qu'en fin de saison des pluies.

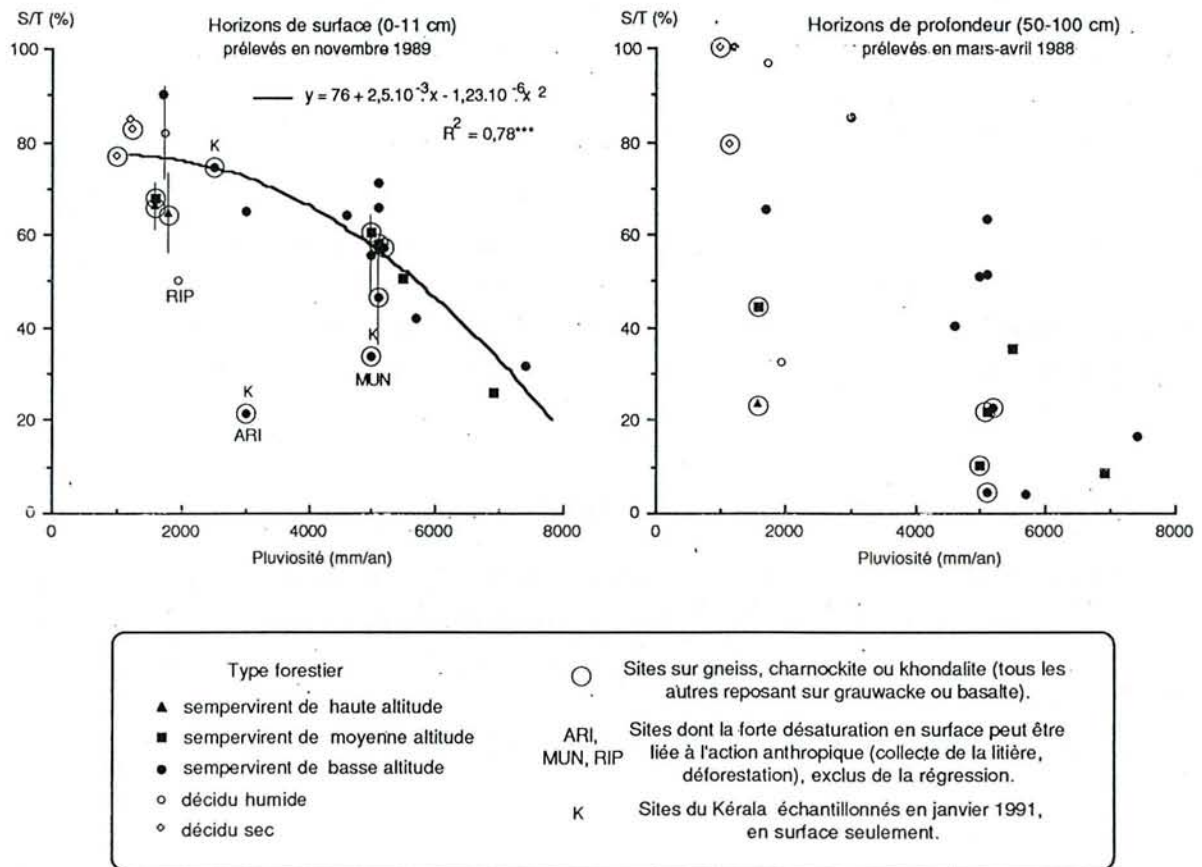


Figure 2-7. Mise en évidence d'une corrélation négative entre le taux de saturation en bases de la C.E.C. et la pluviosité, et d'une relation (dans les horizons B) avec la nature du substrat.

Dans trois sites, le rapport S/T de l'horizon de surface est nettement plus faible que ce que la pluviosité laisse prévoir. Ces trois sites sont précisément ceux où une pression anthropique particulière (cf § 2.2.1 et 2.2.2) est susceptible de modifier ou d'avoir modifié fortement dans le passé, la biodynamique des humus. Dans le site ARI, où la désaturation de la C.E.C. est particulièrement poussée, la litière est systématiquement collectée par les villageois des alentours. Les forêts des deux autres sites résultent de la transformation (totale pour RIP et partielle pour MUN) d'une forêt sempervirente en forêt décidue secondaire. Il est possible que l'appauvrissement en bases du premier sol (RIP) résulte d'une collecte de la litière, qui serait toutefois modérée ou très irrégulière d'une année à l'autre⁴, ou soit l'héritage d'une

⁴Ni les observations, ni l'estimation quantitative effectuée en fin de saison des pluies (cf § 3.1.3.4), ne mettent en évidence des quantités anormalement faibles de litière au sol dans ce site, mais la proximité d'un hameau empêche de repousser entièrement l'hypothèse du soutirage.

déforestation brutale dans le passé, qui aurait alors fortement acidifié le sol : ce phénomène est bien connu en milieu tropical et a été mis en évidence sur certains sols de la crête des Ghâts par BOURGEON (1989). Ces hypothèses ne s'appliquent pas au site MUN, qui est éloigné de toute habitation et n'a pas été entièrement déforesté, mais on peut en revanche envisager un déséquilibre entre la production de litière, diminuée par l'exploitation forestière, et la pluviosité élevée de 5000 mm.an⁻¹.

La richesse en bases des sols de la région d'étude apparaît très élevée dans l'ensemble : plus de la moitié des sols ferrallitiques sont faiblement désaturés dans l'horizon B, et ce jusque sous des pluviosités de 5000 mm.an⁻¹. Concernant les horizons de surface, une comparaison avec les humus forestiers de Côte d'Ivoire étudiés par PERRAUD (1971) est éloquent, car la lixiviation des bases y est beaucoup plus rapide : le rapport S/T décroît de 100 à 10% lorsque la pluviosité passe de 1200 à 2000 mm.an⁻¹.

2.3.4.3 Les éléments acides échangeables

Le cation Al³⁺ est généralement l'élément acide échangeable dominant, mais il peut être localement moins abondant que Mn²⁺. La proportion de ces deux éléments dans la C.E.C. effective (qui est la somme des bases et cations acides échangeables) va jusqu'à 80% dans certains horizons de profondeur, et est d'une façon générale inversement proportionnelle au taux de saturation en bases de la C.E.C. à pH 7 (figure 2-8).

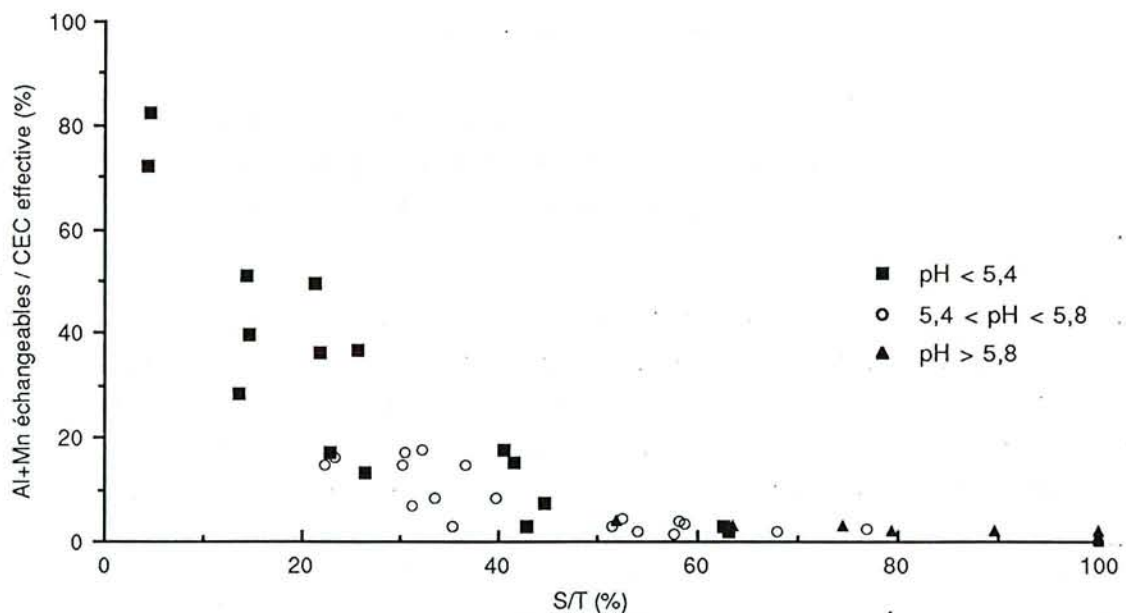


Figure 2-8. Corrélation entre la proportion de cations acides échangeables, le pH et la saturation en bases de la CEC à pH 7.

Il existe naturellement une corrélation, mais assez lâche, entre le pH et les bases et éléments acides échangeables. La figure 2-8 montre que si le pH est supérieur à 5,4 (respectivement 5,8) la saturation en bases de la C.E.C. à pH 7 est supérieure à 20%

(respectivement 50%) et la proportion d'éléments acides échangeables dans la C.E.C. effective inférieure à 20% (respectivement 5%).

2.4 Le pédoclimat

L'effet du couvert végétal sur le microclimat a été brièvement étudié par PASCAL (1984) dans les forêts des Ghâts occidentaux. Des enregistrements de température et de degré hygrométrique à 5 m du sol sous couvert forestier ont ainsi mis en évidence des amplitudes thermiques annuelles et quotidiennes bien plus fortes et des humidités relatives minima nettement plus faibles sous forêt décidue que sous forêt sempervirente (tableau 2-IV).

		type de forêt	
		sempervirent	décidu
température	amplitude des moyennes mensuelles	4°C	8°C
	amplitude des extrema absolus	14°C	38°C
	amplitude moy. du mois le plus sec	6°C	25°C
humidité relative	minimum absolu	36%	9%
	moy.(minima) du mois le plus sec	60%	30%
	moy.(minima) du mois le plus humide	95%	65%

Tableau 2-IV. Effet du type de couvert forestier, sempervirent ou décidu, sur le microclimat (d'après PASCAL, 1984).

Les mesures que nous avons effectuées dans le sol confirment et précisent ce rôle protecteur et régulateur du couvert végétal vis-à-vis de l'humidité et de la température. Ces paramètres constituent, avec l'aération du sol, les trois caractéristiques du pédoclimat, dont le rôle est essentiel vis-à-vis de la biodynamique des humus (BONNEAU, 1979).

2.4.1 Densité apparente et porosité totale du sol

La densité apparente des éléments grossiers varie de 1,3 g.cm⁻³ pour les roches les plus altérées à 2,8 g.cm⁻³ pour les roches saines, à l'exception notable de la quartzite ferrugineuse qui atteint 4 g.cm⁻³ en moyenne. Le tableau 2-V présente une synthèse de ces données.

La connaissance de la densité apparente des éléments grossiers permet de calculer la densité apparente de la terre fine par rapport au volume utile (*i.e.* le poids de terre fine rapporté au volume non occupé par les graviers). Celle-ci présente une très large fourchette de valeurs, si l'on considère l'ensemble des sites d'étude : de 0,45 à 1,4 g.cm⁻³ dans l'horizon de surface (entre 0 et 6 cm de profondeur) et de 0,75 à 1,55 g.cm⁻³ dans l'horizon B (entre 50 et 100 cm).

La figure 2-9 montre que les plus faibles densités apparentes, en surface comme en profondeur, se rencontrent dans les forêts sempervirentes de haute altitude, alors que les plus élevées caractérisent les sols des forêts décidues.

Quartzite ferrugineuse	(BAB)	3,4-4,8
Quartz peu altéré	(BANI)	2,8
Quartz altéré	(AGU)	2,1-2,5
Cuirasse	(ANS, KAN, KOEV, KOSH NIR, RIP, SOM)	2,2-2,8
Gneiss/charnockite (très altéré à sain)	(BRSH, BREV, MAK UPH, VIR)	1,3-2,8
Grauwacke très altéré	(AGU, SOR)	1,3-1,4

Les sites qui ont permis d'établir ces données sont indiqués entre parenthèses.

Tableau 2-V. Densité apparente des principaux types d'éléments grossiers présents dans les sols étudiés.

En fait, la densité apparente est principalement corrélée (négativement) à la teneur en matière organique du sol, notamment dans les horizons de surface ; cela a déjà été remarqué par de nombreux auteurs (HUNTIGTON *et al.*, 1989) et apparaît clairement sur la figure 2-10. On remarque cependant sur cette même figure qu'à teneur en carbone égale, la densité apparente des sols sous forêt décidue est significativement supérieure (de 0,2 g.cm⁻³ en moyenne) à celle des sols sous forêt sempervirente.

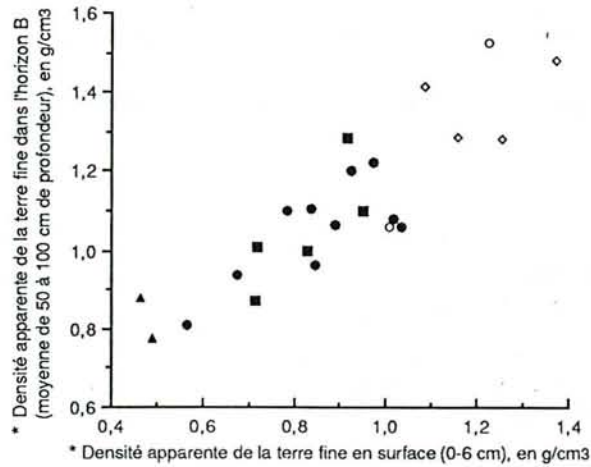
La corrélation négative entre la densité apparente et la teneur en carbone de la terre fine est partiellement due au fait que la densité des matières organiques est inférieure d'environ 60% à celle des matières minérales. Ce léger artéfact disparaît lorsque l'on considère la porosité totale, qui présente néanmoins une forte corrélation positive avec la teneur en matière organique du sol, et qui est manifestement supérieure sous un couvert végétal sempervirent que décidue. La figure 2-11 illustre ces résultats par deux diagrammes légèrement différents :

(a) la porosité totale rapportée au volume non occupé par les graviers, en fonction de la teneur en carbone de la terre fine, fait ressortir une forte corrélation non linéaire⁵ entre ces deux paramètres,

(b) la porosité totale rapportée au volume total, en fonction de la teneur volumique en matière organique, montre que cette corrélation reste bonne lorsque l'on intègre le volume occupé par les graviers, très variable d'un sol à l'autre.

La structure plus compacte du sol sous forêt décidue que sous forêt sempervirente est illustrée par les photos (1-6) de la planche I.

⁵Une étude plus approfondie de cette relation sera effectuée ultérieurement (§ 4.2.1).



* Densité apparente de la terre fine = poids de la terre fine / volume de la terre fine et des vides

Figure 2-9. Densité apparente de la terre fine en surface et en profondeur.

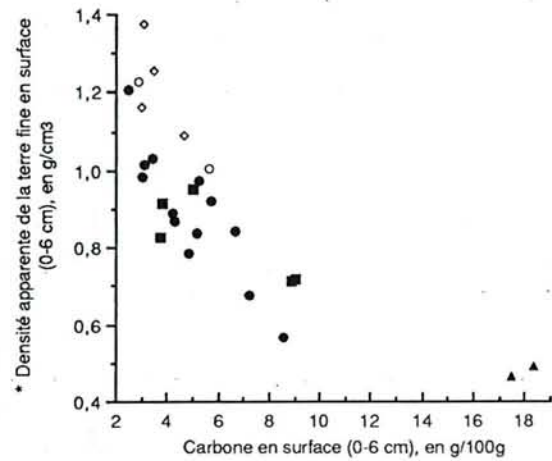


Figure 2-10. Densité apparente de la terre fine en surface, en fonction de sa teneur en carbone.

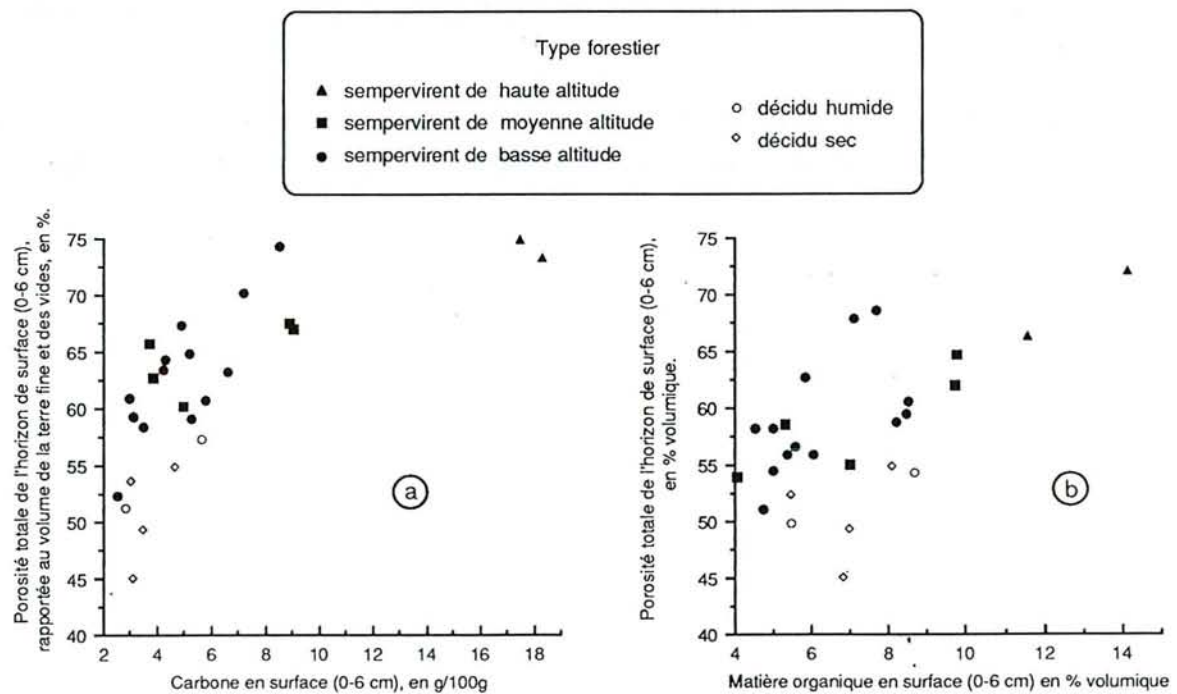
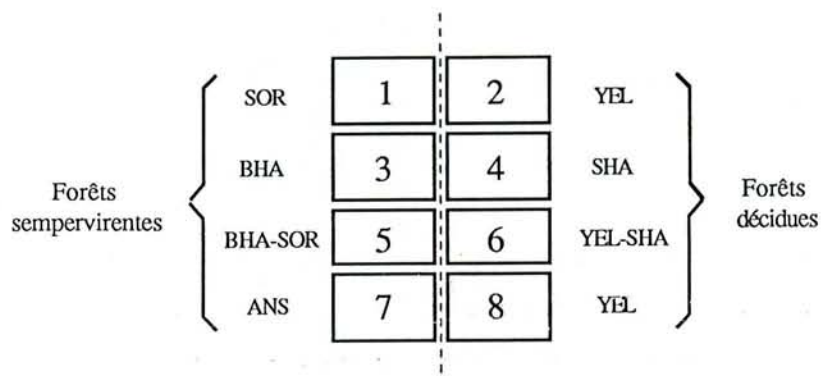


Figure 2-11. Porosité totale de l'horizon de surface rapportée (a) au volume de la terre fine et des vides, (b) au volume total, en fonction de la teneur en matière organique (a) pondérale, (b) volumique.

Planche de photos n° I

Comparaisons morpho- et micromorphologiques des humus sous forêts sempervirente et décidue (en fin de saison sèche).



Les sites SOR et YEL sont soumis à des conditions climato-édaphiques très semblables (même pluviosité, presque même altitude et durée de la saison sèche, même roche-mère). Les différences qui apparaissent entre les humus sont donc essentiellement dues au couvert végétal, sempervirent ou décidu.

(1-6) Morphologie de quelques humus, sur le terrain et sur lame mince. Remarquer l'aspect plus compact des deux humus sous forêt décidue, particulièrement visible en micromorphologie (5-6).

(7-8) Observations micromorphologiques des racines, plus fréquemment en position inter-agrégats sous forêt sempervirente (7) et en position intra-agrégats sous forêt décidue (8).

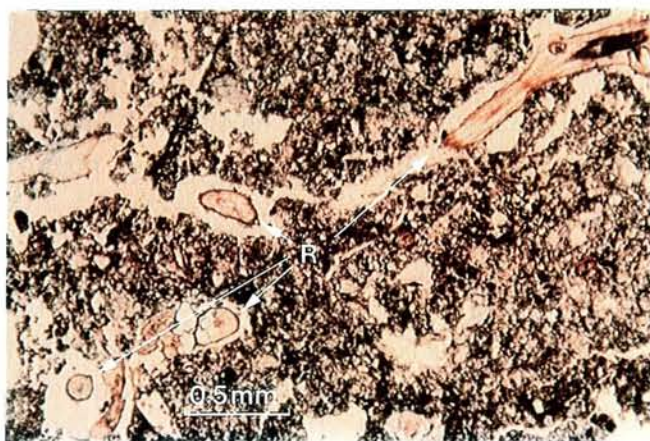
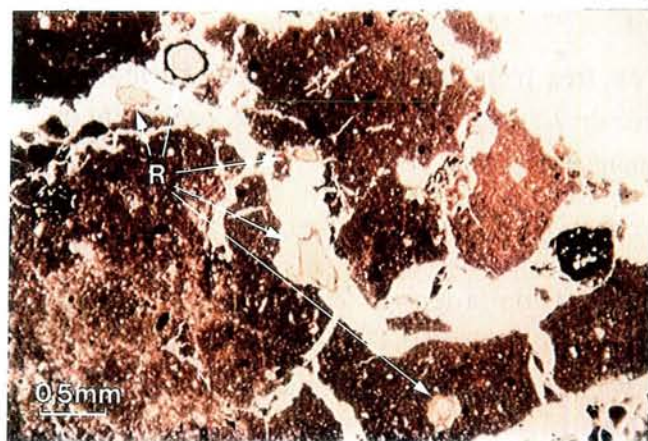
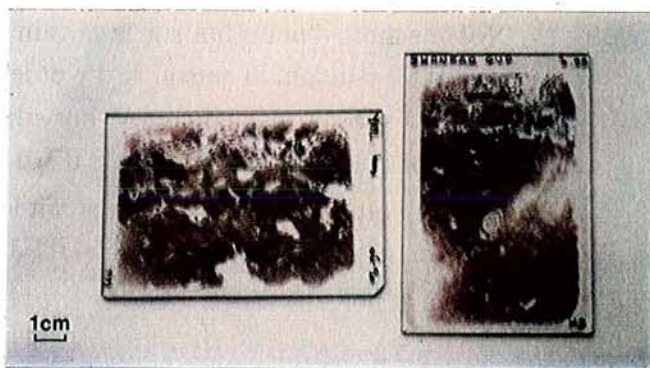
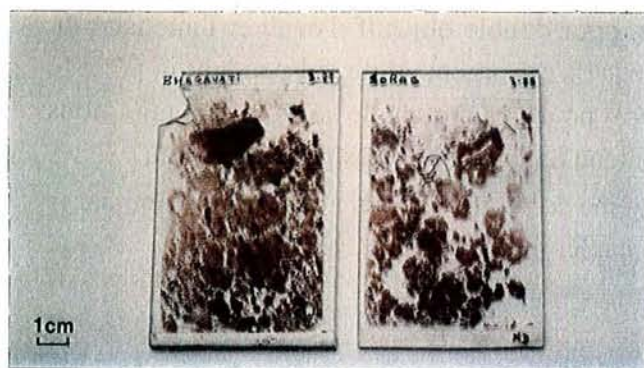


Planche I

2.4.2 Humidité et aération du sol

2.4.2.1 Définition du problème

La dynamique de l'eau du sol varie selon les saisons.

i) L'été, au sens large [juin, juillet, août, (septembre, octobre)], est la période du drainage, lié aux fortes précipitation et renforcé par une évapotranspiration à son plus faible niveau ; les mouvements d'eau sont essentiellement gravitaires et l'humidité du sol reste toujours proche de la capacité au champ.

ii) L'hiver, au sens large aussi [(novembre, décembre), janvier, février, mars, (avril)], est la période du déficit hydrique, caractérisant la saison sèche et dû à des précipitations nulles ou très faibles ainsi qu'à une évapotranspiration à son niveau le plus fort ; les mouvements d'eau sont ascensionnels, via les racines et les capillaires du sol. La vitesse de dessèchement décroît au fur et à mesure que l'humidité du sol se rapproche de celle du même sol sec à l'air (FEODOROFF et RAFI, 1962 ; HALLAIRE, 1961, cités par MERIAUX, 1979).

iii) et iv) L'automne et le printemps sont les périodes de transition, pendant lesquelles la réserve utile en eau se vide et se reconstitue (respectivement), sans qu'il y ait drainage ni déficit hydrique.

Nos mesures d'humidité sur le terrain ont pour double objectif d'évaluer l'intensité du stress hydrique pendant la saison sèche et le risque d'engorgement du sol pendant la période humide. Ne disposant pas de courbe humidité/pF pour des mottes de sol non remanié, nous nous proposons de comparer le volume d'eau contenu dans les cylindres prélevés in situ :

i) au volume d'eau que contiendrait le même échantillon de sol au pF 4,2, estimé par le biais de mesures effectuées sur échantillon remanié,

ii) à la porosité totale.

2.4.2.2 Evaluation de l'humidité au pF 4,2

L'humidité pondérale du sol au pF 4,2 est très bien corrélée à la teneur en matière organique et à la teneur en éléments fins. A partir de 22 échantillons de surface, provenant de toutes les stations d'étude principales, nous obtenons la relation :

$$(1) \quad H_{pF4,2} = 1,94.C + 0,23.(A+LF) - 0,4 \quad R^2 = 0,98 \text{ **/**}$$

où $H_{pF4,2}$, C et A+LF sont exprimés en % du poids de la terre fine, séchée à 105°C. En revanche, la seule relation significative obtenue avec 22 échantillons prélevés en profondeur (1 m environ), dans les mêmes stations, ne fait intervenir que la teneur en éléments fins :

$$(2) \quad H_{pF4,2} = 0,31.(A+LF) + 0,4 \quad R^2 = 0,83 \text{ **}$$

Quant au traitement des 44 échantillons rassemblés, il conduit à une équation légèrement différente de l'équation (1) :

$$(3) \quad H_{pF4,2} = 1,65.C + 0,29.(A+LF) - 0,7 \quad R^2 = 0,94 \text{ **/**}$$

La littérature fournit de nombreuses équations de régression plus ou moins similaires à celles-ci (*e.g.* LAL, 1979, PETERSCHMITT, 1991), dont la comparaison ne sera pas discutée ici. Le principal intérêt de ces relations pour ce travail réside dans la possibilité d'estimer l'humidité pondérale au pF 4,2 de tous les échantillons pour lesquels nous n'avons pas de mesure directe, mais dont nous connaissons la texture et la teneur en carbone.

L'humidité volumique du sol au pF 4,2, déduite de l'humidité pondérale et des densités apparente et réelle de la terre fine, varie dans les horizons de surface (0-6 cm) de nos stations de 18 à 37% de la porosité totale. Cela représente, compte tenu de la porosité totale des horizons, une lame d'eau de 4 à 12 mm pour l'horizon 0-6 cm.

2.4.2.3 Comparaison des humidités de terrain à l'humidité au pF 4,2 et à la porosité totale

La figure 2-12 représente les volumes d'eau présents dans les horizons 0-6 cm des sites d'étude (en % du volume total), à certaines dates étalées sur plusieurs années. Tous les sites d'étude du Karnataka ont été échantillonnés en mars-avril 1988 (sauf deux exceptions : BAB et BANI), août 1988 (une exception : BANI) octobre 1988 et novembre 1989, et les deux tiers d'entre eux l'ont également été en février 1991 ; quant aux trois sites du Kérala, ils n'ont été échantillonnés qu'en janvier 1991. Il est bien évident qu'un nombre aussi restreint de périodes de mesure ne peut nous permettre de reconstituer des profils annuels types de l'humidité du sol en surface. Le fait que les humidités mesurées en novembre 1989 soient souvent supérieures à celles d'octobre 1988, en raison d'un retrait plus tardif de la mousson cette année-là, illustre d'ailleurs clairement l'ampleur potentielle des variations interannuelles. Nous prendrons donc soin de comparer les différents sites sur des périodes de prélèvement semblables ; la durée de chaque tournée de prélèvement étant comprise entre 1 et 3 semaines, les décalages restent modestes par rapport au gradient total de durée de la saison sèche.

L'intervalle de confiance de ces humidités, basées chacune sur les mesures de 2 cylindres de sol de 100 cm³, n'a pu être établi de façon rigoureuse ; nous l'estimons à $\pm 5\%$.

L'effet du type de végétation sur l'humidité du sol apparaît clairement si l'on compare des forêts sempervirentes et décidues soumises à une saison sèche (définie au § 1.2.3.) de durée identique. Pendant la saison sèche, illustrée par les mesures de février, mars et avril, le pF de l'eau du sol sous forêt sempervirente reste proche de 4,2 alors que sous forêt décidue, il est toujours très supérieur à cette valeur (à la seule exception notable du site BANK en avril 1988, qui avait reçu les premières pluies importantes de convection avant notre passage, comme en attestait l'apparition généralisée d'un nouveau feuillage). Les teneurs en eau mesurées en octobre 1988, environ deux semaines après les dernières pluies importantes de mousson, amènent des conclusions semblables : le pF de l'eau du sol sous forêt sempervirente est nettement inférieur à 4,2 alors que sous forêt décidue, il est presque toujours égal ou très proche de 4,2.

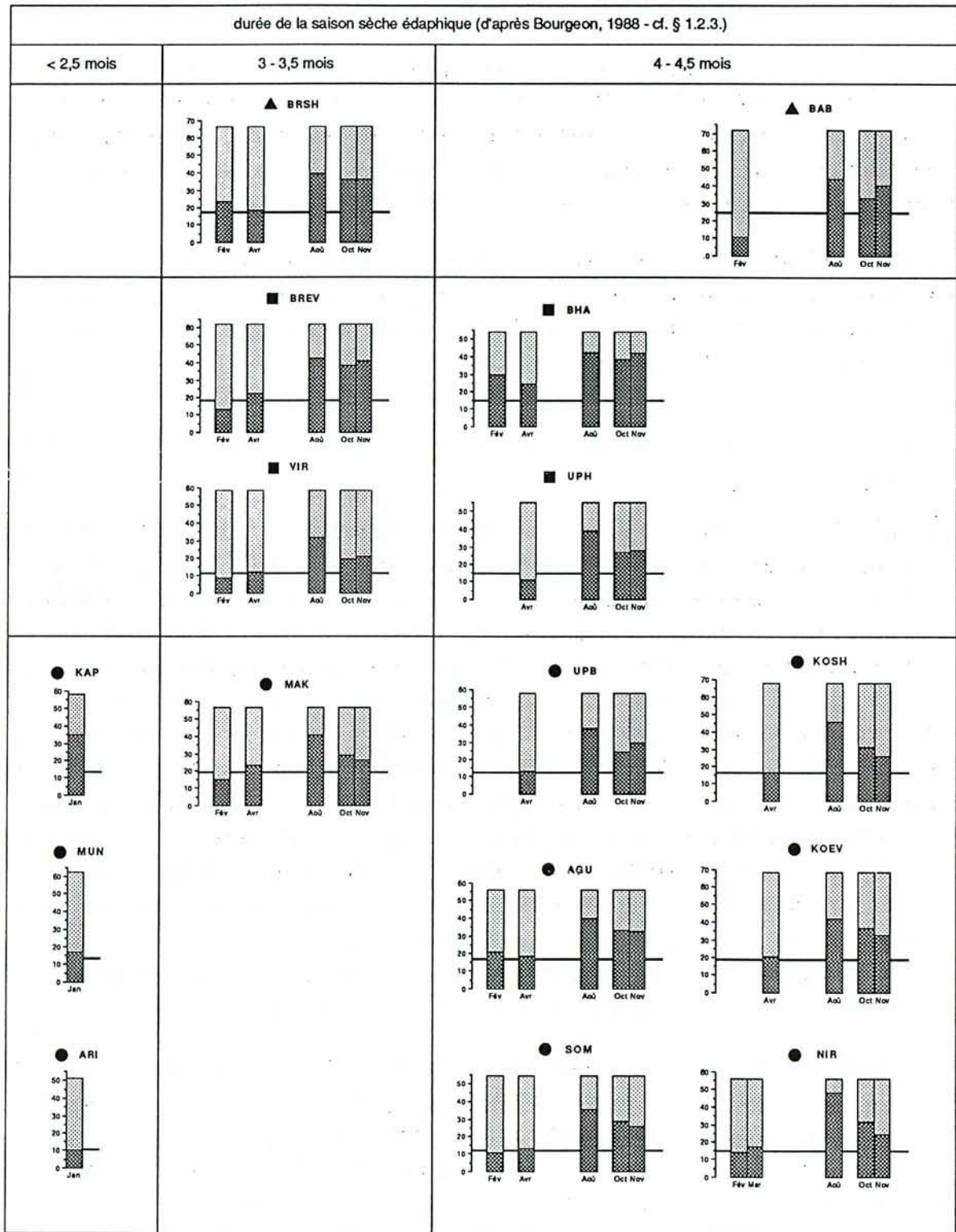


Figure 2-12. Humidités volumiques du sol de surface (0-6 cm) à certaines saisons, comparées à la porosité totale, ainsi qu'à l'humidité au pF 4,2 de cet horizon.

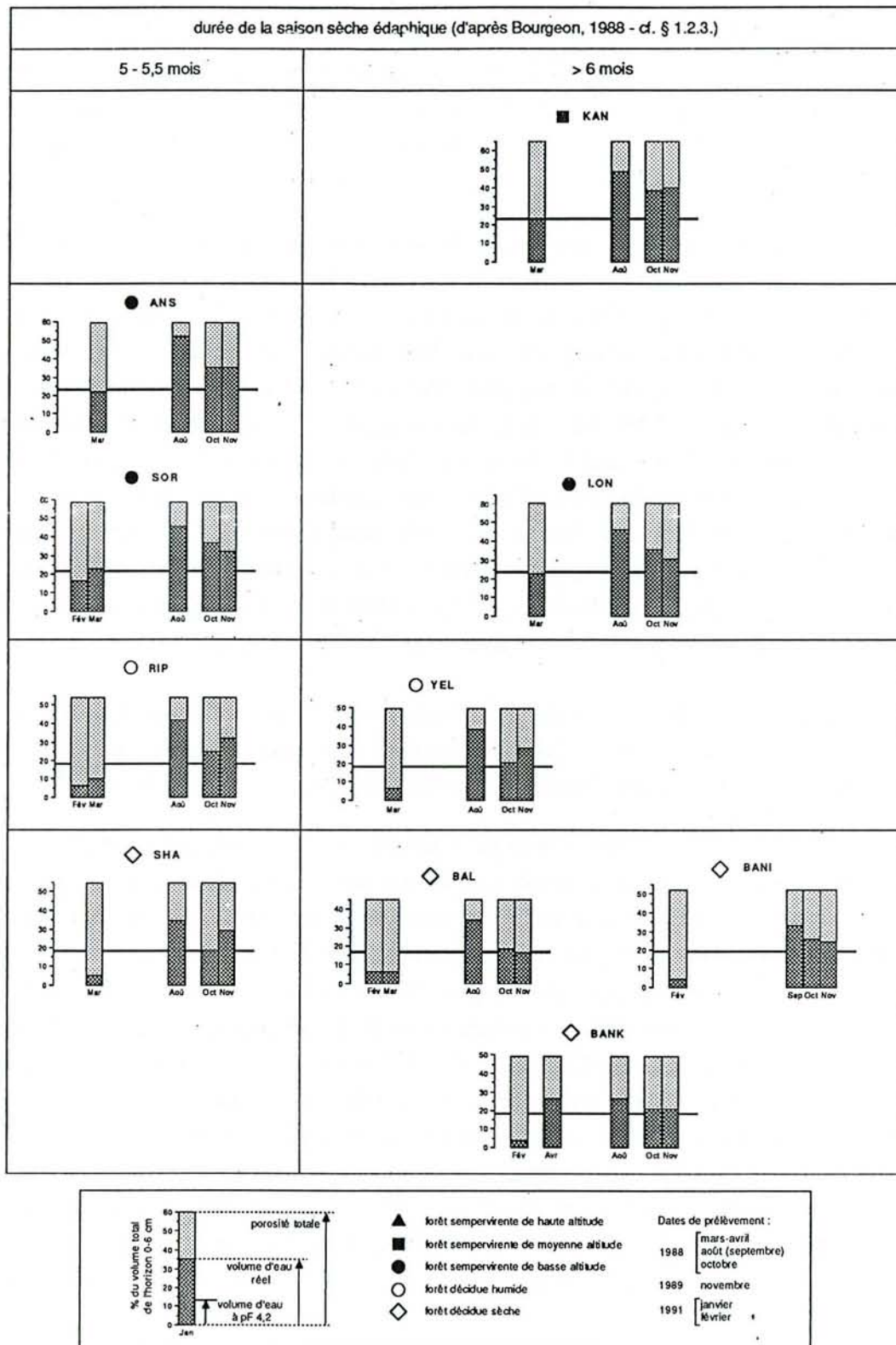


Figure 2-12. (suite)

La durée de la saison sèche ne semble pas avoir d'effet marqué sur l'intensité maximale du dessèchement en surface. En effet, le pF de l'eau du sol sous forêt sempervirente paraît invariablement proche de 4,2 pendant les mois secs (sauf trois exceptions sur lesquelles nous reviendrons), que la durée de la saison sèche soit inférieure à 3,5 mois ou supérieure à 6 mois. De même, le pF atteint au cœur de la saison sèche sous forêt décidue ne semble pas (qualitativement) très différent d'un site à l'autre.

Nous pouvons interpréter ces résultats en admettant que le dessèchement du sol tendrait vers une limite, assez rapidement atteinte en surface après le début de la saison sèche, et que cette limite correspondrait à un pF proche de 4,2 sous le couvert d'une forêt sempervirente et à un pF nettement supérieur sous le couvert d'une forêt décidue. Une fois la limite atteinte, les pertes d'eau dues à l'ETR deviendraient négligeables ou bien seraient entièrement équilibrées par les remontées capillaires. Il est possible également que la corrélation positive entre la teneur du sol en éléments fins et la durée de la saison sèche édaphique (cf. § 2.3.3) contribue à homogénéiser le pF du sol des différentes forêts sempervirentes en fin de saison sèche.

La différence entre les seuils limites des forêts sempervirentes et décidues s'explique assez vraisemblablement par les effets du couvert végétal sur le microclimat, mis en évidence par PASCAL (*ibid.*, cf. l'introduction de ce § 2.4) : l'absence de feuillage entraîne une chute beaucoup plus drastique de l'humidité relative et des hausses de température nettement plus élevées pendant la saison sèche.

Cela est sans doute à l'origine de l'observation micromorphologique illustrée par les photos (7-8) de la planche I : la proportion de radicelles en position inter-agrégats (*versus* intra-agrégats) est relativement plus importante sous forêt sempervirente que sous forêt décidue.

Parmi les sites qui échappent à la règle générale, le plus remarquable porte une forêt sempervirente de moyenne altitude et semble ne jamais connaître de véritable dessèchement du sol (*i.e.* le volume d'eau retenu par le sol est toujours très supérieur à celui qui correspond au pF 4,2). Il s'agit de la station BHA, dont une particularité intéressante est d'être couverte par un peuplement forestier entièrement dominé par *Pæciloneuron indicum*. Cette espèce est normalement inféodée à la proximité des cours d'eau, mais elle forme de vastes peuplements grégaires non ripicoles, entre le 13°05'N et le 13°55'N, pour des raisons encore mal élucidées (PASCAL, 1984) et qu'un régime hydrique du sol particulier pourrait contribuer à éclairer. L'humidité particulièrement élevée de cette station nous était déjà apparue sur le terrain à deux détails : l'abondance atypique d'épiphytes et la présence surprenante de sangsues actives et de vers de terre, pendant les mois les plus secs. L'ensemble de ces observations et de ces mesures nous paraît suffisamment fiable pour attribuer une durée de la saison sèche nulle à cette station, et nous verrons que cela permet d'expliquer un certain nombre de caractéristiques originales de cet humus.

On peut aussi remarquer que parmi les trois sites choisis au Kérala et visités en début de leur courte saison sèche, l'un (KAP) semble retenir beaucoup plus d'eau dans le sol que les autres, la mesure d'humidité étant cohérente avec l'observation de plusieurs sangsues et vers de terre actifs ; il est probable que la durée réelle de la saison sèche soit beaucoup plus courte dans ce site que dans les deux autres du Kérala, mais il est délicat de généraliser les conclusions tirées d'une visite ponctuelle.

Le dernier cas atypique est le site BAB, à forêt sempervirente de haute altitude, dont le pF de l'eau du sol semble anormalement supérieur à 4,2 en février 1991. Nous proposons d'expliquer ce phénomène par la très grande porosité de cet horizon (liée à une teneur très élevée en matière organique) qui faciliterait son dessèchement par une circulation rapide de l'air et/ou empêcherait toute remontée d'eau par capillarité.

Enfin, la figure 2-12 permet de constater l'existence permanente d'un bon volume d'air dans la macroporosité du sol de surface, y compris pendant la mousson, dans toutes les stations.

2.4.2.4 Conclusion

L'estimation proposée par BOURGEON (1988, cf § 1.2.4) de la durée de la saison sèche édaphique ne reflète qu'imparfaitement la réalité, comme l'on pouvait s'y attendre. Les mesures d'humidité du sol que nous avons effectuées mettent notamment en évidence :

- i) une intensité de dessèchement (en termes de pF) nettement plus forte sous forêt décidue que sous forêt sempervirente,
- ii) l'absence de période sèche dans la station BHA, et peut-être dans la station KAP, au lieu de respectivement 4-4,5 et 2-2,5 mois selon l'estimation de BOURGEON (*ibid.*).

A défaut de mesures d'humidité du sol en continu dans chaque site, qui seules permettraient d'évaluer la durée et l'intensité du déficit hydrique annuel, nous conserverons les estimations de BOURGEON (*ibid.*) de la durée de la saison sèche, hormis pour la station BHA où elle sera considérée nulle. Le dessèchement plus intense des sols sous forêt décidue sera simplement gardé en mémoire.

2.4.3 Température du sol

2.4.3.1 Les mesures de terrain

La température du sol a fait l'objet de plusieurs séries de mesures dans les sites d'étude du Karnataka :

- à 110 cm de profondeur, en mars-avril 1988,
- à 25 cm de profondeur, en mars-avril 1988, octobre 1988 et novembre 1989.

De plus, une série de mesures à 25 cm de profondeur a été effectuée en février 1989, sur un grand nombre de stations qui ne correspondent pas forcément aux sites d'étude.

L'étude des régressions linéaires entre les températures mesurées et l'altitude révèle, à l'intérieur du groupe des forêts sempervirentes soumises aux régimes thermiques "Mangalore", "Goa" ou "Agumbe-Silent valley", un très bon coefficient de corrélation pour les mesures faites à la profondeur 110 cm ($r = -0,97$) et de très bons à assez bons coefficients pour les mesures faites à 25 cm de la surface ($r = -0,97$ à $-0,90$). Le rôle protecteur du couvert végétal est mis en

évidence sur la figure 2-13 par le grand écart thermique entre les sols sous forêt décidue et ceux sous forêt sempervirente pendant la saison sèche (lorsque les forêts décidues sont dépourvues de feuillage), et par la réduction de cet écart en fin de saison des pluies (lorsque les forêts décidues sont en feuilles).

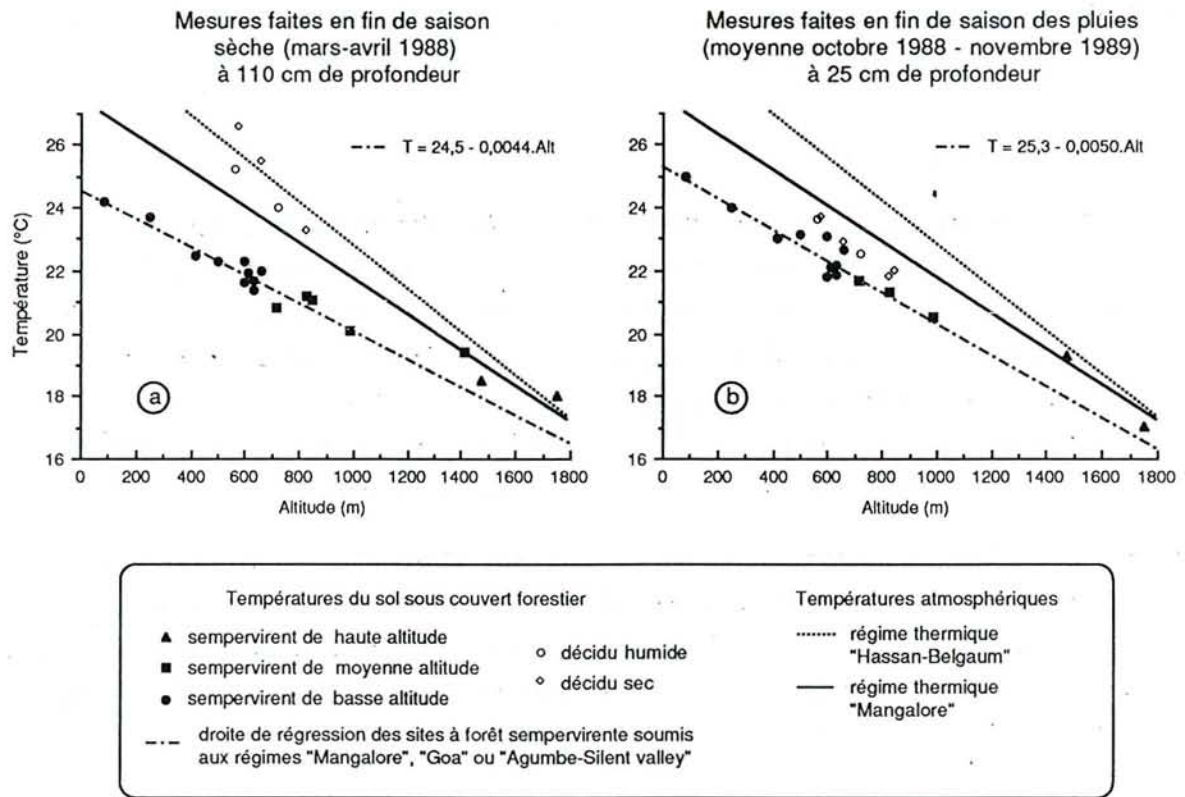


Figure 2-13. Relation entre l'altitude, le type de couvert forestier et les températures du sol mesurées (a) en fin de saison sèche à 110 cm de profondeur et (b) en fin de saison des pluies à 25 cm de profondeur. Comparaison avec les moyennes annuelles des deux principaux régimes thermiques atmosphériques.

Une estimation de la température moyenne du sol peut être réalisée à partir de ces données ponctuelles. Le raisonnement que nous nous proposons d'appliquer à cette fin présente quatre étapes :

- i) une modélisation de la transmission des ondes thermiques dans le sol,
- ii) une modélisation des relations entre les températures mensuelles atmosphériques (minimum, moyenne et maximum) et la température moyenne mensuelle à la surface du sol,
- iii) le calcul, à l'aide de ces modèles et des températures atmosphériques, des températures du sol théoriques correspondant aux mesures que nous avons faites, afin de parfaire les modèles et finalement de les valider,

iv) le calcul, à l'aide de ces modèles et des températures atmosphériques, des courbes représentant les variations mensuelles de la température à la surface du sol, dont on pourra déduire une moyenne et une amplitude.

2.4.3.2 Rappel théorique sur la propagation de la chaleur dans le sol

(d'après HILLEL, 1980)

Si l'on suppose qu'il n'y a de gradient thermique que dans une seule direction (perpendiculaire à la surface du sol) et qu'il n'y a ni source, ni puits de chaleur, la propagation des ondes thermiques dans le sol obéit à l'équation différentielle

$$C \frac{\partial T}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(k \frac{\partial T}{\partial z} \right)$$

où T est la température ($^{\circ}\text{C}$), t le temps (s), z la profondeur (m), C la chaleur volumique ($\text{J}^{\circ}\text{C}^{-1}.\text{m}^{-3}$), k la conductivité thermique ($\text{J}^{\circ}\text{C}^{-1}.\text{s}^{-1}.\text{m}^{-1}$). Si l'on admet ensuite l'hypothèse d'une conductivité thermique constante dans le profil, on a alors

$$\frac{\partial T}{\partial t} = D \frac{\partial^2 T}{\partial z^2}$$

en posant $D = \frac{k}{C}$, qui est la diffusivité thermique ($\text{m}^2.\text{s}^{-1}$). Si l'on suppose cette diffusivité invariable dans le temps, et si l'on admet par ailleurs que les variations de température à la surface du sol obéissent à une loi sinusoïdale en fonction du temps (dont la période est la journée ou l'année, selon l'échelle à laquelle on se place), la solution générale de l'équation différentielle est de la forme

$$T(z,t) = \overline{T} + A_0 e^{-z/d} \sin\left(2\pi \frac{t}{t_r} - \frac{z}{d}\right)$$

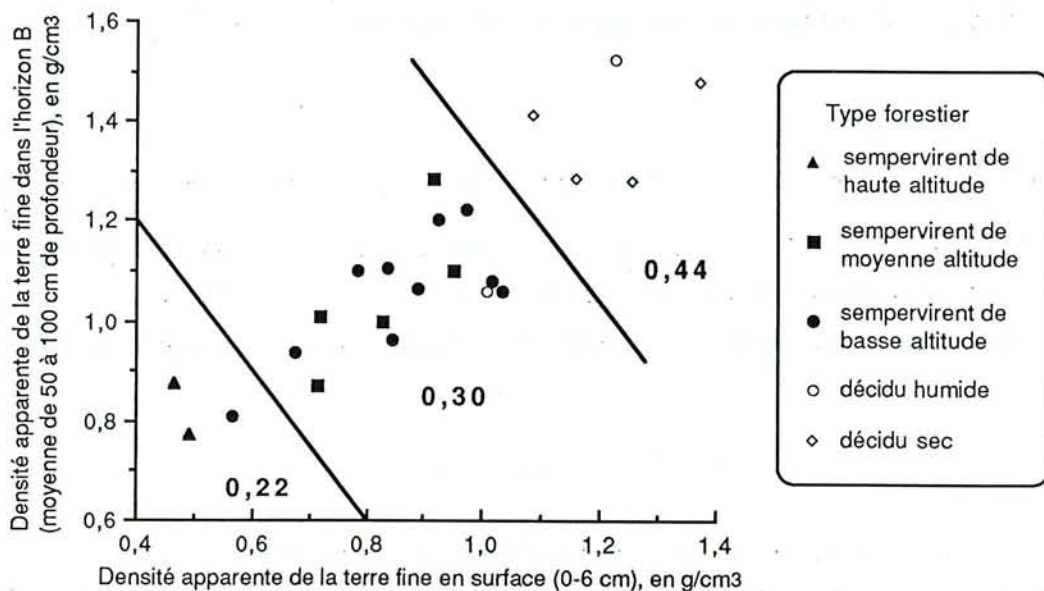
où $\overline{T}$ est la température moyenne, A_0 l'amplitude, t_r la période des fluctuations et d la profondeur d'amortissement. Cette dernière valeur est reliée à la diffusivité thermique du sol et à la période de temps par l'équation :

$$d = \sqrt{\frac{D \cdot t_r}{\pi}}$$

Les hypothèses d'homogénéité spatiale et temporelle des caractéristiques thermiques du sol qui ont été posées pour aboutir à cette solution théorique ne sont malheureusement pas toujours proches de la réalité. En effet, la chaleur volumique (C) et la conductivité thermique (k) dépendent fortement de la porosité totale et de l'humidité du sol. En ce qui concerne la diffusivité thermique, elle croît très rapidement avec l'humidité lorsque celle-ci passe de 0 à 15% (en volume) puis décroît beaucoup plus lentement lorsque l'humectation se poursuit ; elle augmente fortement avec la densité apparente du sol (de 1 à $9.10^{-7} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$ lorsque la densité apparente varie de 0,5 à 1,45 $\text{g}.\text{cm}^{-3}$, avec une humidité volumique d'environ 20%, d'après DE VRIES, cité par HILLEL, *ibid.*). Par ailleurs, l'assimilation des fluctuations quotidiennes et

annuelles de la température à des courbes sinusoïdales peut se révéler également abusive et doit être contrôlée.

Devant la complexité des facteurs déterminant la diffusivité, nous avons adopté une démarche semi-empirique, en choisissant des valeurs compatibles avec les fourchettes et les tendances données par DE VRIES (*ibid.*) et avec l'état physique de nos sols pendant la saison sèche (car la diffusivité interviendra essentiellement dans le calcul de la température à 110 cm de profondeur en fin de saison sèche), puis en vérifiant que ces valeurs n'induisent pas d'aberration dans les résultats. Ainsi, nous avons affecté les diffusivités de $0,22$, $0,30$ et $0,44 \cdot 10^{-7} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ (correspondant à des temps de progression de l'onde thermique entre la surface et la profondeur 110 cm de 35, 30 et 25 jours) en fonction d'un gradient décroissant de la densité apparente, comme le montre la figure 2-14. Les sols les plus tassés sont aussi les plus secs, puisqu'ils correspondent aux forêts décidues, et cela réduit l'écart de diffusivité avec les sols plus légers.



Remarque : les diffusivités de $0,22$, $0,30$ et $0,44 \cdot 10^{-7} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ correspondent à des temps de progression de l'onde thermique entre la surface et la profondeur 110 cm de (respectivement) 35, 30 et 25 jours.

Figure 2-14. Domaines de diffusivité thermique moyenne du sol en fonction des densités apparentes (cf figure 2-9).

L'utilisation de ces diffusivités montre que les fluctuations quotidiennes de températures sont très fortement amorties à la profondeur de 25 cm (réduction d'amplitude supérieure à 90%) ; l'heure de mesure n'a donc pas une grande importance, ce que nous avons pu vérifier sur le terrain. Les fluctuations annuelles, en revanche, ne sont amorties que de *ca* 10% à 25 cm et de *ca* 50% à 110 cm, avec des retards respectifs d'une semaine et d'un mois sur les fluctuations de la surface.

2.4.3.3 Comparaison atmosphère / sol, et modélisation

Nous pouvons maintenant considérer les températures mesurées en mars-avril à 110 cm de profondeur comme étant des moyennes entre les températures de la surface du sol en février-mars et les températures moyennes annuelles de la surface du sol, alors que toutes les températures mesurées à 25 cm de profondeur sont presque égales aux températures de la surface du sol une semaine auparavant. Une coïncidence veut que les températures atmosphériques de février et d'octobre soient égales à (ou peu différentes de) la moyenne annuelle ; il suffit donc de comparer les moyennes atmosphériques annuelles aux mesures de terrain en mars-avril à 110 cm de profondeur et en octobre-novembre à 25 cm de profondeur pour analyser la différence de température entre l'atmosphère et la surface du sol. Cette comparaison, illustrée par la figure 2-13, montre que :

- i) les températures du sol sont presque toujours inférieures aux températures atmosphériques,
- ii) l'écart thermique atmosphère-sol est d'autant plus élevé que le couvert végétal est dense et que l'altitude est faible,
- iii) cet écart est plus prononcé pendant la saison sèche que pendant la saison des pluies dans les forêts sempervirentes.

On peut rendre compte de tous ces résultats en admettant que les principaux facteurs de l'écart thermique atmosphère-sol sont l'interception du rayonnement solaire par la canopée et le rafraîchissement de l'air dû à l'évapotranspiration du système sol-végétation. Nous expliquons ainsi le phénomène altitudinal (ii) car l'évapotranspiration diminue lorsque la température décroît, et la différence entre saison sèche et saison des pluies (iii) car le rayonnement solaire est plus important en saison sèche qu'en saison des pluies.

Nous proposons de formaliser cette interprétation par l'équation :

$$T_{si} = T_{ai} - f C_v R_i (T_{amaxi} - \mu) A_{0i}$$

avec

T_{si} : température du sol en surface au mois i

T_{ai} : température atmosphérique au mois i

$A_{0i} = \frac{T_{amaxi} - T_{amin_i}}{2}$: amplitude thermique atmosphérique au mois i

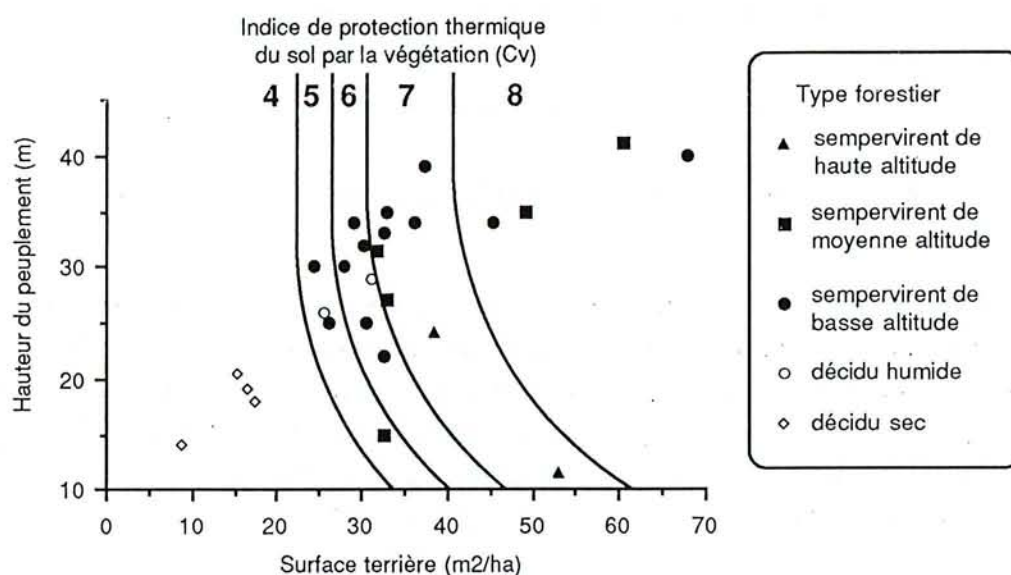
R_i : rayonnement solaire global au mois i (*i.e.* puissance du rayonnement de courte longueur d'onde qui frappe une unité de surface horizontale, exprimée en $\text{kWh.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$)

C_v : "coefficient de protection thermique par le couvert végétal"

f, μ : deux constantes

Les températures atmosphériques mensuelles sont déterminées par l'altitude et le régime thermique (cf. § 1.2.2.). Comme il n'existe pas, sur le terrain, de discontinuité brutale entre les différents régimes thermiques, plusieurs sites placés en zone frontalière se sont vus attribuer un régime égal à la moyenne des deux voisins.

Les coefficients de protection thermique par le couvert végétal (C_v) ont été déterminés par itérations successives, de façon à optimiser la prédiction des températures par le modèle, tout en respectant un ordre relatif compatible avec les caractéristiques du couvert végétal. Pendant la période végétative (de 12 mois dans les forêts sempervirentes et de 7 à 10 mois dans les forêts décidues), C_v varie de 4 à 8 (unités S.I.), par ordre croissant de surface terrière et de hauteur du peuplement, comme le montre la figure 2-15. Dans les forêts décidues en période défoliée, un C_v de 3 a été attribué dans le cas d'une couverture herbacée permanente (sites BANI et BANK) et un C_v de 0 pour les 2 autres forêts décidues sèches (sites BAL et SHA) et de 1 pour les 2 forêts décidues humides (sites YEL et RIP) dont le sol n'est protégé du rayonnement solaire que par la litière.



Remarque : l'existence d'une végétation basse (arbustive ou herbacée) dans les forêts décidues sèches explique que leur C_v ne descende pas en dessous de 4.

Figure 2-15. Relation entre le coefficient de protection thermique du sol par la végétation (C_v) en période de feuillaison et la structure (surface terrière et hauteur, cf figure 2-2) du peuplement forestier.

Les constantes f et μ ont été déterminées de façon entièrement empirique, avec la contrainte de toujours maintenir le produit $f C_v R_i (T_{\text{amax}_i} - \mu)$ inférieur à 1, car nous supposons que la température du sol ne peut être inférieure à la température minimale atmosphérique ($T_{\text{amin}_i} = T_{\text{ai}} - A_{0i}$). On obtient : $f = 2.10^{-3}$ $\mu = 14,1^\circ\text{C}$

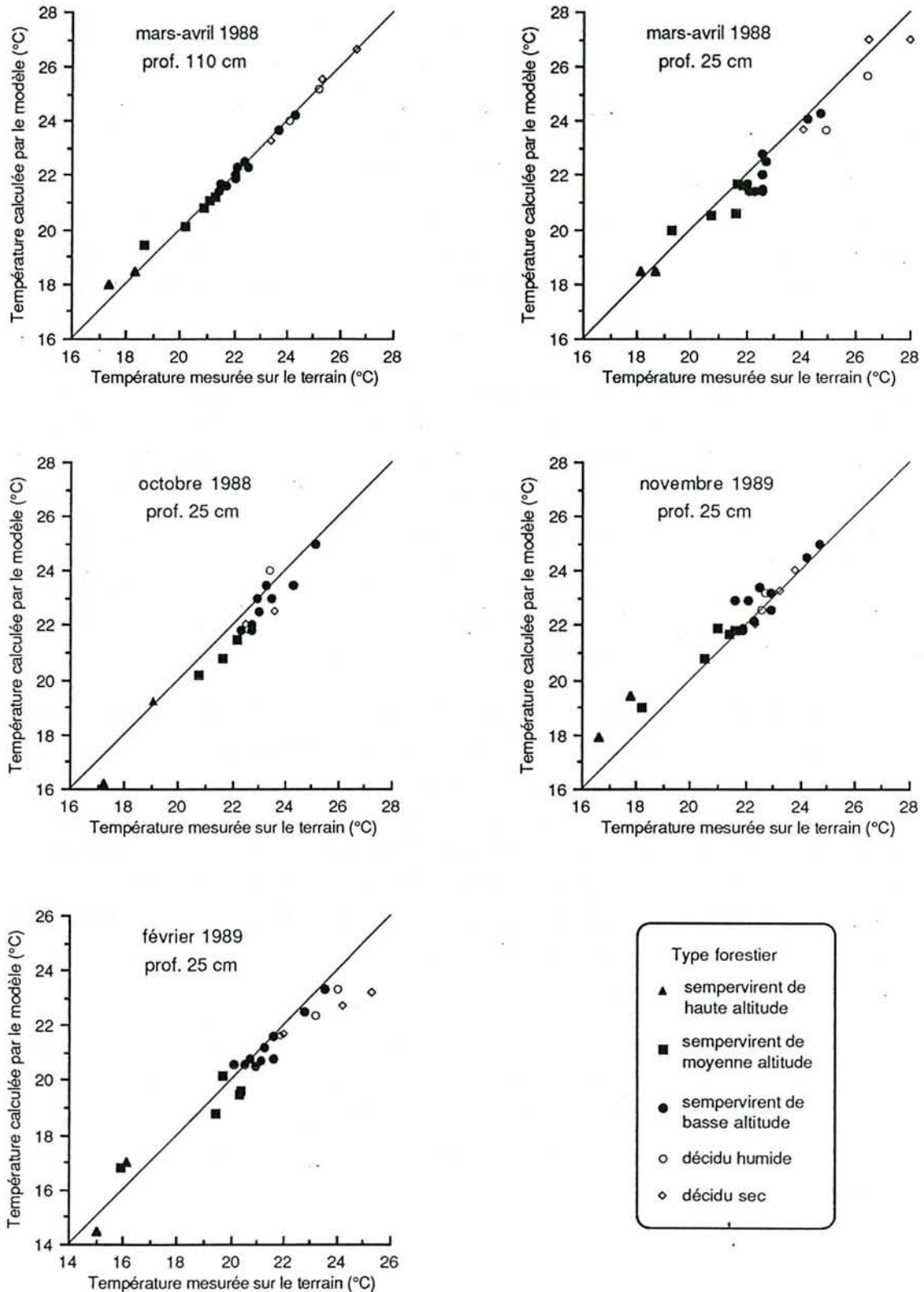


Figure 2-16. Concordance entre les températures mesurées saisonnièrement sur le terrain et celles prédites par notre modèle.

2.4.3.4 Validation du modèle

Les températures atmosphériques moyennes calculés au § 2.2.2. se réfèrent à la période 1941-1966, pour laquelle nous disposons de la meilleure base de données actuellement disponible. La compilation des données météorologiques en 1988 et 1989, accessibles pour un nombre restreint de stations, révèle des différences significatives avec cette moyenne 1941-1966, dont nous avons tenu compte pour la validation du modèle.

La comparaison des températures mesurées sur le terrain et des températures équivalentes fournies par le calcul est illustrée par la figure 2-16. La concordance est excellente pour la série de mesures effectuée à 110 cm de profondeur (la moyenne de l'écart Δ [calcul-mesure] est de $-0,05^{\circ}\text{C}$ et son écart type est de $0,2^{\circ}\text{C}$) et elle reste bonne pour les séries de mesures effectuées à 25 cm de profondeur (avec un Δ dont la moyenne varie de $-0,4$ à $0,5^{\circ}\text{C}$ et l'écart type de $0,4$ à $0,7^{\circ}\text{C}$). Compte tenu des incertitudes pesant sur les mesures faites au thermomètre ($\pm 0,15^{\circ}\text{C}$), sur les températures atmosphériques mensuelles ($\pm 0,3^{\circ}\text{C}$) et hebdomadaires ($\pm 0,3^{\circ}\text{C}$, perceptible à 25 cm de profondeur seulement), ainsi que sur le rayonnement solaire (estimé à partir de valeurs antérieures à 1988 et enregistrées dans peu de stations), ces écarts entre valeurs calculée et mesurée de la température du sol ne paraissent pas du tout excessifs.

Nous avons vérifié par ailleurs que pour toute série de mesures et tout couple (X,Y) de stations, une différence supérieure à 1°C entre les températures calculées ($T_{\text{calX}} - T_{\text{calY}}$) implique une différence positive entre les températures mesurées ($T_{\text{mesX}} - T_{\text{mesY}}$).

Remarquons que les températures des stations AGU, KOSH et KOEV n'ont pas été calculées à partir du régime thermique "Agumbe-Silent valley" (typique de la crête des Ghâts) auquel sont théoriquement soumis ces sites. Si tel avait été le cas, les températures prédites pour mars-avril à la profondeur 110 cm auraient été inférieures de 2°C aux valeurs mesurées, ce qui est une différence très forte en regard des écarts de l'ordre de $0,2^{\circ}\text{C}$ que l'on relève dans tous les autres sites. L'utilisation du régime "Mangalore" n'aurait pas été satisfaisante non plus car l'écart aurait alors été de 1°C dans l'autre sens. Nous avons finalement affecté un régime intermédiaire entre "Agumbe-Silent valley" et "Mangalore" pour ces trois sites, et ce choix s'est révélé satisfaisant vis-à-vis de toutes les températures de contrôle.

Dans les trois sites du Kérala, le même modèle s'est révélé capable de prédire correctement les températures mesurées en janvier 1991 à 25 cm de profondeur, à condition de prendre en compte la situation en crête du site KAP (effet semblable à celui relevé à AGU) et l'évolution du régime thermique "Allepey-Mangalore" aux latitudes les plus méridionales (*i.e.* une augmentation de la moyenne de janvier de 1 à $1,5^{\circ}\text{C}$ et une augmentation moitié moindre de la moyenne annuelle).

2.4.3.5 Résultats

Nous disposons finalement d'une courbe annuelle des températures à la surface du sol pour chacun de nos sites d'étude. La figure 2-17 illustre le rôle du couvert végétal vis-à-vis du régime thermique dans le sol : environ 4°C d'écart, pendant la saison sèche, entre les moyennes

mensuelles d'un sol sous forêt sempervirente et d'un sol sous forêt décidue, à température atmosphérique égale.

Les différences de régime thermique entre les sols des forêts sempervirente et décidue sont en fait bien plus considérables si l'on tient compte des variations nycthémérales. Nous n'avons pu reconstituer précisément ces variations, faute d'enregistrements continus sur des périodes de 24 heures, mais leur ordre de grandeur pendant la saison sèche est reflété par l'écart thermique que nous avons mesuré en mars-avril 1988, entre la profondeur de 25 cm et la surface. Cet écart était proche de 1°C dans toutes les forêts sempervirentes, mais supérieur à 5°C et atteignant 12°C dans les forêts décidues, défoliées à cette époque (les horaires de mesure s'étalant entre 11h et 16h dans les deux types de milieu). Ce résultat est à rapprocher des amplitudes thermiques diurnes de l'air à 50 cm du sol, que PASCAL (*ibid.*) a mesurées dans une forêt sempervirente et une savane adjacente, et qui étaient supérieures de 12°C en moyenne dans la savane.

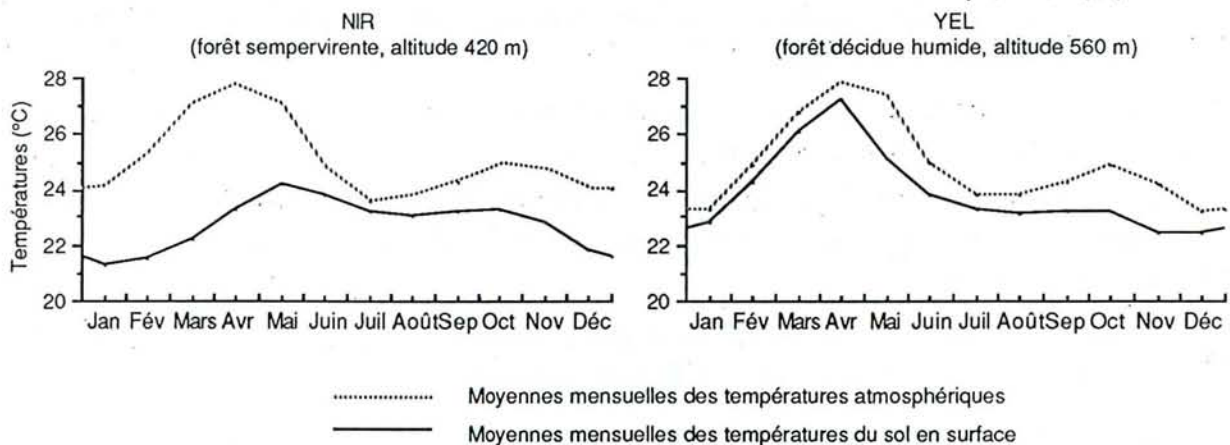


Figure 2-17. Régimes thermiques de la surface du sol : relation avec le régime thermique atmosphérique et le couvert forestier.

Il nous paraît difficile d'estimer l'intervalle de confiance dont il faut entourer la moyenne annuelle de la température du sol, déduite des valeurs mensuelles précédemment calculées. D'après le test de comparaison des stations 2 à 2 que nous effectués au cours de la validation, il paraît logique d'admettre qu'une différence de 1°C entre les moyennes annuelles calculées de la température du sol de deux stations est significative d'un écart thermique réel allant dans le même sens.

2.5 Conclusions

La description détaillée des facteurs du milieu dans nos sites d'études a d'abord permis de rappeler les différences fondamentales qui séparent les forêts sempervirentes des forêts décidues.

i) Les faibles pluviosités, jointes à une longue saison sèche, sont à l'origine des formations forestières décidues (non secondaires) et de certaines caractéristiques des sols : présence de minéraux argileux de type 2/1 et forte saturation en bases du complexe d'échange.

ii) L'intensité du déficit hydrique du sol pendant la saison sèche est nettement renforcée par l'absence du couvert végétal.

iii) La différence de régime thermique atmosphérique entre la zone humide à forêts sempervirentes et la zone sèche à forêts décidues (*i.e.* des températures plus élevées et plus contrastées dans la zone sèche) est considérablement amplifiée au niveau du sol, selon la présence ou l'absence d'une couverture végétale pendant la saison sèche.

iv) Les sols sous forêt décidue sont moins poreux que ceux sous forêt sempervirente, à teneur en matière organique égale.

v) Le système racinaire des forêts décidues est moins dense que celui des forêts sempervirentes dans l'horizon de surface.

vi) Les biomasses végétales aériennes des forêts décidues humides sont plutôt inférieures à celles des forêts sempervirentes et celles des forêts décidues sèches sont nettement plus faibles.

vii) Il y a tout lieu de penser que les apports organiques au sol, épigés et hypogés, sont plus faibles sous forêt décidue que sous forêt sempervirente.

L'ensemble des forêts sempervirentes est quant à lui soumis à des conditions du milieu très diversifiées.

i) La fourchette des pluviosités rencontrées est très large et il existe une forte corrélation négative entre ce facteur et le taux de saturation de la C.E.C. dans le sol de surface (alors qu'en profondeur, la nature de la roche mère intervient aussi).

ii) Plus ou moins indépendamment du gradient pluviométrique existe aussi un fort gradient de durée de la saison sèche, mais celui-ci ne semble pas modifier l'intensité maximale du déficit hydrique dans le sol. Une station au moins (BHA) ne semble pas connaître du tout de saison sèche édaphique.

iii) La diversité des roches-mères et des évolutions géomorphologiques entraîne des textures du sol très variées.

iv) La fourchette des températures moyennes annuelles est très large ; elle est principalement liée aux gradients altitudinaux, mais la température du sol est sensible à la plus ou moins bonne fermeture du couvert végétal.

3 Biodynamique des humus

Ce chapitre aborde les mécanismes d'humification de la matière organique, avec pour objectif *in fine* de mettre à jour les facteurs qui déterminent l'accumulation de matière organique dans le sol. Nous distinguerons deux étapes dans le processus complexe d'humification :

- i) la décomposition, physique et chimique, des tissus et molécules d'origine végétale,
- ii) la formation et l'évolution de composés humiques, à partir de ces produits de dégradation.

Chacune de ces deux étapes, surtout la première, est accompagnée d'une minéralisation partielle de la matière organique.

La distinction de ces deux types de processus, très imbriqués dans la réalité, a guidé notre plan pour plusieurs raisons. La décomposition est le processus majeur de transformation des matières organiques jeunes, elle domine l'évolution de la litière (et de la rhizosphère), tout en se poursuivant dans le sol, mais plus lentement en général, et enfin, elle est essentiellement sous contrôle de l'activité biologique. En contraste, la formation de composés humiques est d'autant plus importante que les substrats énergétiques faciles à minéraliser ont disparu, elle se produit principalement dans le sol (au moins dans les humus de type mull, que l'on rencontre toujours en milieu tropical), et enfin, elle comprend un grand nombre de réactions chimiques indépendantes de toute activité enzymatique.

Le lecteur s'étonnera peut être de ne pas trouver d'étude de la minéralisation, qui est une approche logique et classique de la biodynamique des matières organiques. Cette étude a été réalisée, mais avec un nombre de répétitions insuffisant pour obtenir des résultats originaux valables. Nous ferons donc référence aux données bibliographiques dans ce domaine, lorsque cela sera nécessaire.

3.1 Décomposition des matières organiques fraîches

3.1.1 Identification des principales voies de biodégradation

3.1.1.1 Revue bibliographique des organismes décomposeurs efficaces

L'efficacité des organismes vis-à-vis de la décomposition se juge à la quantité de matières organiques qu'ils ingèrent, à l'importance des transformations qu'ils leur font subir et à tous les effets indirects qui favorisent ou non une biodégradation ultérieure plus poussée par d'autres organismes.

Une attention particulière est apportée à la capacité de transformer certaines matières organiques végétales à la fois abondantes et très récalcitrantes à la biodégradation, les plus importantes étant la lignine (LA CARO et RUDD, 1985 ; LAISHRAM et YADAVA, 1988 ; MELLILO *et al.*, 1989 ; UPADHYAY *et al.*, 1989) et les pigments bruns, complexes tanninsprotéines formés à la mort des cellules végétales, dont l'importance a été largement démontrée pour certaines litières tempérées, du hêtre notamment, (KING et HEATH, 1967 ; NICOLAI, 1988 ; TOUTAIN, 1987) et pourrait concerner des espèces tropicales (PALM et SANCHEZ, 1990).

LAVELLE *et al.* (1991) rappellent qu'au moins 80%, et généralement plus de 95%, du CO₂ libéré lors de la décomposition des matières organiques proviennent de la respiration des organismes, dont 80 à 95% sont attribuables aux seuls micro-organismes. La mésofaune et la macrofaune jouent toutefois un rôle important en modifiant le micro-environnement physico-chimique de ces apports et les rendent plus ou moins accessibles à la microflore. Les vers de terre et les termites sont généralement considérés comme les principaux, sinon les seuls, groupes de la pédofaune capables de modifier nettement la dynamique de l'humus en milieu tropical, en raison de leur capacité à consommer et transformer chimiquement de grandes quantités de matière organique, ainsi qu'à modifier la structure et la porosité du sol et à réaliser d'importants transports de matériaux latéraux et verticaux (LEE¹, 1990 ; LAVELLE *et al.*, *ibid.*). L'activité d'autres décomposeurs de la litière, tels que les diplopodes, les collemboles et les acariens, est fréquemment mentionnée dans la littérature, mais leur biomasse est faible et leur fragmentation du matériel végétal a des conséquences mineures pour la dynamique de la matière organique.

La microflore sera considérée de façon globale, en ne distinguant que les champignons des bactéries.

Les champignons sont susceptibles de contribuer fortement à la biodégradation des matières organiques végétales les plus récalcitrantes : d'une part, ils seraient plus efficaces que les bactéries pour décomposer la lignine (MOUREAUX et BOCQUEL, 1973), d'autre part les

¹Cet auteur précise que les fourmis sont également susceptibles de jouer un rôle significatif dans les sols tropicaux, en raison de leurs fortes densités, mais qu'il n'existe pas assez d'études à leur sujet pour l'affirmer.

champignons basidiomycètes de type "pourriture blanche" sont particulièrement efficaces pour dégrader les pigments bruns des feuilles mortes (REISINGER *et al.*, 1978) et leur importance potentielle dans la litière a déjà été mise en évidence dans des forêts tropicales du Cameroun (ANGUE ABANE, 1988).

Les vers de terre sont classés d'après leur alimentation et la profondeur de sol qu'ils exploitent, selon une typologie élaborée par BOUCHE (1971), puis affinée par LAVELLE (1981) :

- i) les vers épigés, qui vivent et se nourrissent dans la litière,
- ii) les vers anéciques, qui ingèrent de la litière en surface et du sol plus en profondeur, assurant ainsi une fonction efficace de brassage organo-minéral, et que l'on peut subdiviser en épi-anéciques (vivant principalement à la surface du sol) et en anéciques vrais (vivant principalement dans l'horizon organo-minéral),
- iii) les vers endogés, qui vivent et se nourrissent dans le sol, et sont subdivisés en endogés polyhumiques (vivant dans les horizons de surface et ingérant sélectivement un substrat riche en matière organique), endogés mésohumiques (vivant dans les horizons de surface mais n'opérant pas de sélection du matériel ingéré) et endogés oligohumiques (vivant en profondeur, dans un substrat pauvre en matière organique).

Les vers de terre anéciques sont peu abondants dans les forêts tropicales : en général moins de 5% de la biomasse totale de vers de terre (LAVALLE, 1983), à l'exception de la forêt amazonienne de San Carlos de Rio Negro où ils en constituent 30% (NEMETH, 1981, citée par LAVALLE, *ibid.*). Par conséquent, les prélèvements de litière par les vers de terre sont modestes dans ces forêts, bien qu'aucune mesure précise n'ait été faite pour le confirmer. Dans la savane de Lamto, une biomasse moyenne de 49 g(pf).m⁻² de vers de terre, essentiellement endogés, n'ingère que 18 g.m⁻².a⁻¹ de litière sèche (LAVALLE, 1978).

Les vers de terre effectuent en revanche un brassage considérable de la matière organique du sol : la même population de vers de terre de Lamto ingère environ 100 kg.m⁻².a⁻¹ de sol sec (équivalant à une épaisseur de sol d'environ 10 cm), contenant 1450 g.m⁻² de matière organique. L'étude détaillée du ver de terre endogé mésohumique *Millsonia animala*, très abondant dans la savane de Lamto, a permis de mettre en évidence les mécanismes suivants :

- i) dans un premier temps, le passage de la matière organique dans le tube digestif des vers de terre stimule fortement l'activité minéralisatrice de la microflore, qui semble alors capable de digérer une matière organique plus complexe, pour son profit et pour celui du ver de terre (BAROIS et LAVALLE, 1986) ; l'assimilation de carbone par le ver de terre reste cependant faible puisqu'elle serait de l'ordre de 2 à 9% du carbone ingéré, selon deux mesures différentes effectuées par MARTIN (1991) et LAVALLE (1978) ;
- ii) dans un second temps, la structure compacte des déjections de vers de terre protège partiellement la matière organique enfermée de la consommation par la microflore. MARTIN (*ibid.*) montre, à partir d'incubations en laboratoire, que le ralentissement de la minéralisation dans les turricules est tel que ce ver de terre a probablement un effet globalement protecteur vis-à-vis de la matière organique du sol.

Un résultat différent est obtenu par CHESHIRE et GRIFFITHS (1989) en faisant incuber de l'herbe marquée au ^{14}C et mélangée à de la terre, avec ou sans vers de terre : au bout de 6 mois ou d'un an, il reste plus de ^{14}C dans les témoins que dans les pots contenant les vers.

Cependant, d'une façon générale, les vers de terre contribuent fortement à l'agrégation du sol (BLANCHART *et al.*, 1989, 1990), et plusieurs études ont montré que la matière organique contenue dans les agrégats était relativement protégée de l'action minéralisatrice de la microflore (ADU et OADES, 1977 ; GREGORICH *et al.*, 1989).

Les termites sont traditionnellement classés d'après leur alimentation, la microflore symbiotique qu'ils utilisent pour digérer les aliments, et éventuellement leur mode de nidification. La classification la plus simple et la plus employée se borne à distinguer :

- i) les termites de la famille des Macrotermitinæ, *alias* termites champignonnistes, qui prélèvent le bois ou le matériel foliaire de la litière et le font pré-digérer par des champignons (du genre *Termitomyces*) qu'ils élèvent dans des meules fongiques,
- ii) tous les autres termites consommateurs de la litière, couramment appelés termites xylophages² car ils s'attaquent presque exclusivement au bois mort, malgré la confusion que ce nom peut entraîner avec les champignonnistes,
- iii) les termites humivores, qui se nourrissent de matière organique déjà partiellement humifiée, dans l'horizon organo-minéral.

Ces catégories sont très spécifiques des termites. Par souci d'homogénéité, on peut établir une correspondance avec les catégories définies pour les vers de terre, qui sont applicables à toute la pédofaune (LAVELLE, 1983). Ainsi, les termites champignonnistes sont tous anéciques, les xylophages peuvent être classés comme épigés si leur nid est construit à la surface du sol ou dans les arbres (les nids finissant un jour par retomber dans la litière) ou anéciques si leur habitat est souterrain, et les humivores sont endogés, dont certains au moins sont polyhumiques (*e.g.* *Thoracotermes macrothorax*, étudié par GARNIER-SILLAM, 1987).

Les termites lignivores (champignonnistes et xylophages) jouent un rôle de premier plan vis-à-vis de la disparition de la litière en milieu forestier tropical, comme le montrent quelques estimations quantitatives de leur consommation : 50% des apports annuels épigés dans la cuvette zaïroise (MALDAGUE, 1964), 35% des apports pour les espèces australiennes (LEE et WOOD, 1971), 24-32% des apports foliaires et la quasi totalité des apports de bois en Malaisie (MATSUMOTO et ABE, 1979 ; ABE, 1980), 25 à 65% de la perte de poids d'échantillons foliaires placés dans des filets au Zaïre (MALAISSE *et al.*, 1975).

L'importance particulière des termites champignonnistes est mise en avant par un certain nombre d'études. COLLINS (1981) et BUXTON (1981) leur attribuent la quasi-totalité de la disparition des branches mortes dans une savane guinéenne du Nigéria et dans un peuplement arbustif sec du Kenya, ce que JONES (1990) généralise à l'échelle de toute l'Afrique sèche et à tous les types de litière. Les études approfondies de la décomposition de la litière par les

²Les termites moissonneurs, qui se nourrissent de débris herbacés, ne seront pas mentionnés dans notre étude, restreinte aux milieux forestiers.

termes dans la forêt sempervirente de Pasoh (Malaisie) montrent que quelques espèces champignonnistes (*Macrotermes malaccensis* et *Odontotermes spp.*) jouent un rôle très dominant vis-à-vis de la consommation du bois (ABE, 1980) et qu'une seule espèce champignonniste (*Macrotermes carbonarius*) participe pour 95% des prélèvements de la faune dans les feuilles (MATSUMOTO et ABE, 1979). ABE (*ibid.*) observe par ailleurs que l'apport de sol dans les branches, réalisé par les Macrotermitinæ au fur et à mesure de leur consommation, induit un ramollissement du bois sain dans les zones de contact avec ce matériau de remplissage, que l'auteur attribue à une infection par la microflore transportée avec le sol. Les termites champignonnistes auraient donc un double rôle : un prélèvement important de bois et de feuilles et l'injection dans la litière d'une microflore minéralisatrice venant du sol.

Les termites ont un taux d'assimilation du carbone très élevé (de 59 à 93% d'après WOOD, 1988), grâce à leurs propres enzymes digestifs et surtout à leur efficace microflore (ou microfaune) symbiotique intestinale, voire externe dans le cas des Macrotermitinæ. Leur matériel fécal, utilisé pour construire certaines structures du nid et cimenter les galeries, est caractérisé par un fort rapport C/N (de 32 à 107 pour les termites xylophages), un ratio lignine/cellulose élevé et une forte teneur en polyphénols, toutes propriétés qui le rendent résistant à la biodégradation (WOOD, *ibid.*).

La proportion et la stabilité de la matière organique restituée à l'humus sous forme de matériel fécal sont très variables selon la biologie des termites. GARNIER-SILLAM *et al.*, (1989) montrent que le termite champignonniste *Macrotermes mülleri* appauvrit en carbone le sol de sa zone trophique (l'effet ayant été mis en évidence sur un profil à 2 m du nid) alors que c'est l'inverse pour le termite humivore *Thoracotermes macrothorax* (l'effet ayant été mis en évidence à 1 m du nid). Les auteurs expliquent ces résultats par la faible quantité de matière organique que le termite champignonniste restitue à l'écosystème, ainsi qu'au manque de stabilité de ses fèces, dû aux dégradations poussées que les meules de *Termitomyces* ont auparavant fait subir au substrat végétal ; le termite humivore fait en revanche un usage important de ses fèces pour ses diverses constructions et injecte des micro-agrégats fortement humifiés dans le sol.

Les termites contribuent aussi à l'agrégation des sols, par les boulettes qu'ils fabriquent pour leurs galeries (ESCHENBRENNER, 1986) et par leurs constructions épigées parfois spectaculaires, mais la quantité de sol qu'ils transportent annuellement est très inférieure à celle que brassent les vers de terre (WATANABE, 1990).

3.1.1.2 Observations dans les sites d'étude, à diverses échelles

Les observations morphologique, micromorphologique et ultrastructurale de la litière ou des débris organiques incorporés dans le sol, mais encore reconnaissables, permettent de confirmer et de préciser le rôle des organismes décomposeurs. L'importance relative des divers organismes dans la transformation est indiquée en termes généraux dans ce paragraphe ; elle sera revue de façon plus détaillée, selon les facteurs du milieu, dans le paragraphe 3.1.2.

Les planches II, III, IV illustrent un certain nombre d'observations rapportées dans ce paragraphe.

Biodégradation par la faune épigée.

Les termites épigés sont essentiellement représentés par les termites arboricoles du genre *Nasutitermes* et par l'espèce *Microcerotermes fletcheri*, dont le nid en carton stercoral est construit à la surface du sol (plus ou moins enterré). Ces termites s'attaquent presque exclusivement au bois mort, qu'ils transforment en un réseau alvéolaire de carton stercoral. Une proportion importante des branches mortes est ainsi transformée dans certaines forêts sempervirentes de basse altitude.

Les observations micromorphologiques montrent que les déjections holorganiques de vers de terre épigés ou d'enchytræides sont peu fréquentes. L'observation sur le terrain d'une litière de *Ficus* presque entièrement ajourée par des enchytræides, dans une forêt sempervirente pendant la saison des pluies, suggère que ces petits oligochètes peuvent avoir un impact significatif, mais très localisé.

Les déjections ovoïdes caractéristiques des iules, de taille comprise entre 1 et 6 mm, se rencontrent assez régulièrement au milieu des débris foliaires, et parfois dans des branches que les termites ont déjà partiellement consommées. En revanche, les déjections informes des glomeris ne sont pas reconnaissables à l'œil.

La participation de divers autres arthropodes de petite taille est mise en évidence par les observations micromorphologiques : les déjections d'oribates ou de collemboles sont assez communes, celles des larves de diptères sont plus rares. Notons aussi la présence de nombreux coléoptères xylophages dans les grosses branches mortes du site BAB (à forêt sempervirente de haute altitude). L'impact de tous ces organismes sur les transformations du matériel végétal reste sans doute très faible.

Biodégradation par la faune anécique ou endogée

Un fort brassage du sol par les vers de terre est mis en évidence par les observations micromorphologiques : à de rares exceptions près, la quasi totalité de la terre fine des 7 premiers centimètres du sol (correspondant à la hauteur des lames minces) est incluse dans des déjections de vers de terre, bien individualisées près de la surface et qui peuvent devenir coalescentes en dessous (plus ou moins selon les sites), et parfois pulvérisées par les reprises de divers arthropodes. Quelques lames prélevées à 40 cm de profondeur révèlent des structures similaires, quoique plus compactes. La grande majorité des débris végétaux sont inclus dans ces déjections de vers de terre ; on reconnaît parfois des tissus d'origine foliaire mais on remarque surtout les phlobaphènes très colorés (oranges-rouges) d'origine racinaire (ANGUE ABANE, 1988), très abondants dans certains sites. Il n'est toutefois pas possible de préciser si ces déjections organo-minérales sont produites par des vers de terre épi-anéciques ou endogés mésohumiques.

Les termites humivores sont endogés (polyhumiques ?). Dans la région d'étude, ils se rencontrent essentiellement dans les premiers centimètres du sol, où ils construisent leurs nids, composés de galeries diffuses (BOSE, 1984). Leur présence assez fréquente à l'interface du sol et de branches en cours de décomposition, et dans quelques cas à l'intérieur de bouses de vache ou d'éléphant, suggère que leur régime alimentaire comporte des matières organiques fraîches, mais aucune observation précise n'a pu le confirmer.

Les termites anéciques sont principalement représentés par les termites champignonnistes, appartenant aux genres *Odontotermes* (très dominant) et *Microtermes*. Ces termites s'attaquent

au bois mort, qu'ils remplissent de terre au fur et à mesure de leur consommation, et certaines espèces³ consomment également les feuilles, qu'elles relient entre elles et au sol par des "placages" argilo-sableux caractéristiques. Ces placages sont fragiles et ne résistent pas aux fortes pluies de mousson ; cependant, ils protègent efficacement les termites de la dessiccation, leur permettant de maintenir une certaine activité dans la litière pendant la saison sèche. La matière organique prélevée est transportée jusqu'aux meules fongiques, via des galeries que l'on reconnaît en micromorphologie aux boulettes minérales qui en tapissent les parois. L'observation des profils pédologiques semble montrer que ces boulettes sont plus nombreuses en profondeur qu'en surface, et cela est confirmé par la comparaison de lames minces prélevées en surface et à 40 cm de profondeur, dans une forêt sempervirente (ANS) et une forêt décidue humide (YEL). Il paraît logique de l'expliquer par un effacement des structures des termites dans les horizons superficiels, dû à l'intense brassage par les vers de terre, qui détruit les micro-agrégats préexistants avant d'en former d'autres (SHIPILATO et PROTZ, 1989).

Biodégradation par la microflore.

L'infection des feuilles par les champignons de la pourriture blanche se repère aisément à la décoloration des feuilles brunes, les zones éclaircies du limbe étant délimitées par un fin liséré noir. Parfois, un dense réseau mycélien colle entre elles plusieurs couches de feuilles, pouvant constituer des plaques importantes (épaisseur de quelques cm sur une surface de 1 m²) dans les litières de haute altitude. C'est également à haute altitude que les branches sont les plus envahies par les champignons. Ces activités fongiques font parfois apparaître des gouttelettes jaunes, qui seraient pour l'essentiel de l'acide oxalique (TOUTAIN, 1974), et l'on observe, en micromorphologie, de nombreux cristaux blanchâtres dans les feuilles décolorées, ainsi que dans certaines branchettes et racines, qui seraient de l'oxalate de calcium (TOUTAIN, *ibid.*).

L'activité des bactéries n'a pas été observée dans la litière, mais à l'intérieur d'agréats de sol (mesurant 2-3 mm) prélevés près de la surface. L'observation de ces échantillons au microscope électronique à transmission met en évidence une lyse des pigments bruns opaques aux électrons par les bactéries, dans les trois sites où les prélèvements ont été effectués (deux forêts sempervirentes de basse altitude et une forêt décidue sèche), et une quasi-absence des filaments mycéliens. Cette observation relativise l'importance écologique attribuée jusqu'à présent aux champignons de la pourriture blanche, vis-à-vis de la dégradation des pigments bruns. Elle confirme par ailleurs l'existence d'une microflore très différente à l'intérieur des agrégats, et dans les espaces inter-agrégats ou dans la litière (LAVELLE *et al.*, 1991).

³D'après nos observations, *Odontotermes obesus* et *O. horni* sont les deux seules espèces ayant un régime mixte, xylophage et saprophyllophage.

Planche de photos n° II

**Observations sur le terrain, dans la litière et à la surface du sol,
des traces d'activité de divers organismes décomposeurs.**

NIR	1	2	BRSH
NIR	3	4	BHA
YEL	5	6	KAN
BAL	7	8	NIR

(1) Brunissement/noircissement, puis décoloration par les champignons de la pourriture blanche et fractionnement par la macrofaune des feuilles de *Knema attenuata*.

(2) Envahissement massif de la litière par du mycélium, dans l'une des forêts sempervirentes de haute altitude.

(3) Branche consommée par des termites xylophages (*Microcerotermes fletcheri*) : le bois est remplacé par du carton stercoral, formant un réseau alvéolaire.

(4) Branche consommée par des termites champignonnistes (*Odontotermes sp.*) : le bois est remplacé par de la terre. La couleur extérieure noire de la branche est due à l'activité d'un champignon du bois.

(5) Ver de terre à la surface du sol pendant la mousson, et nombreux turricules moulés, dans une forêt décidue humide.

(6) Placages/galeries de termites champignonnistes (*Odontotermes horni* ou *O. obesus*) entre le sol et la litière, construits avec du sol rouge, donc ramené de la profondeur.

(7) Turricules de vers de terre, de forme arrondie et lisse, typique sous forêt décidue.

(8) Turricules de vers de terre, de forme moulée, sous forêt sempervirente.



Planche II

Planche de photos n° III

Observations micromorphologiques des traces d'activité de divers organismes décomposeurs.

BHA	1	2	YEL
ANS	3	4	BANI BANI
ANS	6	7	YEL

- (1) Feuilles de *Pæciloneuron indicum* brunes (Fbr) et décolorées par les champignons de la pourriture blanche (Fbl), dans la litière.
- (2) Turricule de ver de terre (Vt) dans la litière.
- (3*) Pilier de galerie construit par des termites champignonnistes (Tm), à l'interface sol-litière.
- (4**) Déjections holorganiques de diplopode (Di) et déjection organominérale de ver de terre (Vt), sous la litière.
- (5) Branche ou racine consommée par les termites champignonnistes (Tm) et remplie de sol. Présence d'un charbon de bois (Ch).
- (6) Pulvérisation d'une déjection de ver de terre (Vt) par les termites, dont on reconnaît les déjections (Tm), à 40 cm de profondeur.
- (7) Déjections d'oribate, dans une racine morte.

* Observation sur lame épaisse.

** Observation en lumière polarisée sur lame mince.

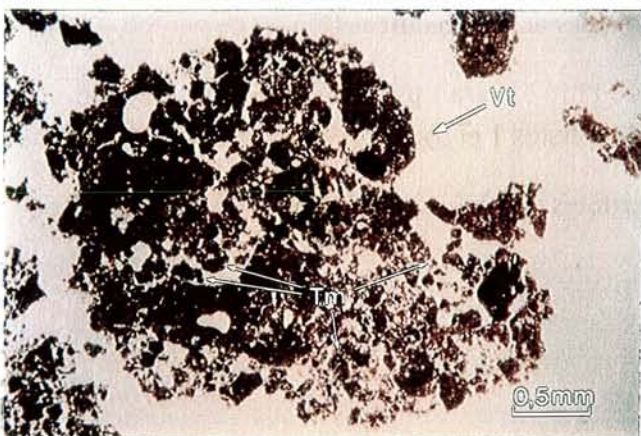
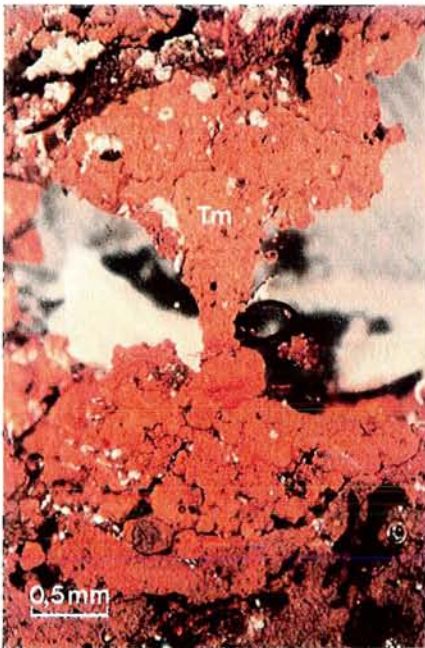
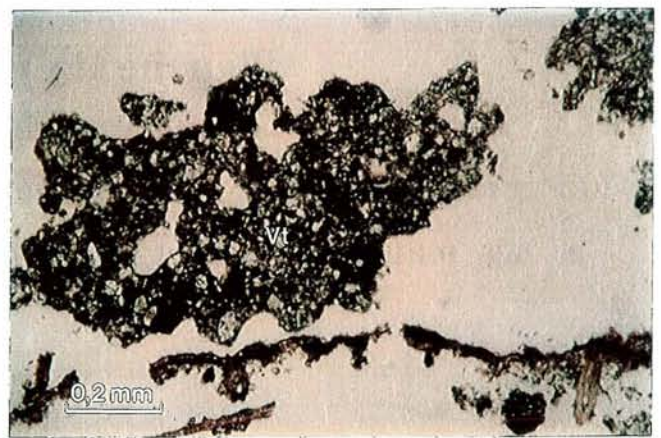
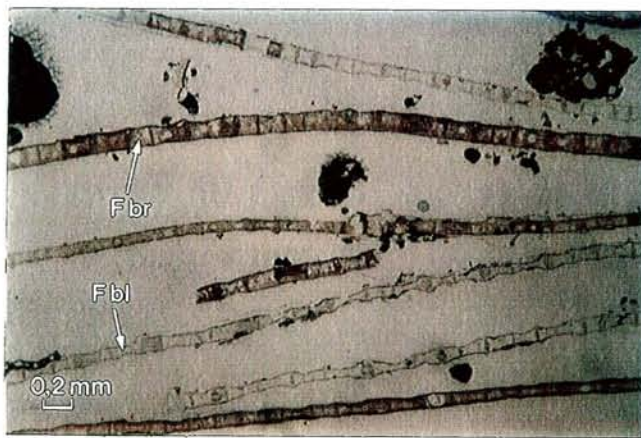


Planche III

Planche de photos n° IV

Observations micromorphologiques des déjections de vers de terre et des matières organiques reconnaissables qu'elles contiennent.

BAB	1	2	BAB
BAB	3	4	BHA
BHA	5	6	BHA
YEL	7	8	YEL

(1*), (2), (3) Forêt sempervirente de haute altitude, à sol très humifère.

(4*), (5), (6) Forêt sempervirente de moyenne altitude, à sol peu humifère.

(7*), (8) Forêt décidue humide, à sol peu humifère.

Dans tous les milieux, les déjections de vers de terre de l'horizon de surface contiennent de nombreux débris racinaires figurés (DR), ou des phlobaphènes (Ph) qui en sont issus, très repérables à leur couleur rouge-orange ; cela est particulièrement spectaculaire dans le sol humifère de haute altitude. On reconnaît aussi parfois des débris foliaires (DF).

La coalescence de deux déjections de vers de terre apparaît parfois clairement, lorsque leurs contenus sont très différents (Vt1 et Vt2, sur les photos 1 et 5).

La photo (7) montre quelques boulettes de termites (Tm), à côté des déjections de ver de terre (Vt).

* Observation sur lame épaisse.

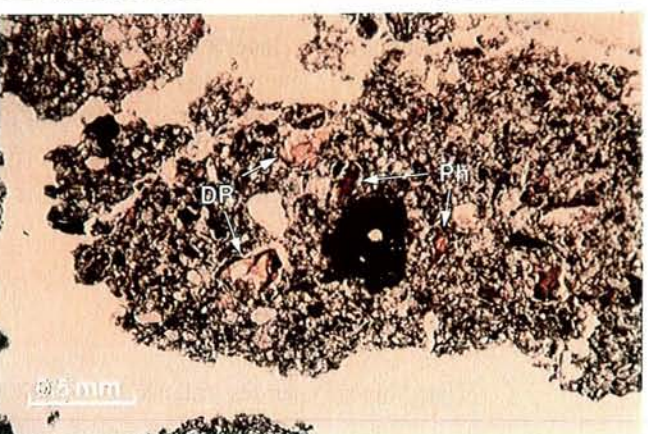
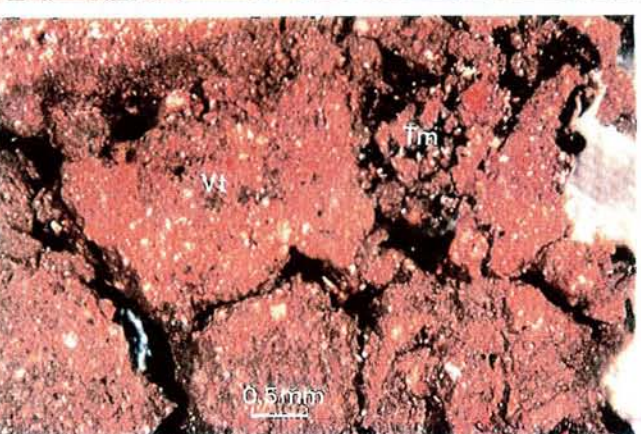
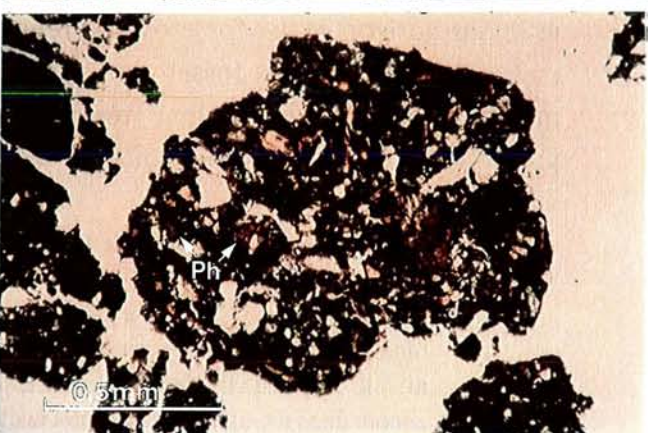
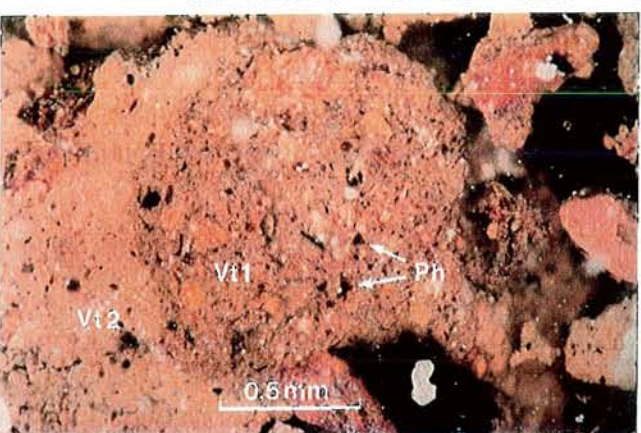
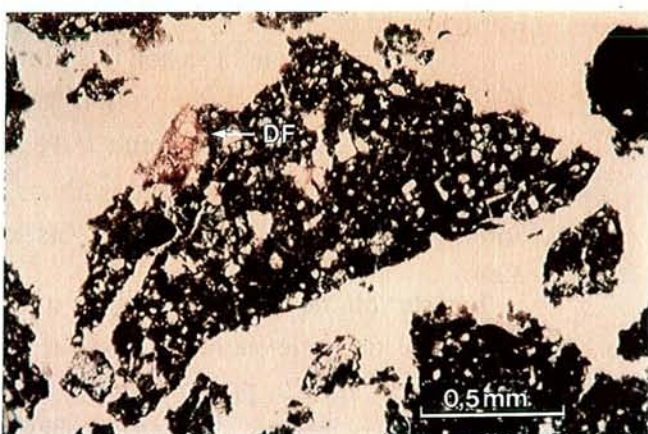
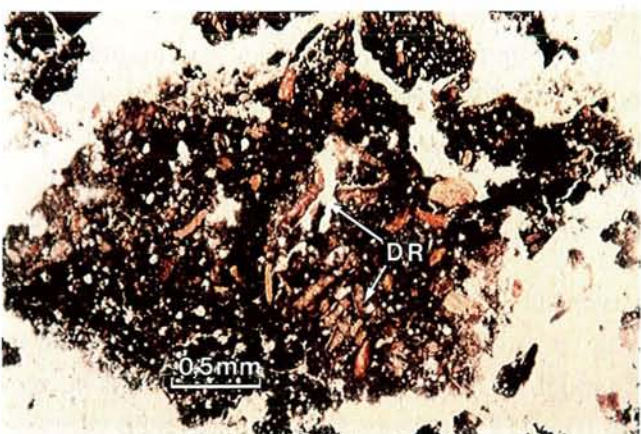
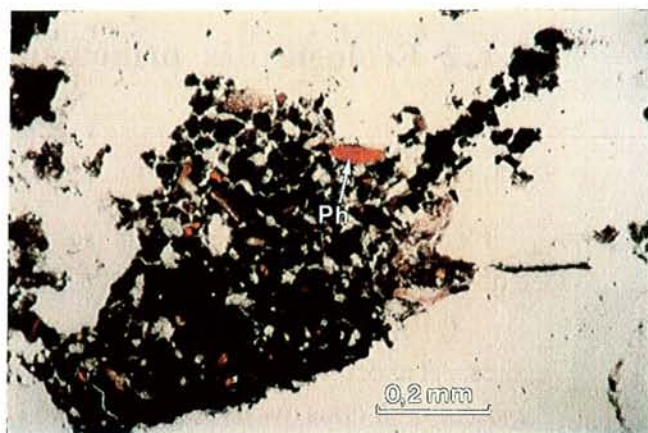
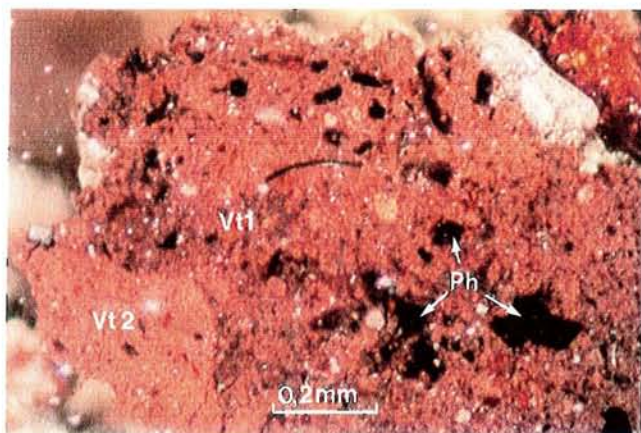


Planche IV

3.1.2 Ecologie des principaux organismes décomposeurs

3.1.2.1 Les vers de terre

L'observation des litières et du sol de surface (sur environ 10 cm) permet de se faire une idée qualitative de l'abondance des vers de terre selon les milieux et les saisons.

i) Pendant la saison sèche, l'activité des vers de terre est nulle dans la quasi totalité des sites, à l'exception du site BHA à forêt sempervirente dominée par l'espèce *Paciloneuron indicum*, où nous avons déjà remarqué l'absence d'une véritable saison sèche édaphique (cf § 2.4.2.3), et du site BRSH à forêt sempervirente de haute altitude.

ii) Au milieu de la saison des pluies, les vers de terre se sont révélés abondants dans presque tous les sites, à l'exception de la plupart des forêts décidues sèches (BANI, BANK, SHA) et d'une forêt sempervirente (UPH) dont le sol a une texture relativement grossière.

iii) Vers la fin de saison des pluies, l'activité des vers de terre s'arrête plus tôt dans les forêts décidues et dans certaines forêts sempervirentes sur sol sableux (UPB, UPH).

L'ensemble de ces informations qualitatives sur les populations de vers de terre a été complété par un prélèvement quantitatif effectué en fin de saison des pluies (octobre 1988), dans 10 sites⁴ sur 26, par excavation et tri manuel de deux fosses de 0,5 m² x 0,4 m, en séparant les vers trouvés dans les couches 0-10, 10-20 et 20-40 cm. Les biomasses de vers de terre par horizon et par fosse ont été représentées sur la figure 3-1 ; on voit que les valeurs mesurées dans les deux fosses d'un même site sont parfois très différentes, donc les valeurs moyennes n'ont qu'une valeur très approximative. De plus, la période et la méthode de prélèvement ont certainement entraîné quelques sous-estimations des biomasses potentielles réelles.

Le retrait de la mousson ayant été cette année-là plus précoce que nous le supposions (d'après le régime climatique moyen), nous sommes arrivés sur les sites environ 2 semaines après les dernières pluies. Ce délai a été suffisant pour que nous constations, dans quelques sites, une diminution évidente des populations de vers de terre actifs par rapport au mois d'août. Cela a affecté en particulier les mesures effectuées dans la station BANI (forêt décidue sèche) et plus encore dans les stations YEL (forêt décidue humide) et UPB (forêt sempervirente sur sol sableux en pente). Dans le site YEL, l'absence totale de vers dans la première fosse nous a conduit à choisir l'emplacement de la seconde à proximité de bambous, dans l'espoir (effectivement satisfait) d'y rencontrer une population de vers encore active ; cet échantillon ne peut toutefois pas être considéré comme représentatif de la station.

La recherche de termites dans des sites préférentiels tels que les branches mortes au sol ont régulièrement permis de découvrir des vers de terre à l'interface branche-sol, voire dans certaines

⁴Dans toutes les autres stations, les vers de terre ont été inventoriés en creusant trois trous de 25x25x25 cm. Cela est insuffisant pour fournir une estimation de biomasse par unité de surface, mais cela permet de contrôler l'abondance, la morphologie et l'appartenance taxonomique de ces vers.

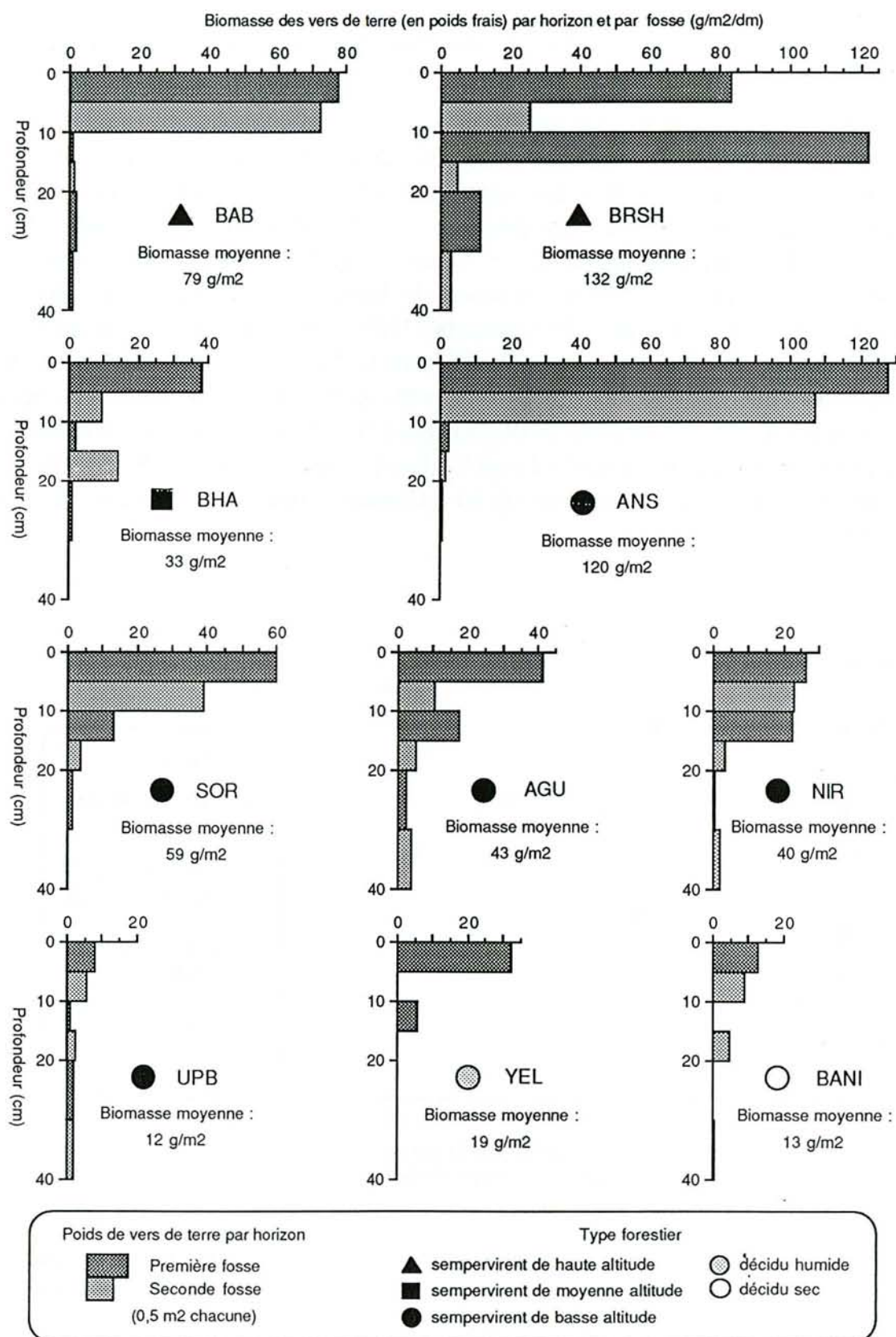


Figure 3-1. Répartition verticale de la biomasse des vers de terre prélevés en fin de saison des pluies dans 10 sites d'étude.

branches remplies de terre. En évitant de creuser les fosses à l'emplacement des grosses branches reposant sur le sol, nous avons éliminé le risque d'une sur-estimation grossière et accepté celui d'une sous-estimation modérée, de la biomasse de vers de terre.

Malgré l'imprécision des mesures effectuées⁵, les biomasses moyennes par site semblent varier de façon cohérente avec les principaux facteurs du milieu auxquels sont sensibles les populations de vers de terre - *i.e.* le régime hydrique, le pH, la richesse minérale, la texture, la quantité et la qualité de la matière organique du sol, et le type de couverture végétale (LEE, 1985 ; LAVELLE, 1988). En effet, la figure 3-2 montre qu'il existe une nette corrélation positive entre ces biomasses moyennes et la somme des bases échangeables de la terre fine de l'horizon de surface (0-11 cm - prélevé en novembre 1989), cet indice de fertilité intégrant la richesse en matière organique et en argile (dont dépend la C.E.C.) et le rapport S/T, donc le pH. Les biomasses de vers de terre mesurées sous forêt décidue apparaissent particulièrement faibles sur ce diagramme ; cela est dû au dessèchement du sol, caractérisé par une humidité volumique de 20-25% et proche du pF 4,2 sous les deux peuplements décidus alors qu'elle est bien supérieure sous les forêts sempervirentes (cf les mesures d'octobre 1988 présentées dans le § 2.4.2.3).

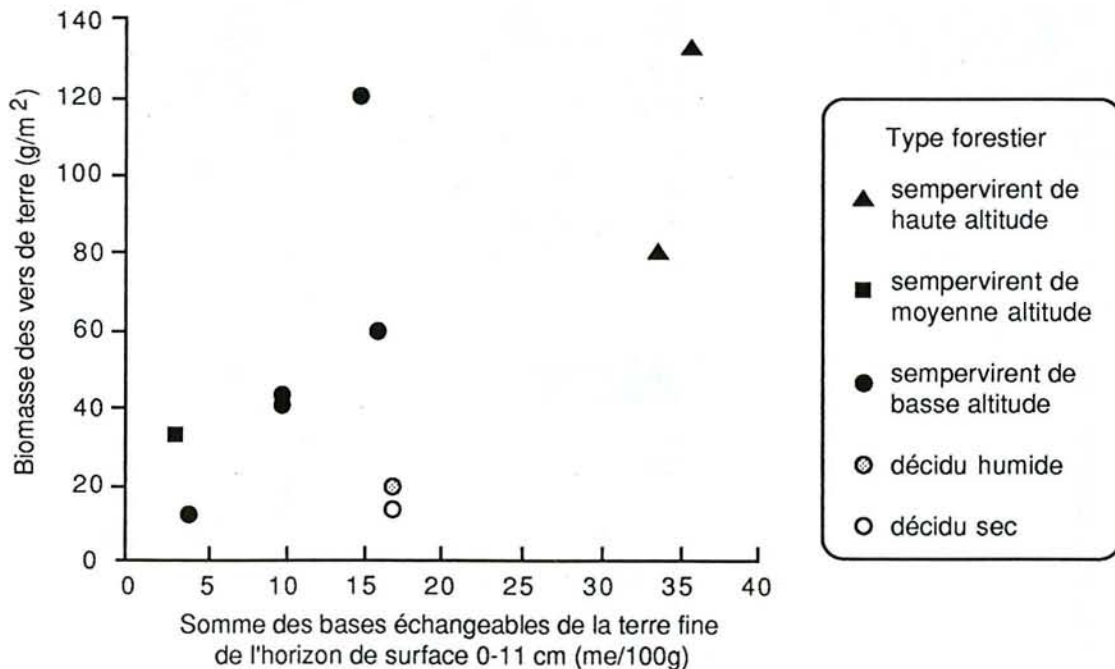


Figure 3-2. Relation entre la biomasse des vers de terre prélevés en fin de saison des pluies, la richesse en bases de l'horizon de surface et le type de couvert forestier.

⁵D'autres séries de collectes ont été effectuées depuis, dans la même région, montrant que la variabilité spatiale des biomasses de vers de terre est très élevée (BLANCHART, *communication personnelle*).

La comparaison de ces biomasses à celles mesurées dans d'autres forêts tropicales est intéressante, bien que les données existant dans la littérature soient peu nombreuses et très disparates. Le tableau 3-I montre ainsi que les mesures effectuées en Asie, provenant toutes d'une même région de Malaisie, révèlent des biomasses extrêmement faibles, de l'ordre de 1 g.m⁻², alors que celles effectuées dans un pays d'Afrique et dans trois pays d'Amérique latine s'échelonnent de 10 à 72 g.m⁻². Les valeurs que nous avons relevées, comprises entre 30 et 130 g.m⁻² dans 7 forêts sempervirentes, semblent donc élevées en regard de celles qui sont couramment citées.

L'examen des principaux facteurs écologiques *a priori* susceptibles d'expliquer l'abondance ou la rareté des vers de terre (et indiqués dans le tableau 3-I) ne permet pas de tirer de conclusion satisfaisante. Certes, il existe une vague corrélation entre le pH des sols et l'abondance des vers de terre (les sols de Malaisie sont en moyenne plus acides que ceux d'Amérique latine) mais qui ne peut expliquer une telle disparité des biomasse enregistrées et qui est en outre entachée de quelques flagrants contre-exemples, *e.g.* un sol malais, sur calcaire et de pH 6 en surface, dont la biomasse de vers de terre est 40 fois inférieure à celle d'un sol péruvien de pH inférieur à 4,5.

Les quantités de bases échangeables et les pH relativement élevés des sols de notre région d'étude peuvent donc constituer une explication partielle à leur forte biomasse en vers de terre, mais d'autres facteurs importants, peut-être d'ordre zoogéographique, restent à découvrir.

Pays	Localité	Pluviosité mm	Altitude m	Forêt	Sol (horizon de surface)					Sites nb	Vers de terre biomasse g/m ² -pds frais	
					Argile %tf	M.O. %tf	C.E.C. me/100g	S/T %	pH			
Mexique	Laguna Verde		0-800							?	9,8	(1)
	Bonampak	2600	200	sempervirente sur calcaire	60	2,2	48	100	6,5	1	10,7	(1)
	Chajul	2700	basse	sempervirente	10	6,6	10-20		5,0	2	34,2-42,3	(2)
Costa Rica	Volcan Barva	4000-5000	100-500	sempervirente			7-Oct		4,2	2	35,5-72,0	(3)
			1000-2600	sempervirente			24-44		4,1-4,5	4	0,2-1,5	(3)
Pérou	Yurimaguas			sempervirente primaire	4-20	1,7-3			4,0-4,5	1	28,2	(4)
				secondaire						1	11,3	(4)
Vénézuéla		3500	basse	sempervirente					4,0-5,0	3	8,7-16,6	(5)
Nigéria		1200	250	décidue						1	10,2	(6)
Malaisie	Mulu	5000-6000	50-800	sempervirente					3,6-4,4	4	0,4-1,0	(7)
					"text. fine"	<9		<10	4,5-5,0	3	0,7-1,3	(8)
				sur calcaire					6,1	1	0,6	(7)
				1100-2000 sempervirente				<5		5	1,8-3,1	(8)
Inde	Ghâts occid.	1750-7500	400-1000	sempervirente	20-45	4-12	9-28	25-90	4,9-6,0	6	(>12)-120	(9)
		1800	1400-1800	sempervirente	33	25	55	65	5,8	2	79-132	(9)
			550	décidue humide	26	5	22	81	5,9	1	(>19)	(9)
		1100	850	décidue sèche	33	6	23	77	6,3	1	(>13)	(9)

(1) Lavelle et Kohlman (1984)	(4) Lavelle et Pashanasi (1989)	(7) Anderson et al. (1983)
(2) Fragoso et Lavelle (1987)	(5) Nemeth et Herrera (1982)	(8) Collins (1980)
(3) Atkin et Proctor (1988)	(6) Madge (1965)	(9) Cette étude
Marrs et al. (1988)		

Tableau 3-I. Biomasses des vers de terre dans diverses forêts tropicales et facteurs climato-édaphiques associés.

Le classement des vers de terre en catégories écologiques n'a été que partiel et grossier, en l'absence d'un spécialiste sur place. Toutefois, nos observations de la morphologie et de la pigmentation des vers (collectés en août et en octobre dans toutes les stations), jointes à l'identification taxonomique d'un grand nombre d'entre eux et au contrôle des catégories écologiques d'une quinzaine d'espèces, ont permis de dégager quelques conclusions importantes sur ces populations.

i) Sous forêt décidue sèche, tous les vers de terre capturés sont dépourvus de pigmentation et appartiennent donc à l'ensemble des endogés.

ii) Sous forêt décidue humide, les espèces endogées sont encore dominantes, mais on rencontre aussi de petites espèces épi-anéciques (pesant 1 à 2 g).

iii) Sous forêt sempervirente coexistent le plus souvent des vers épigés, anéciques et endogés, mais dans des proportions extrêmement variables d'un site à l'autre et selon un déterminisme écologique qui n'est pas toujours clair.

BAB (haute altitude) : domination de la population de vers de terre par les **épigés**, qui représentent au moins 60% de la biomasse. Ces vers épigés, appartenant au genre *Drawida*, sont extrêmement vifs, de couleur bleu intense à violet et pèsent jusqu'à 4,5 g.

BRSH (haute altitude) : les vers de terre **endogés**, et notamment les endogés mésohumiques, sont très dominants (au moins 85% de la biomasse). Ces vers appartiennent en proportion égale aux genres *Drawida* et *Megascolex* (qui n'est jamais aussi bien représenté dans le reste de notre dispositif d'étude) ; plusieurs espèces sont de grande taille, leur poids dépassant souvent 5 g et atteignant 12 g.

ANS (basse altitude) : les vers de terre **épigés** ou **épi-anéciques** du genre *Haplochaetella* représentent au moins 60%, et sans doute près de 75%, de la très forte biomasse lombricienne de cette station. Ces vers, très pigmentés en violet-sombre, brun ou noir sur le dos selon les espèces, sont d'assez grande taille : le plus gros spécimen, capturé dans la station NIR, pesait plus de 9 g.

SOR (basse altitude) : domination très nette des **endogés** (qui sont surtout des endogés mésohumiques et qui totalisent au moins la moitié, et vraisemblablement plus des trois-quarts de la biomasse) et présence d'au moins 15% d'épigés et épi-anéciques.

UPB (basse altitude) : domination presque absolue des **endogés**, d'après tous les vers de terre collectés en août et en octobre.

Les vers de terre anéciques présentent un intérêt particulier pour le fonctionnement des humus : en mélangeant directement les feuilles de la litière au sol minéral, ils participent efficacement à leur disparition de la surface du sol et à la formation du complexe organo-minéral. Le mode d'alimentation des vers de terre anéciques les amène par ailleurs à rejeter plus de turricules dans la litière que les autres.

Plusieurs espèces d'assez grande taille, appartenant au genre *Haplochaetella*, sont probablement des épi-anéciques et sont particulièrement abondantes dans les sites ANS et LON, dont les sols sont parmi les plus riches en argile, en matière organique et en bases échangeables⁶, et dont la surface du sol est particulièrement couverte de turricules. Si les vers

⁶De façon générale, la distribution des vers de terre appartenant au genre *Haplochaetella* semble dépendre étroitement des propriétés physico-chimiques et d'alimentation en eau du sol, car les 11 sites où la présence de ce

de terre anéciques devaient avoir un impact perceptible sur la dynamique de la litière ou de la matière organique du sol, ce serait donc probablement dans ces sites qu'ils apparaîtraient le mieux.

3.1.2.2 Les termites

Les principaux facteurs écologiques auxquels sont sensibles les termites ont été résumés par LEE et WOOD (1971) et BACHELIER (1978) : climat (température, humidité, pluviométrie), sol (texture, minéralogie des argiles, hydromorphie), végétation (nourriture et ombrage), prédateurs (fourmis essentiellement), compétition avec d'autres espèces.

Type ou mode d'alimentation	Type de nid	Espèces		Sous-famille	Famille
xylophage	souterrain	Hm	<i>Heterotermes malabaricus</i> Snyder, 1933	Heterotermitinae	Rhinotermitidae
		Na	<i>Nasutitermes anamallaiensis</i> Snyder, 1933	Nasutitermitinae	
	en carton,	Nb	<i>Nasutitermes brunneus</i> (Snyder, 1933)		
	dans les arbres	Ni	<i>Nasutitermes indicola</i> (Holmgren & Holmgren, 1917)		
		Ns	<i>Nasutitermes salemensis</i> (Sen Sarma, 1965)		
	en carton, au sol	Mf	<i>Microcerotermes fletcheri</i> Holmgren & Holmgren, 1917		
humivore		Mm	<i>Microcerotermes minor</i> Holmgren, 1914	Termitinae	
		Df	<i>Dicuspitermes fletcheri</i> (Holmgren & Holmgren, 1917)		
		D1	<i>Dicuspitermes</i> sp. 1		
		Ld	<i>Labiocapritermes distortus</i> (Silvestri, 1922)		
		Pf	<i>Pseudocapritermes fontanellus</i> (Mathur & Thapa, 1961)		
	souterrain	Sc	<i>Speculitermes cyclops</i> (Wasmann, 1912)	Apicotermitinae	
		Ss	<i>Speculitermes sinhalensis</i> (Roonwal & Sen Sarma, 1960)		
	champignon-niste		Ho	<i>Hypotermes obscuriceps</i> (Wasmann, 1902)	Macrotermitinae
		Mo	<i>Microtermes obesi</i> Holmgren, 1911		
		Oa	<i>Odontotermes assmuthi</i> Holmgren, 1913		
		Oc	<i>Odontotermes ceylonicus</i> (Wasmann, 1902)		
		Oh	<i>Odontotermes horni</i> (Wasmann, 1902)		
termitière		Oo	<i>Odontotermes obesus</i> (Rambur, 1842)		
		Ow	<i>Odontotermes wallonensis</i> (Wasmann, 1902)		

Remarque : Compte tenu de l'impossibilité de différencier certaines espèces de façon fiable, plusieurs regroupements ont été effectués (FERRY, 1991) :

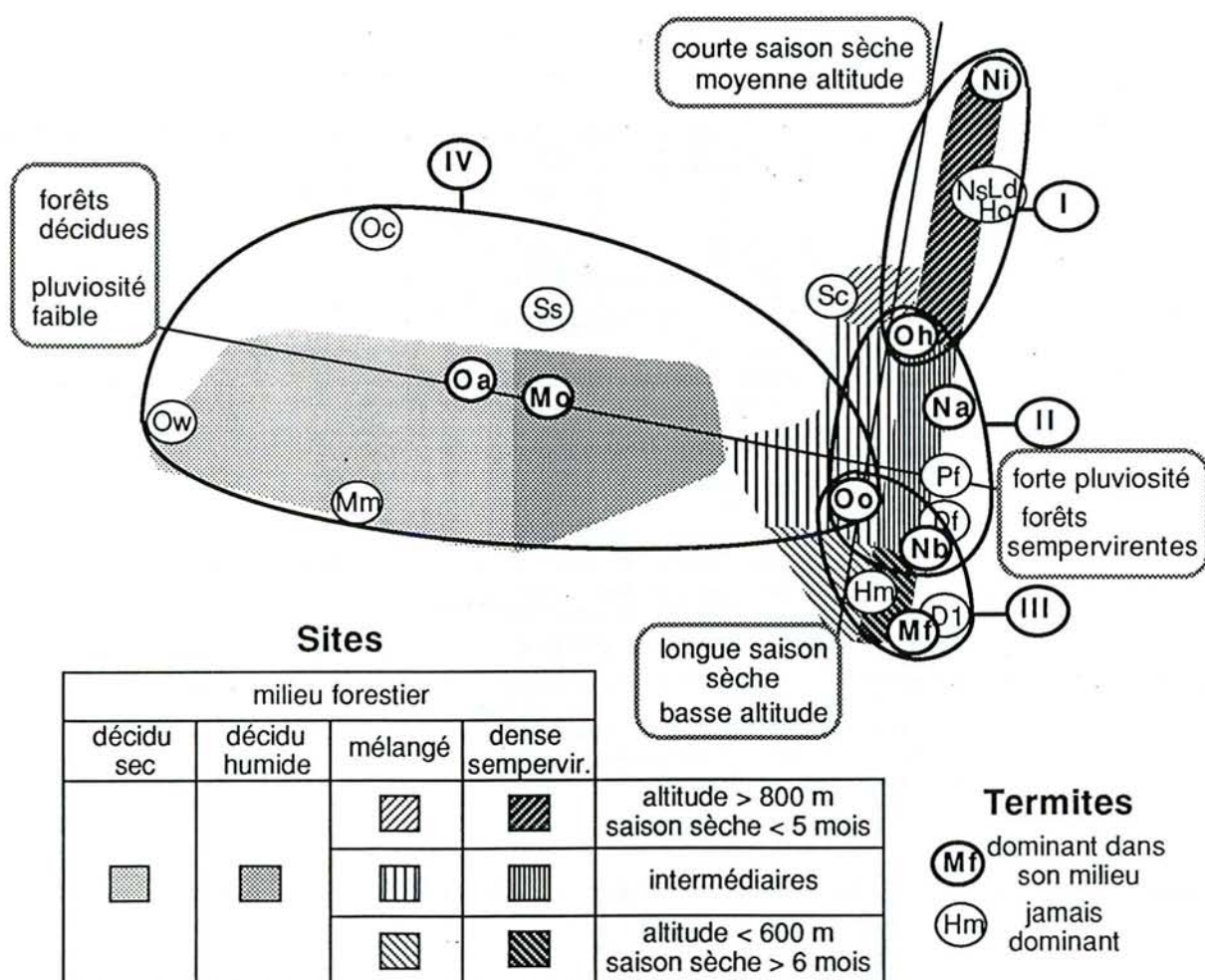
- à *Odontotermes obesus* (Rambur, 1842) a été rattaché *Odontotermes redemanni* (Wasmann, 1902),
- à *Odontotermes horni* (Wasmann, 1902) ont été rattachés *Odontotermes feae* (Wasmann, 1896), *Odontotermes anamallensis* Holmgren & Holmgren 1917, *Odontotermes feaoides* Holmgren & Holmgren 1917,
- à *Speculitermes cyclops* Wasmann, 1902, correspondent quatre espèces du genre *Speculitermes*.

Tableau 3-II. Type de nid et d'alimentation des termites rencontrés dans la zone d'étude.

genre a été relevée (*i.e.* ANS, BAB, BRSH, KAN, KOEV, KOSH, LON, NIR, RIP, SOR, YEL) correspondent exactement au faisceau de 3 conditions : [forêt sempervirente ou décidue humide] x [somme des bases échangeables dans l'horizon 0-11 cm > 10 me/100g de terre fine] x [sables grossiers dans l'horizon 0-11 cm < 20 % de la terre fine].

La distribution des termites les plus courants de la litière forestière a été étudiée en fonction des types forestiers et des principaux gradients bioclimatiques de la région des Ghâts occidentaux au Karnataka (FERRY, 1991). Un tableau d'abondance-absence de 20 espèces de termites (décrites dans le tableau 3-II) dans 68 sites forestiers de cette région a été traité par analyse factorielle des correspondances, ce qui a révélé une différenciation des populations de termites selon deux gradients écologiques (figure 3-3) :

i) le gradient "pluviométrie-végétation", qui sépare les forêts décidues des forêts sempervirentes,



Les groupes I, II, III et IV rassemblent les termites dominants des principaux types de milieu forestier (voir le texte).

Figure 3-3. Projection superposée des espèces de termites et des sites de prélèvement, dans le plan défini par les deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances.

ii) un gradient "altitude-durée de la saison sèche", qui permet de subdiviser l'ensemble des forêts sempervirentes entre un pôle de moyenne altitude et de courte saison sèche et un pôle de basse altitude et de longue saison sèche.

Quatre groupes de termites ont été définis d'après la proximité des espèces dans le plan de ces deux axes factoriels et d'après leurs amplitudes écologiques (les espèces à large amplitude étant rattachées à plusieurs groupes différents). Cette typologie de base a ensuite été complétée par l'addition de trois autres groupes, nécessaires pour tenir compte de toutes les combinaisons possibles dans la réalité, entre la pluviosité, le type de végétation, la durée de la saison sèche et l'altitude. La typologie finale est illustrée par la figure 3-4, les limites écologiques entre les différentes unités ayant été affinées par des relevés rapides sur 67 sites complémentaires.

La limite altitudinale maximale pour l'ensemble des groupes taxonomiques étudiés se situe entre 1400 et 1500 m, sauf exceptions rares et sans importance pour la biodynamique des humus. Ainsi, les deux forêts sempervirentes de haute altitude de notre dispositif d'étude sont elles entièrement, ou presque, dépourvues de trace d'activité de ces insectes ; dans le site BAB (d'altitude 1470 m), de très rares et très modestes placages de terre rouge dans la litière attestent la présence de quelques termites champignonnistes, sans qu'un seul ait été aperçu au cours des nombreuses tournées de prospection. La situation est très semblable dans le site BREV (d'altitude 1410 m) à forêt sempervirente de moyenne altitude, mais les traces d'activité des termites champignonnistes sont un peu plus fréquentes (remontées de sol dans la litière, présence dans le profil pédologique d'un horizon de boulettes de termites à 80 cm de profondeur, une observation d'un groupe d'*Odontotermes*).

Comme on peut le voir sur la figure 3-4, les populations de termites des forêts décidues sont presque exclusivement dominées par les champignonnistes (sauf dans les formations secondaires en zone de très courte saison sèche), alors que dans les forêts sempervirentes coexistent des champignonnistes et des xylophages, ces derniers étant d'autant plus abondants que la saison sèche climatique est courte et le couvert végétal fermé.

Les termites humivores semblent peu nombreux dans les forêts du Karnataka, même si l'on tient compte de la plus grande difficulté relative que pose leur recherche. Ils ont paru en revanche abondants dans deux des trois sites du Kérala (ARI et MUN) où, de plus, les trois espèces humivores rencontrées⁷ étaient différentes de celles inventoriées au Karnataka. Si l'on attribue la distribution de ces termites à des préférences écologiques, et non à des facteurs zoo-géographiques, la répartition des pluies dans l'année est vraisemblablement un paramètre très important.

Aucun facteur pédologique n'a été explicitement pris en compte pour expliquer la distribution des termites, mais il est probable que la forte variabilité de la texture modifie

⁷ Il s'agit de *Homalotermes pilosus* Mathur & Thapa, 1962, dont la présence est rapportée par BOSE (1984) dans trois sites des Ghâts occidentaux au sud du 11°N (Kérala et Tamilnâd), et de deux espèces appartenant à un genre non décrit en Inde, qui pourrait être *Malaysiocapritermes* ou *Procapritermes* (décrits en Malaisie), ou un genre nouveau (NOIROT, comm. pers.).

l'abondance et la composition de leurs populations, comme cela a été constaté ailleurs

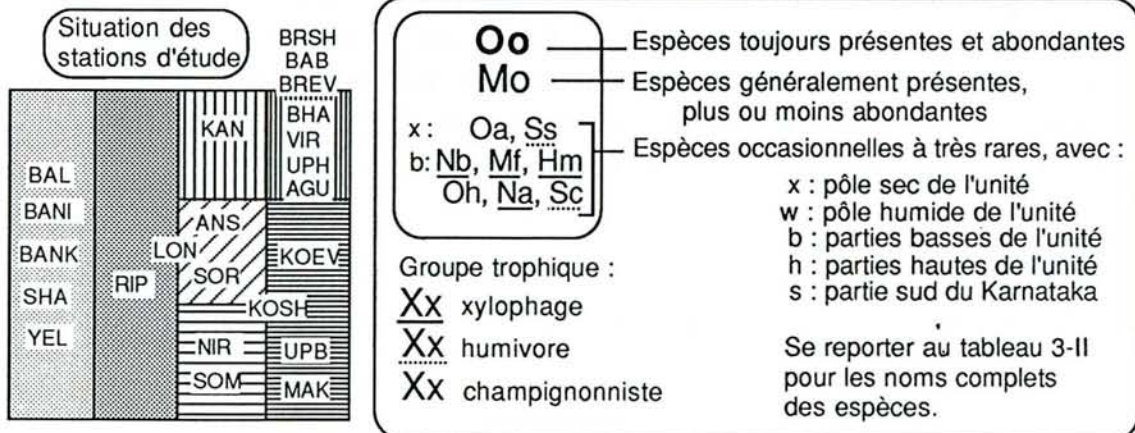
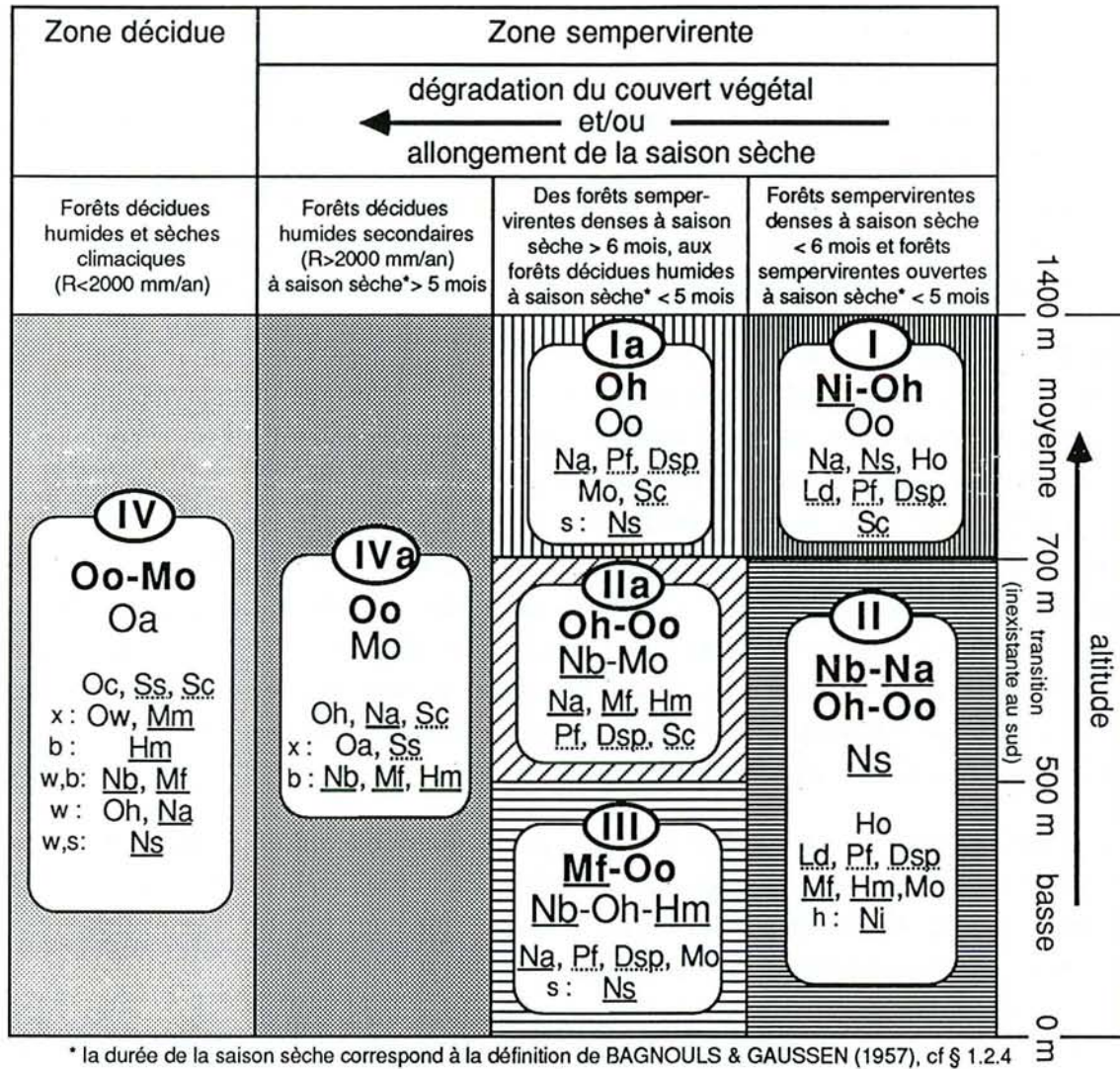


Figure 3-4. Typologie des principaux groupes de termites et relation avec la végétation, la pluviosité, la durée de la saison sèche et l'altitude.

(BACHELIER, 1978 ; SALICK et THO, 1984). Nous avons relevé une abondance particulièrement faible des termites champignonnistes (au profit de xylophages du genre *Nasutitermes*) dans les sites UPB et UPH et leurs environs, qui nous semble attribuable à la fois aux fortes pentes et aux textures sableuses de ces sols ; d'autres situations semblables seraient cependant nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

Aucune mesure de biomasse de termites n'a été effectuée dans la région, mais NOIROT (comm. pers.) a estimé, après avoir visité quelques forêts sempervirentes et décidues du Karnataka, que les termites y étaient nettement moins abondants que dans les nombreuses forêts africaines (et quelques forêts amazoniennes) de sa connaissance, et que la différence était radicale au niveau des humivores. Ce jugement est toutefois à moduler par le fait que la visite a eu lieu pendant la mousson, période peu favorable aux termites.

Pays	Localité	Pluviosité mm	Saison sèche nb mois	Altitude m	Forêt	Sites nb	Termites			
							Biomasse tot. g/m ² -pds frais	Groupes trophiques (*)		
								Champ.	Xylo.	Humiv.
Mexique	Laguna Verde			0-800		?	1,1	0		(1)
	Bonampak	2600		200	sempervirente sur calcaire	1	≈0	0		(1)
Costa Rica	Volcan Barva	4000-5000		100	sempervirente	2	0,9	0		(2)
				500-2600	sempervirente	4	0-0,1	0		(2)
Pérou	Yurimaguas				sempervirente primaire	1	8,5	0		(3)
					sempervirente secondaire	1	6,9	0		(3)
Nigéria	Rabba	1120	5,5		sempervirente riveraine	1	6,9	10	4	90 (4)
	Ibadan	1270	1,5		semi-décidue	1	8,0	13,5	80	6,5 (4)
Zaïre	Yangambi				riveraine	1	11,0			+++ (5)
Malaisie	Mulu	5000-6000	0	50-800	sempervirente	4	0,5-3,6			(6)
						3	1,1-1,8	0-3		+++ (7)
					sur calcaire	1	0,1			(6)
				1100-1860	sempervirente	4	0,1-0,8	0		+++ (7)
	Pasoh	2000	0	10	sempervirente	1	8,7-10,1	65	10	25 (8)

* Lorsque l'importance relative des groupes trophiques est chiffrée, il s'agit de % par rapport à la biomasse (caractères droits) ou à la densité (caractères italiques) ; l'indication qualitative "+++" signifie que le groupe est très dominant.

(1) Lavelle & Kohlman (1984)

(2) Atkin & Proctor (1988)

(3) Lavelle & Pashanasi (1989)

(4) Wood et al. (1982)

(5) Maldague (1964)

(6) Anderson et al. (1983)

(7) Collins (1980)

(8) Abe (1979)

Tableau 3-III. Biomasses et principaux groupes trophiques des termites dans diverses forêts tropicales et facteurs climatiques associés.

Les mesures existantes de biomasse de termites en milieu forestier tropical, résumées dans le tableau 3-III, sont trop peu nombreuses, et sans doute établies selon des méthodes de prélèvement trop hétérogènes, pour que l'on puisse en faire une synthèse satisfaisante. On peut toutefois relever quelques points intéressants pour relativiser nos observations.

i) Les milieux forestiers soumis à une très forte pluviosité (supérieure à 4000 mm.a⁻¹ à Mulu en Malaisie et au Volcan Barva du Costa Rica) ont des biomasses totales de termites très peu élevées. Il est probable que des précipitations très abondantes limitent l'activité des termites pendant une période de l'année, ainsi que nous l'avons constaté durant la mousson au Karnataka.

ii) Il existe un contraste saisissant entre les populations de termites des deux sites inventoriés en Malaisie : pauvre et dominée par les humivores à Mulu, abondante et dominée par les champignonnistes à Pasoh. COLLINS (1983) attribue la différence radicale entre les deux populations de Macrotermitinæ au fort écart de pluviosité (2000 mm.a^{-1} à Pasoh, contre plus de 5000 mm.a^{-1} à Mulu), ce qui va dans le même sens que nos observations.

iii) Les seuls milieux forestiers où l'on a identifié une forte population de termites humivores (*i.e.* une forte biomasse totale des termites et une proportion élevée d'humivores) sont les deux forêts riveraines de Rabba (Nigéria) et de Yangambi (Zaïre) ; on note en revanche une très faible quantité d'humivores dans la forêt semi-décidue près d'Ibadan (Nigéria). WOOD *et al.* (1982), qui ont effectué les mesures dans les deux forêts nigérianes, n'ont pas d'explication à proposer pour ces distributions singulières.

Considérant les nids des termites humivores dans la région d'étude - de simples galeries à quelques centimètres de la surface du sol - on peut penser que leur protection contre la sécheresse ou l'excès de précipitations est médiocre. Il est donc possible que la forte concentration des pluies durant une courte période soit particulièrement défavorable aux termites humivores, ce qui serait confirmé par les collections plus abondantes de ces termites dans deux des trois sites visités au Kérala (le troisième site étant le plus élevé en altitude), où la répartition annuelle des pluies est plus uniforme.

3.1.2.3 Les diplopodes

Les déjections d'iules sont peu abondantes dans les forêts décidues et sempervirentes de basse altitude mais deviennent sensiblement plus nombreuses dans les forêts sempervirentes de haute altitude et certaines forêts sempervirentes de moyenne altitude (sites BREV, KAN, UPH). La tendance observée est donc la même qu'au Costa Rica, où des mesures quantitatives ont mis en évidence un effet positif significatif de l'altitude sur la densité et la biomasse des diplopodes (ATKIN et PROCTOR, 1988).

Le rôle de ces arthropodes dans le humus reste de toutes façons mineur en raison de leur faible biomasse totale (moins de 2 g.m^{-2} pour les diplopodes collectés en dessous de 2000 m) et des faibles transformations qu'ils font subir à la matière organique.

3.1.2.4 Les champignons de la pourriture blanche

L'envahissement des litières par les champignons de la pourriture blanche se produit pendant la saison des pluies et son importance varie nettement selon les milieux forestiers : très limitée dans les forêts décidues, assez modérée dans la grande majorité des forêts sempervirentes, forte à massive dans les forêts sempervirentes des sites AGU et BHA, où l'espèce *Pæciloneuron indicum* est (respectivement) très présente et complètement dominante. Les feuilles de *P. indicum* semblent constituer une cible privilégiée des champignons de la pourriture blanche, mais les feuilles des autres espèces sont fréquemment attaquées dans ces deux peuplements.

		Forêts sempervirentes												Forêts décidues			
		3-3,5		4-4,5		5-5,5		6,5		5-5,5	6						
		VIR	BRSH	BREV	BAB	BHA	NIR	KOE	AGU	KOSH	SOM	ANS	LON	KAN	RIP	YEL	BAL
Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>				(++++)		(++++)		(+++)				++++				
Ss	<i>Pæciloneuron indicum</i>					++++		++++									
Sm	<i>Syzygium cumini</i>						++++					+++		++		+	
Ss	<i>Hopea parviflora</i>					++++					++						
Sm	<i>Dimocarpus logan</i>	++++		+++			++++	+++	++	++							
Ss	<i>Neolitsea zeylanica</i>		+	(+)	—												
Sm	<i>Persea macrantha</i>			—				—	(—)				(—)				
Sm	<i>Carallia brachiata</i>									—	—			—			
D	<i>Terminalia bellirica</i>													—	+	(—)	
D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	—					(—)	(—)					(—)			—	
D	<i>Terminalia alata</i>	(—)					(—)				—		(—)			—	
<u>Espèces forestières</u>		<u>Facteurs du milieu</u>										<u>Pourritures blanches</u>					
Ss	Sempervirentes sciaphiles	Les sites sont classés de gauche à droite par type de milieu forestier puis par durée croissante de la saison sèche édaphique										Proportion de feuilles infectées > 60% +++++					
Sm	Sempervirentes mésophiles											pour chaque espèce forestière 40-60% +++					
D	Décidues											(les parenthèses indiquant un faible échantillon foliaire) : 20-40% ++					
												1-20% +					
												0% —					

Tableau 3-IV. Taux d'infection foliaire par les champignons de la pourriture blanche de quelques essences forestières, dans les divers types de milieu forestier.

L'étude des variations saisonnières de l'humidité du sol (§ 2.4.2.3) a montré que le site BHA ne connaissait pas de véritable saison sèche édaphique. On peut donc se demander quelle est la part du pédoclimat et celle des caractéristiques physico-chimiques des feuilles de *P. indicum*, dans la prolifération anormale des champignons de la pourriture blanche. A cet effet, un échantillonnage des litières en place effectué à la fin de la saison des pluies, a permis d'estimer un taux de blanchiment des espèces végétales récoltées. Sur l'ensemble des sites d'étude, 36 espèces forestières ont été reconnues susceptibles de voir leurs feuilles consommées par les pourritures blanches ; ce nombre est sûrement très inférieur à la réalité, en raison du petit volume des échantillons examinés et de l'impossibilité d'identifier de nombreux fragments de feuilles. Plusieurs conclusions intéressantes peuvent toutefois être dégagées, partiellement illustrées par le tableau 3-IV.

i) Aucune espèce décidue, ou presque, n'est sensible aux pourritures blanches. Les deux seules exceptions relevées (*Terminalia bellirica* et *Pterocarpus marsupium*) ont un taux de blanchiment inférieur à 10%. L'absence de blanchiment a été vérifiée sur deux espèces décidues à large amplitude écologique (*Terminalia alata* et *Lagerstræmia microcarpa*) présentes dans plusieurs forêts sempervirentes.

ii) Les espèces sempervirentes les plus sensibles aux pourritures blanches sont de tempérament sciaphile ou mésophile, mais non héliophile.

iii) Les quatre espèces de Dipterocarpaceæ présentes dans les forêts étudiées sont sensibles aux pourritures blanches : fortement pour les espèces *Dipterocarpus indicus*, *Hopea ponga* et *Hopea parviflora*, mais légèrement pour l'espèce *Vateria indica*. L'exemple des Lauraceæ prouve toutefois que peuvent coexister dans une même famille des espèces

ultra-sensibles (e.g. *Cinnamomum malabathrum*) et d'autres totalement insensibles (e.g. *Persea macrantha*) aux pourritures blanches.

iv) Une espèce sempervirente mésophile à large amplitude (*Syzygium cumini*) permet de comparer le blanchiment dans des milieux forestiers très contrastés : insignifiant dans une forêt décidue humide, il est modéré à très fort dans trois forêts sempervirentes classées par durée décroissante de la saison sèche édaphique (de 6,5 à 4-4,5 mois). Une autre espèce (*Hopea parviflora*), sempervirente sciaphile, est massivement blanchie dans la forêt à *P. indicum* du site BHA et modérément seulement dans le site SOM. Ces deux exemples accréditent l'idée que les milieux les plus humides sont les plus favorables au développement des champignons de la pourriture blanche, mais ils sont insuffisamment représentatifs, d'autant plus qu'on peut leur opposer de petits contre-exemples, comme celui d'une espèce décidue (*Terminalia bellirica*) qui est légèrement blanchie dans la forêt décidue humide du site RIP et pas du tout dans la forêt sempervirente à longue saison sèche du site KAN. Le rôle supposé du pédoclimat sur les champignons de la pourriture blanche doit donc être confirmé par des observations complémentaires.

v) Que la décoloration des feuilles soit un phénomène lié aux essences forestières ou au pédoclimat, les taux de blanchiment globaux par site d'étude confirment les fortes différences visibles à l'œil nu entre les forêts décidues, les forêts sempervirentes "normales" et celles à *Pæciloneuron indicum* grégaire ; leurs fourchettes de valeurs respectives sont : 0-3%, 3-25%, 35-80%.

vi) Aucune corrélation entre l'altitude et l'importance des pourritures blanches n'apparaît au sein des forêts sempervirentes, ce qui paraît surprenant au vu de la très forte activité fongique que l'on constate dans les branches mortes des 3 forêts situées au dessus de 1400 m.

3.1.2.5 La microflore du sol, dans les agrégats

La partie interne d'agrégats prélevés à la surface du sol (horizon 0-5 cm) de trois sites (NIR et UPP, à forêt sempervirente de basse altitude ; BAL, à forêt décidue sèche) en fin de saison sèche, pendant et après la mousson (respectivement mars-avril, août et octobre 1988) a été observée au microscope électronique à transmission. Les échantillons ayant été fixés à l'acide osmique quelques heures après le prélèvement, la microflore observée est dans le même état que sur le terrain, du moins dans les microsites examinés. La variabilité spatiale pour un site et une saison de prélèvement donnée n'a pu être étudiée, mais le recoupement des informations collectées sur 3 sites x 3 saisons permet d'appuyer les conclusions suivantes sur au moins deux prélèvements. Les photos présentées sur les planches V et VI ont été choisies pour leur représentativité vis-à-vis de l'ensemble des observations.

La texture des sols des sites UPP et BAL est très semblable (30% d'argile plus limon fin) ; celle du sol de NIR est un peu plus fine (45% d'argile plus limon fin), mais on n'y observe pas une microflore plus abondante que dans l'autre forêt sempervirente (UPP).

Comme nous l'avons déjà évoqué (dans le § 3.1.1.2), les filaments mycéliens apparaissent peu nombreux à très rares dans tous les échantillons examinés, mais il est possible

que cela soit dû à la restriction des investigations faites à la partie interne des agrégats. Dans la forêt décidue, pas un filament mycélien contenant du cytoplasme n'a pu être observé et même les restes mélanisés sont exceptionnels, au moins en fin de saison sèche et en fin de saison des pluies. Sous forêt sempervirente, de rares filaments mycéliens aux parois claires et remplies de cytoplasme ont été observés pendant et à la fin de la saison des pluies.

Toutes les bactéries reconnaissables sont de type Gram -, ce qui est fréquent à l'intérieur des agrégats de sol (LAVELLE *et al.*, 1991). On peut distinguer celles qui sont en contact direct avec les restes végétaux (parois, pigments bruns) et que l'on peut supposer en pleine activité lytique, de celles qui sont entourées de substances organiques amorphes qu'elles ont sans doute produites (polyosides) et qui sont à l'état latent. Ces deux configurations sont abondantes à toute époque dans les deux forêts sempervirentes, quoiqu'un peu moins en fin de saison sèche. Sous forêt décidue, en revanche, les bactéries apparaissent moyennement fréquentes en milieu de saison des pluies à rares en fin de saison sèche et en fin de saison des pluies, et sont alors presque toutes en état latent. Deux hypothèses au moins, non exclusives, sont envisageables pour rendre compte de ces résultats :

i) la dessiccation du sol ne limite véritablement l'activité des bactéries qu'en dessous d'un certain seuil, qui ne serait franchi que sous forêt décidue pendant la saison sèche (cf § 2.4.2.3),

ii) le carbone facilement assimilable des exsudats racinaires joue un rôle important dans le développement des colonies bactériennes (CHENG et COLEMAN, 1990 ; ANDERSON *et al.*, 1985 ; BILLES *et al.*, 1986 ; NEWMAN, 1985 ; BOTTNER et BILLES, 1987) et cette exsudation est interrompue durant la période de défoliation pour les arbres décidus.

Parmi les colonies bactériennes entourées de polyosides, il est intéressant de remarquer celles qui sont enrobées par une couche de particules minérales phylliteuses orientées le long de la périphérie, dont la mise en place a nécessité un brassage par la macrofaune (probablement un transit dans l'intestin d'un ver de terre). Sous forêt sempervirente, de tels agrégats bactériens ont été vus à plusieurs reprises, alors que sous forêt décidue, un seul a été aperçu. L'activité plus importante des vers de terre sous forêt sempervirente contribue peut être à expliquer ces observations.

Planche de photos n° V

Observations ultrastructurales* du sol de surface sous forêt sempervirente à trois saisons différentes.

1	2	Fin de saison sèche
3	4	Saison des pluies
5	6	Fin de saison des pluies

Bactéries :

Bl Bactéries en train de lyser les produits bruns, moyennement nombreuses en fin de saison sèche, très nombreuses en milieu ou en fin de saison des pluies.

Ba Agrégat bactérien : colonie de bactéries entourée de polyosides, avec des phyllites orientées le long de la périphérie (3).

Bd Autres bactéries, isolées ou en colonies, et entourées de substances organiques souvent peu colorées, en état latent. Elles sont nombreuses à toute saison.

Matières organiques :

Pv Paroi végétale.

Pb Pigment brun, opaque aux électrons.

G Granules, issus (entre autres) de la biodégradation des pigments bruns par les bactéries.

* Observations au M.E.T. (microscope électronique à transmission) de coupes colorées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb (REYNOLDS, 1963).

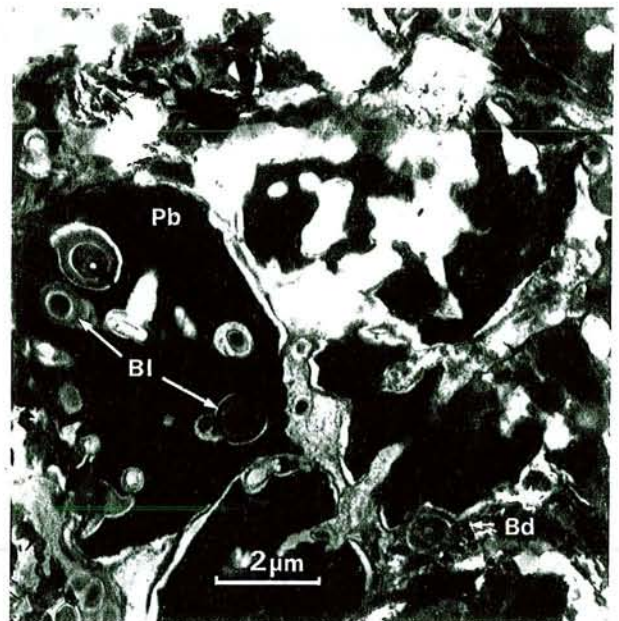
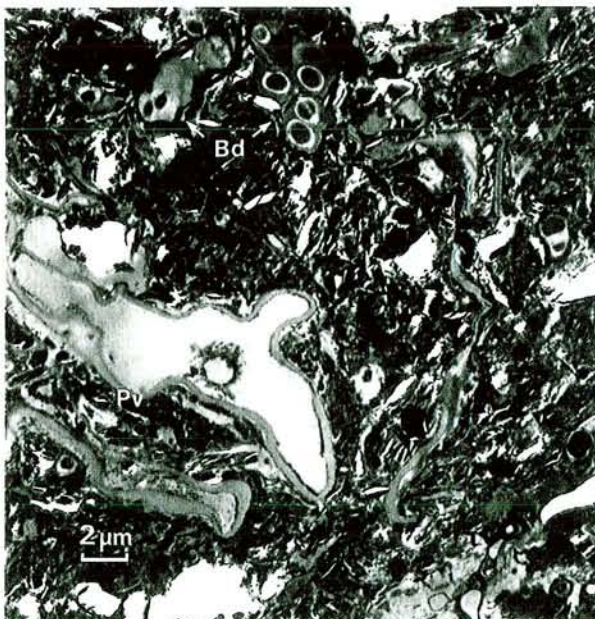
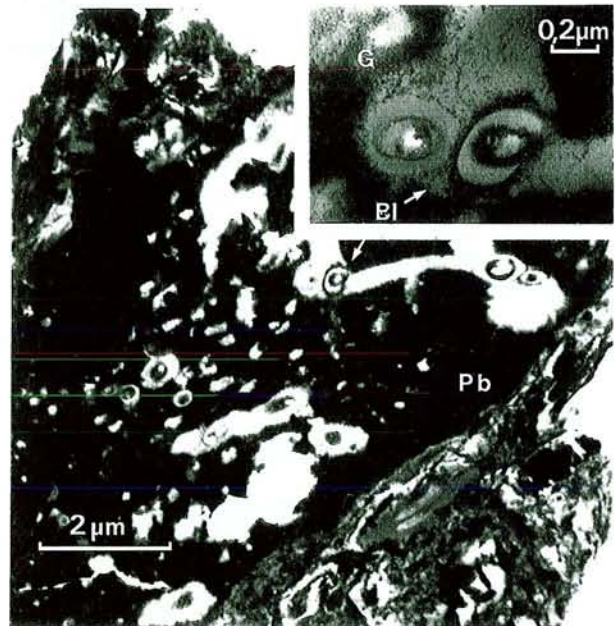
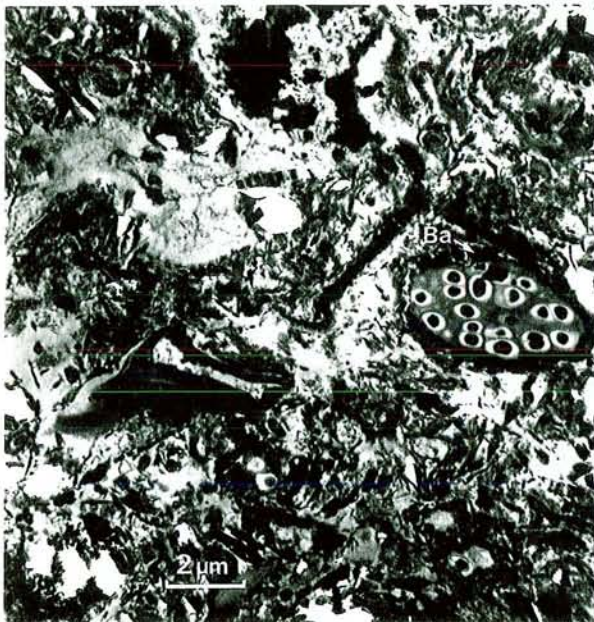
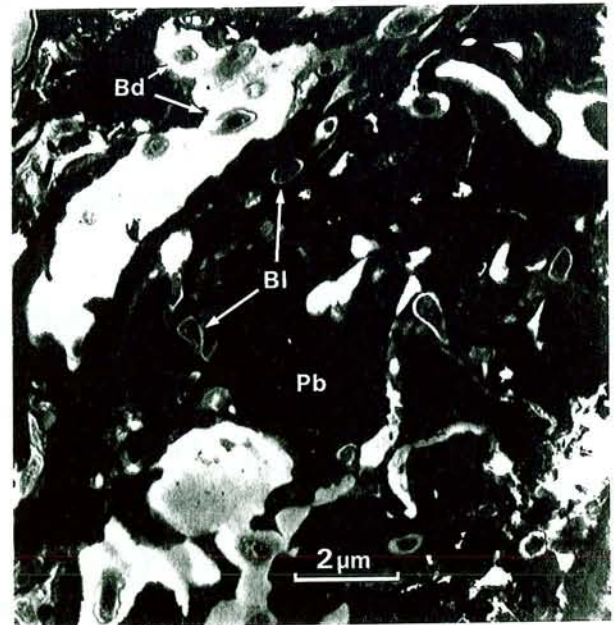
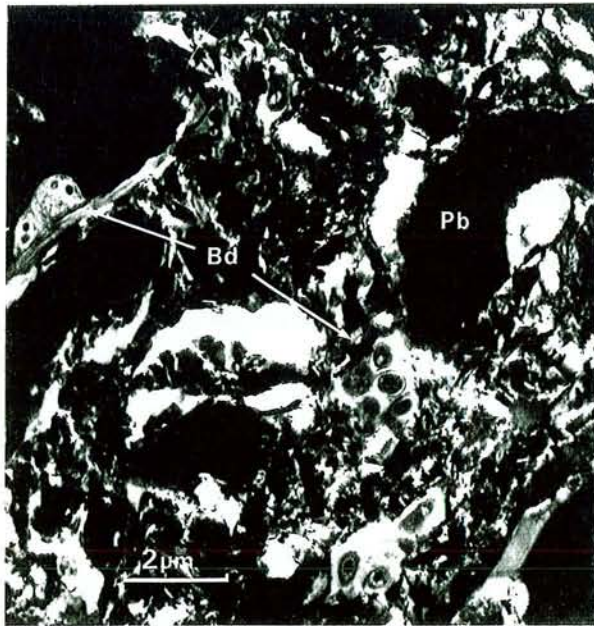


Planche V

Planche de photos n° VI

**Observations ultrastructurales* du sol de surface sous forêt
décidue à trois saisons différentes.**

1	2	Fin de saison sèche
3	4	Saison des pluies
5	6	Fin de saison des pluies

Bactéries :

Bl Bactéries en train de lyser les produits bruns, moyennement nombreuses en milieu de saison des pluies, absentes en fin de saison sèche et en fin de saison des pluies.

Bd Autres bactéries, isolées ou en petites colonies, et entourées de substances organiques souvent peu colorées, en état latent. Nombreuses en milieu de saison des pluies, mais rares en fin de saison sèche et en fin de saison des pluies.

Matières organiques :

Pb Pigments bruns, opaques aux électrons.

* Observations au M.E.T. (microscope électronique à transmission) de coupes colorées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb (REYNOLDS, 1963).

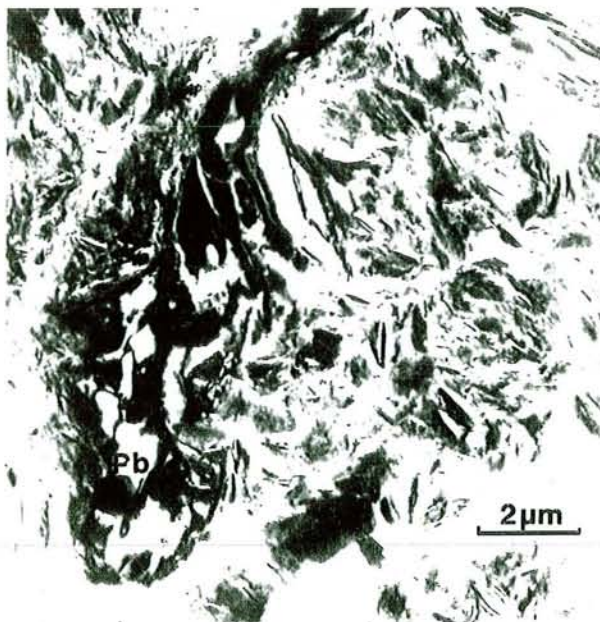
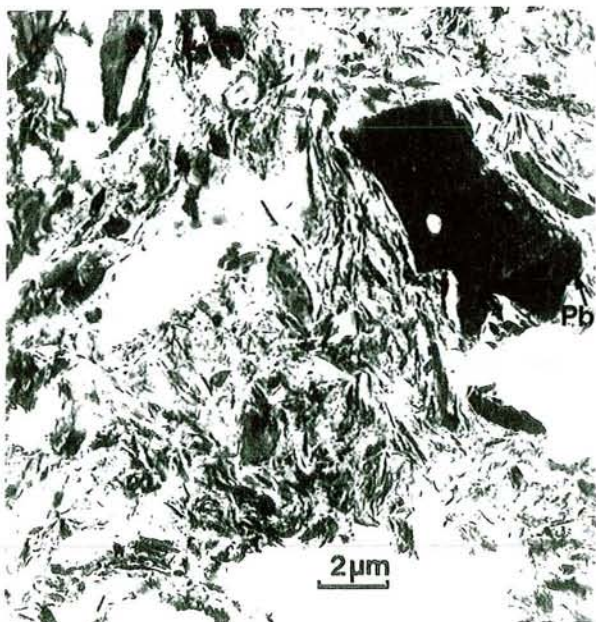
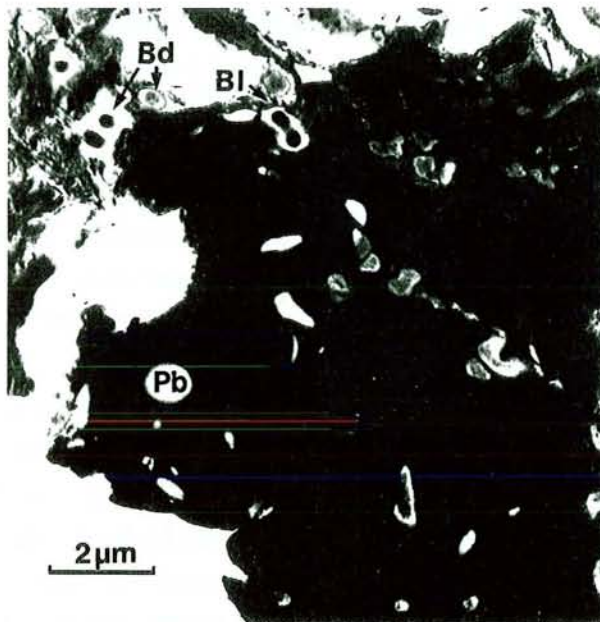
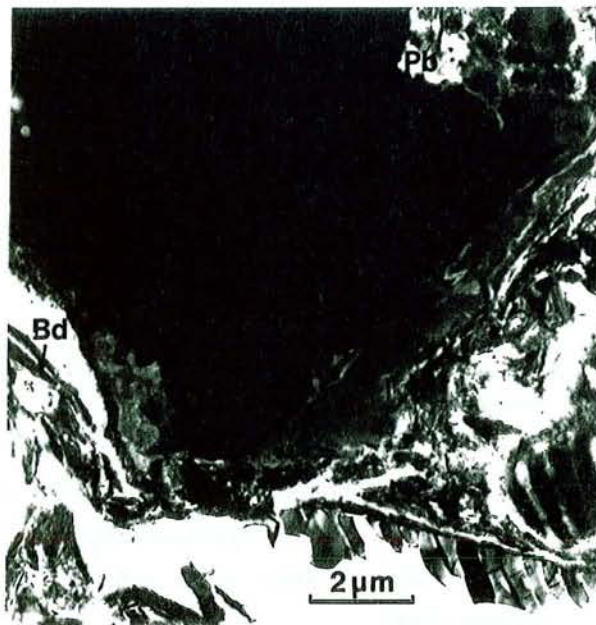


Planche VI

3.1.2.6 Conclusions

Il existe, à l'intérieur de notre région d'étude, un certain nombre de corrélations entre les facteurs du milieu (climat, sol, végétation) d'une part, l'abondance et l'activité des macro- et micro-organismes d'autre part.

i) Les vers de terre sont les macro-organismes les plus sensibles aux facteurs pédologiques (texture, richesse en bases échangeables) et à l'humidité du sol, elle même conditionnée par le climat, les propriétés physiques du sol et la densité du couvert végétal. La synthèse de tous ces facteurs confère aux forêts sempervirentes des populations de vers de terre plus importantes et, en général, plus diversifiées écologiquement (par la présence de vers épigés et épi-anéciques en plus des endogés) qu'aux forêts décidues. La variabilité au sein des forêts sempervirentes est toutefois considérable, et mérite d'être étudiée beaucoup plus en détail.

ii) Les termites ont une sensibilité évidente à certains facteurs du climat (température, durée de la saison sèche) et à la densité du couvert végétal ; le rôle de facteurs pédologiques comme la texture est probable, mais ne peut être clairement mis en évidence avec nos estimations rapides des populations de termites. Si l'on se ramène à la typologie forestière habituelle, il convient de distinguer les forêts sempervirentes de haute altitude entièrement (ou presque) dépourvues de termites, les forêts sempervirentes de moyenne et surtout de basse altitude qui ont les populations de termites les plus diversifiées, dominées par une proportion variable de champignonnistes et de xylophages, et enfin les forêts décidues où les termites champignonnistes sont toujours très majoritaires.

iii) Les champignons de la pourriture blanche se développent de façon très variable selon les espèces forestières et il est fort probable que l'humidité du sol favorise leur propagation. Quelle que soit l'importance relative des facteurs en cause, il apparaît clairement que les litières des forêts décidues sont très peu attaquées par les champignons de la pourriture blanche alors que celles des forêts sempervirentes le sont peu à moyennement dans le cas général, et massivement dans le cas exceptionnel des litières dominées par les feuilles de *Pæciloneuron indicum* (dans les sites AGU et surtout BHA).

iv) La microflore à l'intérieur des agrégats du sol est dominée par les bactéries, dont l'abondance et l'activité varient modérément au cours de l'année sous forêt sempervirente, alors qu'elles chutent nettement pendant la saison sèche sous forêt décidue.

La comparaison des populations de vers de terre et de termites dans les forêts de notre région et du reste du monde tropical nous amène à formuler avec prudence deux conclusions.

i) La biomasse des vers de terre semble très élevée (en moyenne) dans la région d'étude, par rapport aux valeurs rapportées en milieu forestier tropical ; ces résultats sont probablement dus en partie aux propriétés physico-chimiques favorables des sols.

ii) Les termites seraient en revanche peu abondants (mais leur biomasse n'a pas été estimée), ce qui pourrait être partiellement lié aux très fortes précipitations que reçoivent la plupart des forêts étudiées.

3.1.3 Disparition de la litière

La vitesse de disparition de la litière de la surface du sol a attiré depuis longtemps l'attention des chercheurs, pour deux raisons principales :

- i) elle est généralement considérée comme un critère important de fertilité, car si elle est rapide, elle est corrélée à un cycle rapide des éléments minéraux et à la formation de matières organiques peu acides et non complexantes,
- ii) elle a pour conséquence très visible une accumulation de litière plus ou moins forte à la surface du sol, à différents stades de décomposition, qui constitue un critère essentiel de la typologie des grands types d'humus (mull, moder, mor).

De notre point de vue, il n'est pas tant intéressant de savoir à quelle vitesse la litière est soustraite de la surface du sol que de savoir vers où, et sous quelle forme, elle est exportée ; nous avons vu que cela était en grande partie déterminé par l'importance relative des différents organismes décomposeurs en présence (cf § 3.1.1). Cependant, à défaut de données quantitatives sur les différentes voies de transformation de la litière, des mesures globales de la vitesse de disparition apportent des informations utiles à considérer.

3.1.3.1 Les méthodes d'étude

Théorie de base

La vitesse de disparition de la litière peut être quantifiée par un ou plusieurs paramètres (selon le modèle de décomposition que l'on choisit) que l'on appelle généralement "coefficients de décomposition". Le modèle de base, dit exponentiel simple, suppose l'homogénéité de la litière (ou d'une partie de la litière à laquelle on restreint l'étude - les feuilles par exemple) vis-à-vis des organismes décomposeurs, ainsi qu'une activité uniforme de ces derniers au cours du temps ; il est caractérisé par l'équation différentielle (OLSON, 1963)

$$\frac{dL}{dt}(t) = a(t) - k \cdot L(t)$$

où $L(t)$ est la quantité de litière au sol en fonction du temps, $a(t)$ la densité de fonction des apports (*i.e.* la fonction telle que $a(t) \cdot dt$ égale la quantité d'apports entre les instants t et $t+dt$, lorsque dt est très petit) et k le coefficient de décomposition de la litière.

Si $L_f(t)$ désigne la masse d'un échantillon de litière bien déterminé (étiqueté ou enfermé dans un sac en filet) et néanmoins soumis aux mêmes conditions que la litière environnante, la même équation lui est applicable, avec des apports nuls ; elle s'intègre facilement pour obtenir

$$L_f(t) = L_{f0} \cdot e^{-kt}$$

L_{f0} étant la masse de l'échantillon à l'instant $t=0$. Le coefficient k peut être calculé à partir des masses L_{f1} et L_{f2} de l'échantillon, mesurées à deux instants quelconques t_1 et t_2 :

$$k = \frac{1}{t_2 - t_1} \cdot \ln\left(\frac{L_{f1}}{L_{f2}}\right) \quad (1)$$

Dans le cas général de la litière recevant des apports, l'équation différentielle peut être intégrée de façon formelle entre les instants t_1 et t_2 :

$$\int_{t_1}^{t_2} \left[\frac{dL}{dt}(t) \right] . dt = \int_{t_1}^{t_2} [a(t) - k \cdot L(t)] . dt$$

et si l'on pose $L_1 = L(t_1)$, $L_2 = L(t_2)$ les litières aux instants t_1 et t_2

$$A_{1,2} = \int_{t_1}^{t_2} a(t) . dt \quad \text{la quantité d'apports entre } t_1 \text{ et } t_2$$

$$\bar{L}_{1,2} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} L(t) . dt \quad \text{la litière moyenne entre } t_1 \text{ et } t_2$$

on déduit le coefficient de décomposition :

$$k = \frac{A_{1,2} + L_1 - L_2}{\bar{L}_{1,2} \cdot (t_2 - t_1)} \quad (2)$$

Les formules (1) et (2) permettent ainsi de calculer, selon deux méthodes différentes, un coefficient de décomposition saisonnier, *i.e.* défini pour une période pendant laquelle il est raisonnable de considérer que l'activité des décomposeurs est uniforme. Si cette dernière hypothèse est admise pour l'année entière, et si l'on suppose en outre que la litière a atteint son état d'équilibre, les formules (1) et (2) deviennent respectivement (en exprimant le coefficient de décomposition en an^{-1}) :

$$k = \text{Ln} \left(\frac{L_{f0}}{L_{f1}} \right) \quad (1')$$

$$k = \frac{A}{\bar{L}} \quad (2')$$

où L_{f0} et L_{f1} sont les masses d'un même échantillon de litière (généralement enfermé dans un filet) aux dates $t=0$ et $t=1$ an, A est la somme des apports annuels de litière par unité de surface et $\bar{L}$ la quantité moyenne de litière au sol par unité de surface. OLSON (1963) a démontré ces deux formules bien connues, notamment la seconde qui est restée attachée à son nom, mais il n'a établi cette formule (2') que dans le cas restrictif d'une forêt sempervirente idéale, c'est-à-dire à apports constants au cours de l'année ; cette hypothèse s'avère en fait inutile, même si elle est indirectement liée à l'hypothèse d'un coefficient de décomposition constant au cours de l'année, puisque chacune suppose implicitement des conditions climatiques uniformes.

Si l'ensemble des conditions énoncées jusqu'ici sont vérifiées, il est possible de quantifier la vitesse de disparition de la litière par son temps de "demi-séjour" à la surface du sol, ou par celui de disparition à 95%, qui sont inversement proportionnels à k (cf OLSON, *ibid.*).

Deux principales méthodes de terrain sont utilisées pour estimer k . La première, utilisant les équations (1) et (1'), consiste à disposer dans la litière des sacs en filet contenant des échantillons foliaires contrôlés (*i.e.* choisis, pesés et éventuellement analysés), que l'on ramasse et pèse ensuite à différents intervalles. La seconde, utilisant les équations (2) et (2'), utilise les mesures globales d'apports et d'accumulation de la litière à la surface du sol.

Avant de comparer les coefficients de décomposition obtenus par l'une ou l'autre méthode dans un certain nombre de forêts tropicales, il est nécessaire de souligner les difficultés que soulève un tel exercice. Elles sont de deux ordres, que nous examinerons successivement :

- i) théorique, car l'existence des rythmes saisonniers et de plusieurs types d'hétérogénéité dans le matériel végétal contredisent les hypothèses adoptées pour établir le calcul du coefficient de décomposition,
- ii) pratique, car les objectifs, les protocoles de mesure et la qualité des résultats des divers auteurs varient de façon très importante.

Rythmes saisonniers

Tout climat un peu contrasté entraîne des variations saisonnières de l'activité biologique dans les litières, donc du coefficient de décomposition. Le coefficient de décomposition annuel peut être défini comme la moyenne des valeurs prises au cours de l'année : $\bar{k} = \frac{1}{\int_0^1 k(t).dt}$. Un

calcul théorique simple montre que ce coefficient moyen prédit exactement la diminution de poids d'un sac de litière au bout d'un nombre entier d'années, mais qu'il n'est pas forcément égal au rapport $\frac{A}{L}$. Quelques hypothèses simplificatrices de la réalité permettent de calculer (par

ordinateur) l'écart relatif entre $\frac{A}{L}$ et $\bar{k}$: on suppose le coefficient de décomposition et les

apports de litière uniformes par intervalles mensuels, et on détermine leurs variations par des courbes unimodales paramétrées par un mode et une amplitude. Un passage en revue de toutes les situations réalistes montre que le rapport $\frac{A}{L}$ est presque toujours égal ou légèrement inférieur

à $\bar{k}$, l'écart relatif n'excédant qu'exceptionnellement 10% (FERRY, en préparation).

Hétérogénéité du matériel végétal

L'hypothèse d'homogénéité du matériel végétal, qui est le fondement du modèle exponentiel simple, est critiquable à plusieurs niveaux.

Le premier niveau, élémentaire, est l'existence de vitesses de décomposition très différentes entre les grands types de matériau présents dans la litière : feuilles, branches (petites, grosses), organes reproducteurs très divers. Les feuilles représentent le compartiment le plus abondant des apports (des 2/3 aux 3/4, en moyenne) et le plus homogène du point de vue de la surface spécifique. Ces avantages expliquent le fait que la quasi totalité des expériences de décomposition en filet utilisent des feuilles, et ne prennent en considération que la décomposition du matériel foliaire pour comparer le fonctionnement des différents écosystèmes. Nous verrons cependant un peu plus loin que cette solution entraîne des difficultés pratiques pour la méthode des mesures globales.

Le second niveau d'hétérogénéité est la diversité spécifique, qui affecte particulièrement les forêts tropicales. La variabilité inter-spécifique des vitesses de décomposition des feuilles est remarquée par tous les auteurs qui ont pu l'expérimenter, un exemple extrême étant fourni par CUEVAS et MEDINA (1983) qui citent des coefficients de décomposition de trois espèces

amazoniennes compris entre 0,6 et 4,1 an⁻¹. Pour que la comparaison des écosystèmes reste possible sur la base d'un seul paramètre⁸, il est nécessaire de définir un coefficient de décomposition moyen au cours d'un intervalle de temps standard. Afin de respecter la représentativité de l'écosystème et les rythmes saisonniers, il paraît logique de déduire ce coefficient moyen de la perte de poids en un an d'un échantillon foliaire dont la composition spécifique reflèterait la somme des retombées annuelles. Un calcul de l'écart relatif entre $\frac{A}{L}$ et ce

coefficient moyen a été effectué en supposant la distribution de fréquence des coefficients k spécifiques uniforme entre deux seuils (et nulle à l'extérieur) ; dans ce cas, l'écart relatif ne serait inférieur à -10% que si le seuil minimum de cette distribution se situait en deçà de 0,3 an⁻¹ et il ne serait supérieur à 10% que si le seuil maximum se situait au delà de 6,5 an⁻¹, avec une différence entre les deux seuils supérieure à 4,8 an⁻¹ (FERRY, en préparation). On peut estimer que dans la très grande majorité des cas, le rapport $\frac{A}{L}$ n'est pas très différent du coefficient de décomposition annuel moyen, tel que nous l'avons défini.

Le troisième niveau d'hétérogénéité est lié à la diversité des composants de la feuille (MINDERMAN, 1968) et à la consommation plus rapide de certains tissus par la pédofaune, ou de certains composés cellulaires par les micro-organismes. Tout observateur peut constater sur le terrain que le pétiole des feuilles disparaît souvent après le limbe, et des expériences de décomposition en laboratoire ou sur le terrain montrent qu'il est souvent nécessaire de recourir à un modèle exponentiel à deux compartiments, pour rendre compte de la cinétique de décomposition⁹ (WIEDER et LANG, 1982 ; ESCUDERO *et al.*, 1987, et CARPENTER, 1981, cité par les précédents). Admettant que la décomposition est bien décrite par un modèle exponentiel double, avec un compartiment labile et un compartiment résistant, il est encore possible de définir un coefficient de décomposition moyen, à partir de la perte de poids annuelle d'un échantillon représentatif. On peut montrer que, dans cette situation, le rapport $\frac{A}{L}$ a une réponse

⁸Une démarche alternative consiste à établir des régressions entre les coefficients de décomposition (en filet) d'échantillons monospécifiques et leurs facteurs supposés : teneur en lignine, tanins, azote de ces échantillons, paramètres du climat. A partir de 39 échantillons, provenant de 11 sites tempérés (froid à chaud), DYER *et al.* (1990) montrent ainsi que l'évapotranspiration réelle et la teneur en lignine des échantillons expliquent 78% de la variance de la décomposition. Cette méthode n'est cependant pas applicable actuellement au milieu tropical, en raison du nombre insuffisant de données adéquates.

⁹Remarquons cependant que la nécessité de considérer deux compartiments au cours de la décomposition n'a toujours pas été démontrée de façon convaincante en milieu tropical. Certaines courbes de décomposition établies par SPAIN & LE FEUVRE (1987), dans une forêt tropicale sempervirente de basse altitude, concluent dans ce sens, mais le ralentissement de la décomposition qu'ils observent pendant la seconde moitié de l'expérience n'est peut-être dû qu'à des conditions climatiques beaucoup plus défavorables (plus froides de 4°C et très sèches). D'autres auteurs observent à l'inverse une linéarisation, donc une accélération, de la décomposition dans les dernières phases (BERNHARD-REVERSAT, 1977 ; SWIFT *et al.*, 1981). Le modèle exponentiel simple paraît satisfaisant à ANDERSON *et al.* (1983).

amplifiée aux variations des vitesses de décomposition des deux compartiments : il sous-estime les faibles valeurs du coefficient moyen, d'autant plus que le compartiment résistant est très résistant, et sur-estime ses fortes valeurs, d'autant plus que le compartiment labile est très labile et à condition que le compartiment résistant soit à la fois peu résistant et peu abondant (FERRY, en préparation). Le rapport $\frac{A}{L}$ ne pourrait donc plus être considéré comme un équivalent du

coefficient de décomposition moyen de la litière, qui reste mesurable par la méthode des filets, mais offrirait néanmoins une échelle de comparaison cohérente entre écosystèmes forestiers.

Il s'avère finalement que la formule d'Olson a un champ d'application très large, même si la plupart des hypothèses qui ont fondé sa démonstration ne sont pas rigoureusement vérifiées. Utilisée pour les feuilles seulement, elle permet de calculer un coefficient de décomposition identique à celui que l'on peut déduire de la perte de poids annuelle d'un échantillon foliaire représentatif des apports de la forêt étudiée, sauf s'il s'avère que le matériel foliaire est constitué de parties très labiles et d'autres très résistantes à la décomposition, nécessitant le recours à un modèle de décomposition à deux compartiments. Cette dernière éventualité reste toutefois à prouver en milieu tropical.

Avant d'aborder les questions de variabilité de protocole d'une étude à l'autre, il faut rappeler que le confinement de la litière dans des sacs en filet est susceptible de modifier les conditions d'aération et d'humidité, et donc de perturber les facteurs de l'activité biologique (WITKAMP et OLSON, 1963). La perturbation est toutefois mineure dans les sacs à mailles larges (de l'ordre du centimètre) auxquels nous nous référerons par la suite, ce choix entraînant en revanche des risques non négligeables de perte de débris fins (estimés à environ 4% du poids foliaire lors du ramassage, par LOUSIER et PARKINSON, 1976). Pour être sûr de ne pas obtenir des résultats trop faussés par ces pertes incontrôlées, d'autant plus importantes que la décomposition avance, il faut éviter de calculer des coefficients de décomposition exponentielle à partir de masses résiduelles inférieures à un certain seuil, que nous fixerons à 10%.

Définition et tri du matériel végétal étudié

Le tri du matériel d'origine foliaire est moyennement aisé dans les apports, et devient très fastidieux dans la litière au sol, en raison de la proportion bien plus importante des débris. Cela est d'autant plus vrai que l'on prend en compte des débris plus fins, qui sont en outre difficiles à collecter de façon exhaustive et sans confusion avec la matière organique fraîche de l'horizon A₁. Il est donc nécessaire de fixer une limite inférieure de taille pour les débris, qui pourrait raisonnablement se situer entre 2 et 5 mm¹⁰, comme le suggère PROCTOR (1983) à propos des apports. Cependant, aucun auteur utilisant la méthode des mesures globales ne se réfère explicitement à une telle limite de taille ; on peut donc craindre des variations importantes du contenu réel de la litière ramassée au sol.

¹⁰Nous même avons récolté la litière au sol à l'aide d'un tamis de 2 mm : le travail de séparation est déjà considérable et il nous paraît illusoire de vouloir collecter des fractions plus fines.

Dans un grand nombre d'études, le matériel végétal d'origine foliaire n'est pas séparé du reste, au moins dans la litière au sol. Dans ces cas là, il n'est possible que de calculer un coefficient de décomposition de la "litière totale fine", qui inclut théoriquement toutes les retombées sauf les branches de diamètre supérieur à 2 cm (ANDERSON et SWIFT, 1983), cette limite diamétrale variant en fait de 1 à 10 cm selon les auteurs, quand elle n'est pas inexistante ou non spécifiée (PROCTOR, 1983). Un certain nombre d'études en milieu forestier tropical permettent de calculer à la fois le coefficient de décomposition des feuilles et celui de la litière totale fine, donc d'établir une régression linéaire entre ces deux paramètres. Il s'avère ainsi que le coefficient de décomposition de la litière totale fine est en moyenne égal à 80% du coefficient de décomposition foliaire, avec une corrélation très hautement significative, mais une variance résiduelle assez importante, le rapport des deux coefficients variant entre 50 et 98%.

Le problème du séchage du matériel végétal, à l'air ou en étuve à 105°C, est également un facteur d'hétérogénéité entre les diverses publications, signalé par PROCTOR (*ibid.*).

Si l'on étudie la décomposition avec des échantillons foliaires enfermés dans des filets, le problème majeur réside dans le choix des échantillons foliaires mélangés, censés refléter la composition spécifique des apports : la constitution de tels échantillons est irréalisable, et seul un grand nombre de répétitions, de composition spécifique aléatoire, est susceptible de pallier cette difficulté. Dans la réalité, les auteurs qui utilisent des échantillons de "litière mélangée" ne donnent aucun détail sur le protocole de collecte des feuilles et de leur répartition dans les filets, et un certain nombre d'études n'utilisent que des échantillons monospécifiques, destinés à mettre en évidence certains facteurs de la décomposition à l'intérieur de leur dispositif d'étude.

Fiabilité statistique des mesures

Concernant les apports de litière, de nombreuses critiques ont été formulées par PROCTOR (1983) quant à l'extension spatiale et temporelle des dispositifs de récolte, jugés très variables et trop peu fiables en général : le nombre de cadres de collecte est souvent inférieur à 20 (qui serait le minimum nécessaire), le placement des cadres est fréquemment systématique et non au hasard, l'intervalle de confiance des mesures est trop grand ou absent, la durée de l'étude est souvent inférieure à 3 ans (qui serait le minimum nécessaire), la fréquence des récoltes est parfois trop faible. La taille et la forme variables des cadres, voire la collecte des apports sur des surfaces du sol nettoyées de leur végétation, contribuent à rendre les comparaisons difficiles entre les diverses études.

La plupart de ces critiques s'appliquent également au ramassage de la litière au sol ; il faut ajouter que les surfaces échantillonnées sont parfois extrêmement faibles, avec un total des divers prélèvements souvent inférieur à 10 m², voire à 1 m².

Concernant les expériences de décomposition en filet, on remarque que leur durée est généralement de l'ordre d'un an, voire inférieure, et qu'il n'existe pratiquement pas d'étude de variabilité inter-annuelle. Peu d'auteurs ont eu l'ambition d'obtenir par cette méthode un coefficient global de décomposition caractérisant l'écosystème étudié, et dans ces rares cas là, aucune démarche statistique visant à maîtriser le problème de la variabilité inter-spécifique n'a été décrite.

Finalement, il est clair que la comparaison des coefficients de décomposition foliaires obtenus dans l'ensemble du monde tropical est rendue beaucoup plus délicate par la forte

hétérogénéité des protocoles de mesure utilisés que par les difficultés théoriques d'application des formules, soulevées précédemment. Il n'y a pourtant guère d'alternative, avec les données disponibles aujourd'hui, que d'en accepter le plus grand nombre, en espérant que le bon sens des auteurs a limité les erreurs systématiques, que l'on peut redouter en constatant les insuffisances méthodologiques. La prudence sera de rigueur pour toutes les interprétations.

En milieu forestier tropical, la méthode des mesures globales a été beaucoup plus employée que celle des filets. Cela est notamment le cas dans la région des Ghâts occidentaux, où nous ne disposons que des mesures de retombées et de litière au sol effectuées par PASCAL (1984 et non publ.), dans une forêt sempervirente de moyenne altitude et une forêt décidue sèche.

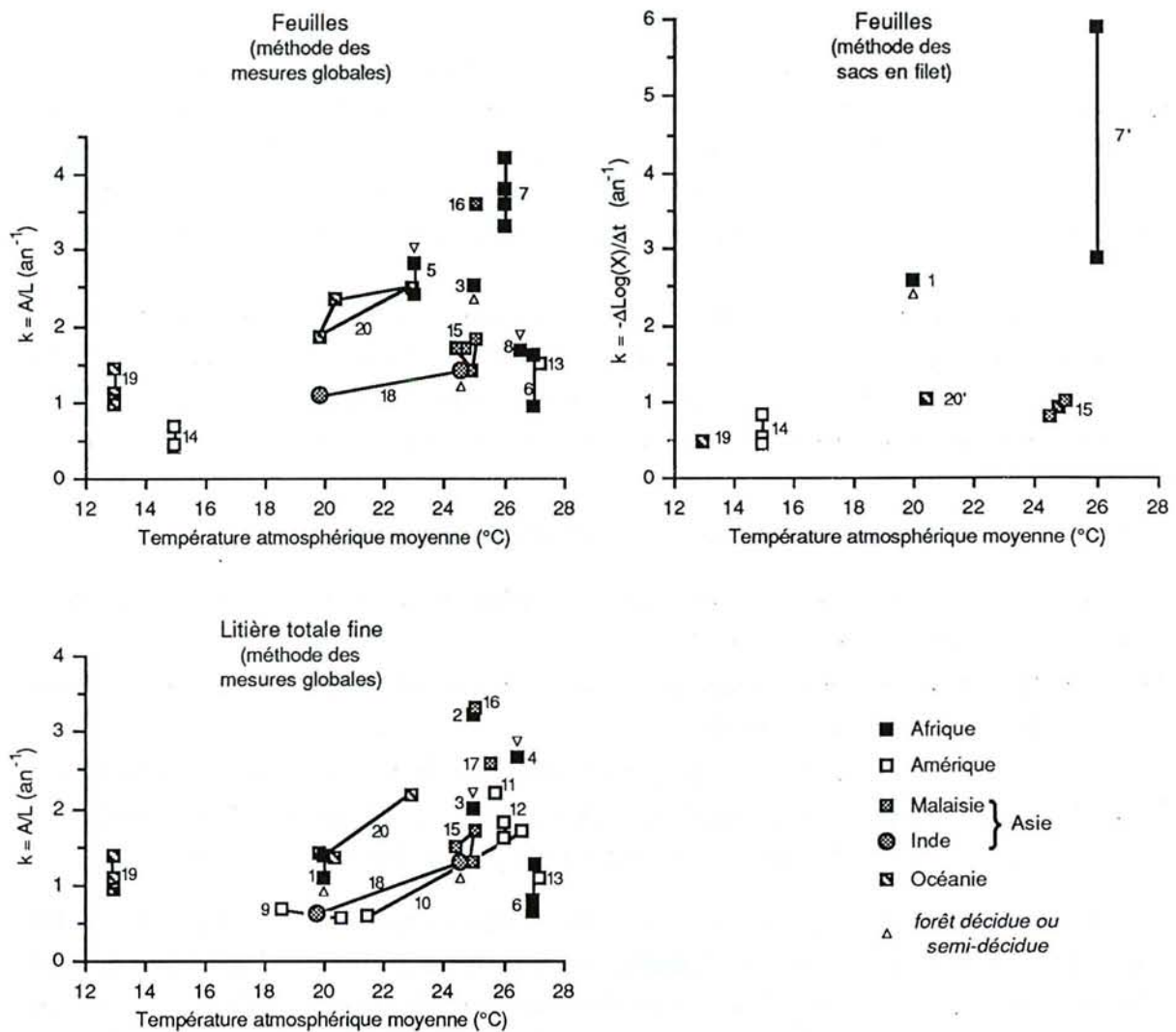
Nous mêmes n'avons effectué dans nos sites d'étude qu'une seule série d'estimations de la litière au sol, en fin de saison des pluies. Nous utiliserons donc extensivement les données de PASCAL (*ibid.*), pour comparer les vitesses de décomposition dans les Ghâts occidentaux et le reste du monde tropical, puis pour exploiter nos données de litière au sol.

3.1.3.2 Coefficient annuel de décomposition

Une revue des coefficients annuels de décomposition en milieu forestier tropical et tempéré amène ANDERSON et SWIFT (1983) à :

- i) rapprocher les forêts tropicales de haute altitude des forêts tempérées, par leurs vitesses de décomposition plus faibles,
- ii) remarquer pour les forêts tropicales de basse altitude l'existence de différences entre grandes régions géographiques, opposant des vitesses de décompositions très rapides en Afrique à des vitesses plus lentes en Amérique ou en Asie du Sud-est.

Ces conclusions sont clarifiées par les diagrammes de la figure 3-5, qui représentent les coefficients annuels de décomposition foliaires (ou de la litière totale fine) d'un certain nombre de forêts tropicales, en fonction de la température moyenne des sites d'étude. Comme on s'y attend, les coefficients de décomposition apparaissent positivement corrélés à la température, mais avec une variance résiduelle très élevée, dont rend partiellement compte la classification des sites d'étude par grandes zones géographiques. Les vitesses de décomposition des forêts africaines sont toujours parmi les plus élevées, si l'on excepte les études de DEVINEAU (1976) en Côte d'Ivoire et de SWIFT *et al.* (1981) au Nigéria - remarquons que ces exceptions correspondent à deux des sites les plus secs (pluviosité inférieure à 1300 mm.a⁻¹). Les vitesses de décomposition en Amérique centrale et amazonienne paraissent relativement faibles, mais il existe peu d'estimations directes des coefficients de décomposition foliaires. Les données asiatiques proviennent essentiellement de Malaisie, et sont néanmoins très variables entre les pôles africain et américain ; les coefficients établis par PASCAL (*ibid.*) en Inde - les seuls existant pour ce pays - semblent plutôt faibles, mais cela résulte peut-être d'une récolte assez exhaustive des débris fins dans la litière au sol. Quant aux coefficients de décomposition foliaires établis en Océanie, ils sont difficilement interprétables car ils paraissent très élevés ou très faibles selon que l'on considère les résultats obtenus par la méthode des mesures globales ou par celle des sacs en filet.



1 - Zaïre (MALAISSE *et al.*, 1975). 2 - Zaïre (LAUDELOUT & MEYER, 1954). 3 - Ghana (JOHN, 1973). 4 - Nigéria (MADGE, 1965). 5 - Nigéria (HOPKINS, 1966). 6 - Nigéria (SWIFT *et al.*, 1981). 7 - Côte d'Ivoire (BERNHARD, 1970). 7' - Côte d'Ivoire (BERNHARD-REVERSAT, 1972). 8 - Côte d'Ivoire (DEVINEAU, 1976). 9 - Porto Rico (DUGGER, 1978). 10 - Colombie (JENNY *et al.*, 1949). 11 - Guyane française (PUIG, 1979). 12 - Trinidad (CORNFORTH, 1970). 13 - Brésil (KLINGE, 1973). 14 - Jamaïque (TANNER, 1981). 15 - Malaisie (ANDERSON *et al.*, 1983). 16 - Malaisie (OGAWA, 1978 ; YODA, 1978). 17 - Malaisie (KIRA, 1978). 18 - Inde (PASCAL, 1984 et non publ.). 19 - Papouasie - Nouvelle Guinée (EDWARDS, 1977). 20 - Australie (SPAIN, 1984). 20' - Australie (SPAIN & LE FEUVRE, 1987).

Les articles 2, 4, 9, 12, 13, 16, 17 n'ont pas été consultés directement : les résultats sont extraits de BROWN & LUGO (1982) et de ANDERSON *et al.* (1983). La plupart des températures moyennes sont des estimations de BROWN & LUGO (*ibid.*).

Figure 3-5. Coefficients de décomposition de la litière totale fine et des feuilles (d'après la méthode des mesures globales ou des sacs en filet) dans un certain nombre de forêts tropicales, en relation avec la température et la zone géographique.

L'activité des termites, et particulièrement des Macrotermitinæ, fournit une explication possible à certaines différences interrégionales, comme le suggèrent ANDERSON et SWIFT

(*ibid.*). Les termites champignonnistes sont absents du continent américain, et sont à l'inverse très répandus en Afrique (BACHELIER, 1978) ; compte tenu de leur rôle potentiellement très important vis-à-vis de la disparition de la litière (cf § 3.1.1), il est tentant de leur attribuer la cause de l'écart entre les coefficients de décomposition relevés dans ces deux régions du Monde.

Cette hypothèse rend également compte des vitesses de décomposition très variées que l'on rencontre en Malaisie (cf figure 3-5) : les coefficients de décomposition très élevés d'OGAWA (1978) ont été établis dans la forêt de Pasoh, où l'activité des termites champignonnistes est très forte, alors que ceux, beaucoup plus faibles, d'ANDERSON *et al.* (1983) correspondent à la forêt de Mulu où COLLINS (1980) n'a relevé qu'une présence infime des Macrotermitinæ et où des expériences de décomposition de litière dans des filets à mailles fines et larges concluent que le rôle de la faune est négligeable vis-à-vis de la disparition de la litière (ANDERSON *et al.*, *ibid.*).

Enfin, l'activité des termites pourrait également expliquer la vitesse de décomposition plus rapide dans une forêt sempervirente sèche du Zaïre (point no 1 sur la figure 3-5), que dans la forêt sempervirente d'Attapadi, dans les Ghâts occidentaux, bien que la température atmosphérique moyenne des deux sites soit identique. La décomposition de la litière dans la région est attribuée en grande partie à la consommation des termites, qui semblent étonnamment abondants¹¹, et qui seraient responsables de 25 à 65% de la perte de poids d'échantillons foliaires placés dans des filets (MALAISSE *et al.*, 1975). Dans les forêts des Ghâts occidentaux, en revanche, nos observations montrent qu'au delà de 900-1000 m d'altitude (donc au dessous d'une température atmosphérique de 20°C environ), la grande majorité des branches au sol pourrissent au lieu d'être consommées par les termites.

L'effet du couvert végétal sempervirent ou décidu, mêlé à celui d'un climat plus humide ou plus sec, n'apparaît pas clairement. Au Nigéria, la décomposition apparaît légèrement plus rapide dans la forêt semi-décidue d'Olokemeji ($k_F=2,8$) que dans la forêt sempervirente d'Omo ($k_F=2,4$) (HOPKINS, 1966). Une tendance inverse est observée au Zaïre, et surtout en Côte d'Ivoire, où les coefficients de décomposition établis par BERNHARD (1970) dans les forêts sempervirentes du Banco et de Yapo ($k_F=3,4-4,3$) sont nettement plus élevés que celui de DEVINEAU (1976) dans les forêts décidues de Lamto ($k_F=1,7^{12}$).

Les études saisonnières (cf § suiv.) montrent que la saison sèche est défavorable à la décomposition de la litière, ce qui expliquerait une décomposition globalement plus lente sous

¹¹Au moins deux espèces xylophages (*Microcerotermes sp.* et *Amitermes sp.*) et trois espèces champignonnistes (*Pseudocanthotermes spiniger*, *Odontotermes sp.* et *Macrotermes falciger*) décomposent la litière. Les biomasses des 3 espèces champignonnistes, mesurées par GOFFINET (non publ., cité par MALAISSE *et al.*, 1975) pendant leur période d'activité, semblent considérables, allant jusqu'à dépasser 100 g.m⁻² (≈ 15000 indiv.m⁻²) pour *Odontotermes sp.*, soit 10 fois plus que les plus fortes biomasses moyennes de termites actuellement publiées dans le monde (cf. tableau 3-IV). La représentativité spatiale du prélèvement n'est pas indiquée.

¹²Cette valeur est le résultat de notre calcul, qui prend en compte les débris fins ramassés au sol et leur attribue une proportion de matériel foliaire identique à celle de la litière facilement identifiable.

forêt décidue. En revanche, le facteur qualité de la litière pourrait favoriser la décomposition dans les forêts décidues, s'il s'avérait général que les feuillages sempervirents sont plus riches en lignine que les feuillages décidus, comme le suggèrent ANDERSON et SWIFT (1983) ainsi qu'un exemple étudié par SCHLESINGER et HASEY (1981).

3.1.3.3 Rythme saisonnier de la décomposition

(d'après les données de PASCAL, 1984 et non publ.)

L'année a été découpée en quatre trimestres, correspondant autant que possible à des phases climatiquement homogènes. La collecte régulière des apports et de la litière au sol¹³ pendant trois ans, dans la forêt sempervirente de moyenne altitude d'Attapadi et la forêt décidue sèche d'Ainurmarigudi, ont permis à PASCAL (*ibid.*) de calculer quatre coefficients saisonniers de décomposition. A Attapadi, le calcul de ces coefficients fait apparaître à deux reprises des valeurs négatives aberrantes en saison sèche, que l'auteur a remplacées par des valeurs nulles, sans modifier le coefficient de décomposition de la saison suivante ou précédente ; un examen des hypothèses implicites de cette substitution nous a amené à refaire un autre calcul¹⁴, qui conduit à des résultats légèrement différents.

Les moyennes et les écarts types des quatre coefficients saisonniers de décomposition ainsi obtenues sont indiqués dans le tableau 3-V. Dans les deux forêts, la vitesse de décomposition apparaît minimale pendant la saison sèche, un peu plus élevée pendant le trimestre qui couvre la fin de la saison sèche et le début de la saison des pluies ainsi que pendant la saison des pluies, et beaucoup plus élevée en fin de saison des pluies.

La différence entre les coefficients de décomposition de la saison sèche et des deux périodes humides qui lui succèdent ne paraît pas significative, au regard des écarts types, mais il est fort probable qu'elle soit néanmoins réelle, au moins dans la forêt sempervirente, où les corrections apportées aux données pour éliminer tout coefficient de décomposition négatif ont eu pour effet d'augmenter nettement la valeur moyenne de la saison sèche. Le ralentissement de

¹³Les apports ont été collectés chaque mois sur 100 cadres de 0,50 m² à Attapadi et sur 10 placeaux de 5,0 m² à Ainurmarigudi ; la litière au sol a été ramassée sur 34 placeaux de 0,50 m² à Attapadi (trimestriellement) et sur 24 placeaux de 0,50 m² à Ainurmarigudi (mensuellement). Les débris fins de la litière au sol ont été répartis parmi les autres fractions (feuilles, branches, organes reproducteurs) selon des pourcentages déterminés par échantillonnage.

¹⁴Rappelons que $k_{1,2} = \frac{A_{1,2} + L_1 - L_2}{\bar{L}_{1,2} \cdot (t_2 - t_1)}$ (cf § 3.1.1.3) et que l'on admet $\bar{L}_{1,2} \approx \frac{L_1 + L_2}{2}$. Si l'on admet

qu'une valeur aberrante de $k_{i,i+1}$ n'est due qu'à une seule mesure erronée, des apports ou de la litière en place, le fait de supposer $k_{i,i+1}$ faux mais $k_{i-1,i}$ et $k_{i+1,i+2}$ justes revient à supposer que la mesure erronée est $A_{i,i+1}$. En fait, l'examen des données montre que c'est beaucoup plus probablement de L_i ou de L_{i+1} que provient l'erreur de mesure majeure ; du moins, c'est en modifiant l'une de ces valeurs que l'on minimise la variabilité inter-annuelle de toutes les mesures effectuées.

la décomposition de la litière pendant la saison sèche est un phénomène classique, mis en évidence sur le terrain par de nombreux auteurs (BERNHARD, 1970 ; SWIFT *et al.*, 1981 ; HEALEY et SWIFT non publ., cités par ANDERSON et SWIFT, 1983) et expliqué par la faible activité de la microflore et de la faune.

Matériau	Période	Coefficient de décomposition k (an-1)			
		Moyenne	Ecart type	Moyenne	Ecart type
Feuilles	Saison sèche (déc-jan-fév)	0,5	0,9	0,9	0,8
	Fin saison sèche / début pluies (mars-avr-mai)	1,1	0,3	1,0	0,5
	Saison des pluies (juin-juil-août)	0,9	0,6	1,3	0,9
	Fin de saison des pluies (sep-oct-nov)	2,3	0,6	2,2	0,7
	Année entière	1,1	0,1	1,4	0,1
Litière totale *	Année entière	0,7	0,1	1,3	0,2
* grosses branches exclues		Forêt sempervirente de moyenne altitude d'Attapadi		Forêt décidue sèche d'Ainurmarigudi	

Tableau 3-V. Coefficients de décomposition de la litière, annuels et saisonniers, dans la forêt sempervirente de moyenne altitude d'Attapadi (PASCAL, 1984) et la forêt décidue sèche d'Ainurmarigudi (PASCAL, non publ.).

Le coefficient saisonnier de décomposition du trimestre avril-mai-juin, qui couvre la fin de la saison sèche et le début de la saison des pluies, est sans doute une moyenne de coefficients très différents. SWIFT *et al.* (1981) ont montré dans une forêt décidue du Nigéria que des quantités appréciables de phosphore, d'azote et d'autres nutriments s'accumulaient dans la litière pendant la saison sèche, puis étaient très rapidement libérées lors des premières pluies ; pendant cette courte période, le lessivage de la litière contribuerait pour 1/4 à la perte de poids. De tels phénomènes ne peuvent toutefois pas apparaître à un pas de temps trimestriel.

Le résultat le plus intéressant mis en évidence par PASCAL (*ibid.*) est l'accélération de la décomposition, particulièrement nette dans la forêt sempervirente, entre la période estivale extrêmement pluvieuse et la période de retrait de la mousson, caractérisée par un volume de pluies très inférieur et par de nombreuses alternances de temps humide et sec. Bien qu'il n'y ait pas d'autre exemple similaire dans la littérature à notre connaissance, ce résultat ne doit pas surprendre, pour plusieurs raisons :

i) nos observations de terrain montrent que les termites (dont le rôle important a été présenté au § 3.1.1.1) sont plus actifs dans la litière en fin de saison des pluies, et MALAISSE *et al.* (1975) font la même observation.

ii) BERNHARD-REVERSAT (1972) a montré que le lessivage de la litière par des précipitations importantes réduisait le taux de respiration de la microflore, car il éliminait toutes les substances hydrosolubles facilement minéralisables,

iii) MALAISSE *et al.* (1972, cités par MALAISSE *et al.*, 1975) ont montré que si certains processus microbiens, comme la digestion protéolytique et l'ammonification avaient une

activité maximale en saison des pluies, d'autres comme la digestion aérobie de la cellulose restaient inefficaces pendant la saison des pluies et devenaient importants pendant la saison sèche ; on peut donc s'attendre à ce qu'une alternance de périodes sèches et humides favorise une synergie des divers processus microbiens de décomposition.

La période véritablement favorable à la décomposition semble donc assez courte (de l'ordre de 3 à 4 mois), en raison de la répartition singulière des pluies, qui caractérise le climat de mousson. Cela contribue vraisemblablement à diminuer le coefficient annuel de décomposition.

3.1.3.4 Litière au sol et estimation du coefficient de décomposition dans les sites d'étude

Les rythmes de la chute de litière et de la décomposition entraînent des fluctuations très perceptibles de la quantité de litière au sol, avec un maximum entre mars et mai (à la fin de la saison sèche) et un minimum en décembre (à la fin de la saison des pluies). Les quantités de litière que nous avons ramassées durant la première quinzaine de novembre 1989, dans 22 sites d'étude, sont donc proches des minima annuels. Les données sont reproduites dans l'annexe V.

Nous avons testé l'existence de corrélations entre ces quantités de litière au sol et les paramètres du milieu susceptibles d'avoir une influence sur la décomposition (*i.e.* la température, cf. § 3.1.3.2) et les apports (*i.e.* la surface terrière du peuplement forestier, le produit de la surface terrière par la hauteur et le produit de la température par le logarithme de la pluviosité bornée à 2 m, considéré comme le meilleur indice climatique de la production végétale - cf. § 1.4.4). La durée de la saison sèche est un indice rarement utilisé dans la littérature, sans doute en raison des difficultés que pose sa détermination, mais est également susceptible de modifier la production végétale ou la décomposition ; elle sera donc considérée comme une variable explicative potentielle.

L'étude des régressions linéaires simples entre la quantité de litière totale fine (*i.e.* excluant les branches de diamètre supérieur à 2 cm et tout débris fin de taille inférieure à 2 mm) et l'un de ces paramètres n'en fait ressortir que deux significatives :

$$L_t = 4626 - 172.T_s \quad R^2 = 0,70 \quad *** \quad (1)$$

$$L_t = 211 + 18,5.S_t \quad R^2 = 0,38 \quad ** \quad (2)$$

L_t étant la litière totale fine (g.m^{-2}), T_s la température moyenne annuelle du sol¹⁵ ($^{\circ}\text{C}$) et S_t la surface terrière ($\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$). Une régression double de L_t en fonction de T_s et S_t met en évidence un effet très significatif de T_s (au seuil de probabilité de 1‰) et non significatif de S_t (la probabilité de l'hypothèse nulle étant égale à 0,18) ; il est donc vraisemblable que la relation (2) soit en fait une conséquence de la relation (1) et de la corrélation négative fortuite qui relie la surface terrière à la température (cf § 2.2.2).

¹⁵Les résultats obtenus avec la température atmosphérique moyenne sont très similaires, mais nous supposons que la température de la litière est plus proche de la température du sol de surface.

Parmi les différentes régressions linéaires multiples possibles, une seule améliore significativement le coefficient de détermination de la régression linéaire simple (1) :

$$L_t = 4476 - 177.T_s + 20.T_a.\text{Log}(P_b) \quad R^2=0,76 \text{ ***/*} \quad (3)$$

où $T_a.\text{Log}(P_b)$ est le produit de la température atmosphérique annuelle moyenne (en °C) par le logarithme de la pluviosité bornée à 2 (en m.an⁻¹). Il est tentant d'interpréter cette relation en considérant que le terme $[177.T_s]$ représente l'effet de la décomposition, d'autant plus rapide que la température est élevée, et que le terme $[T_a.\text{Log}(P_b)]$ représente celui des apports annuels. Pour rapprocher cette relation de l'expression théorique $\bar{L} = \frac{A}{k}$ (cf § 3.1.3.1), il faut transformer cette somme d'effets en un produit. Nous avons donc testé les régressions linéaires multiples de $\text{Log}(L_t)$ en fonction des paramètres étudiés ou de leur logarithme, et obtenu les relations :

$$\text{Log}(L_t) = 10,3 - 0,20.T_s + 0,054.T_a.\text{Log}(P_b) \quad R^2=0,78 \text{ ***/**}\quad (4)$$

$$\text{Log}(L_t) = 18,8 - 4,2.\text{Log}(T_s) + 0,056.T_a.\text{Log}(P_b) \quad R^2=0,80 \text{ ***/**}\quad (5)$$

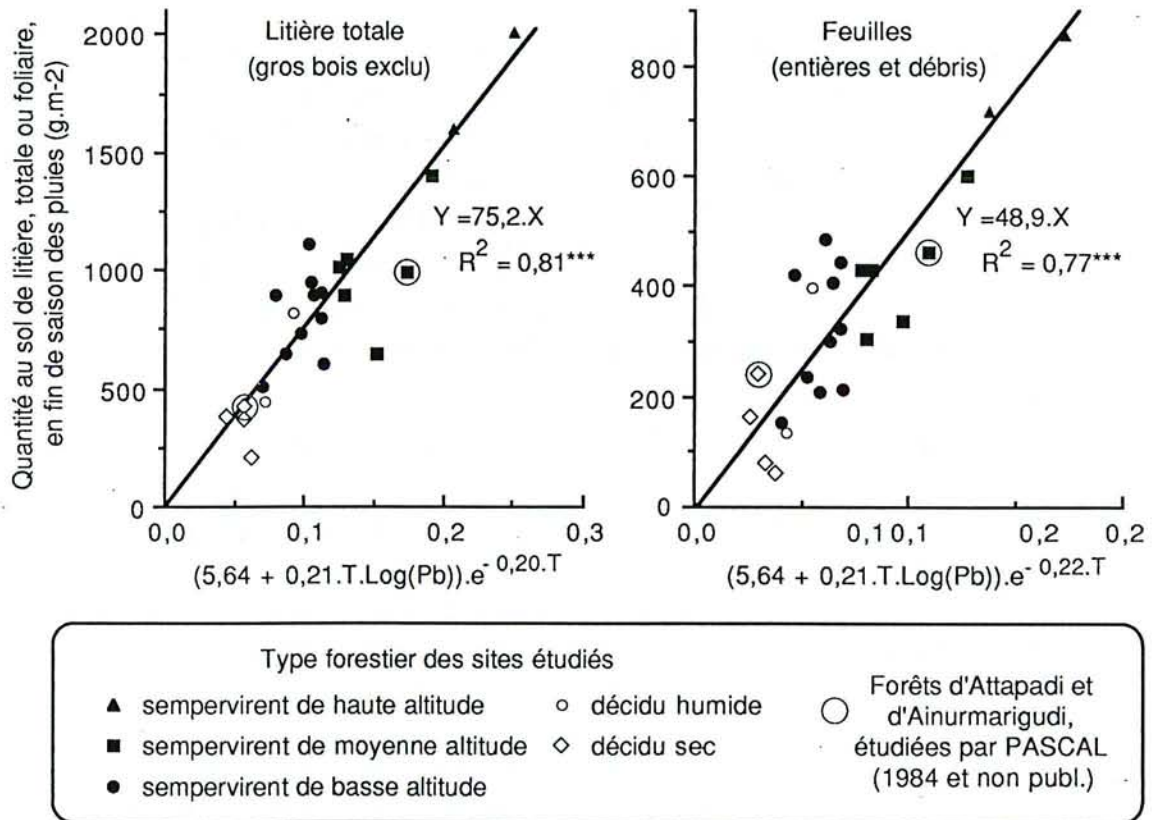


Figure 3-6. Corrélations entre les quantités de litière totale fine ou foliaire, ramassées en fin de saison des pluies, et un indice climatique défini *ad hoc* (voir le texte).

La régression (4) suppose que les variations de la litière en fonction la température sont décrites par une fonction exponentielle, alors que la régression (5) se base sur une fonction puissance.

Par analogie avec les relations exponentielles que divers auteurs ont établies entre la quantité de matière organique du sol et la température (LAUDELOUT *et al.*, 1960), nous utiliserons l'équation (4), bien que son coefficient de détermination soit légèrement inférieur à l'autre. L'expression $e^{0,054.T_a.Log(P_b)}$ n'ayant pas de signification directe, nous avons finalement testé la corrélation entre la quantité de litière au sol et la variable $[564 + 21.T_a.Log(P_b)].e^{-0,20.T_s}$, l'expression entre crochets étant susceptible de prédire correctement la quantité d'apports annuels de litière, exprimée en $g.m^{-2}.a^{-1}$ (cf figure 1-12). Le résultat final est un compromis entre l'optimum mathématique et l'interprétabilité des expressions choisies :

$$L_t = 75,2.[564 + 21.T_a.Log(P_b)].e^{-0,20.T_s} \quad R^2=0,81 \quad *** \quad (6)$$

(la constante à l'origine est négligeable et peut être imposée nulle). Des calculs similaires menés avec la litière foliaire, conduisent à l'équation :

$$L_f = 48,9.[564 + 21.T_a.Log(P_b)].e^{-0,22.T_s} \quad R^2=0,77 \quad *** \quad (7)$$

La figure 3-6 illustre la position des 22 sites d'étude par rapport aux deux droites de régression (6) et (7), et montre que les données¹⁶ de PASCAL (*ibid.*) s'intègrent correctement à l'ensemble, bien qu'elles n'aient pas été utilisées pour établir les équations.

Dans les forêts d'Attapadi et d'Ainurmarigudi étudiées par PASCAL (*ibid.*), la quantité de litière totale fine (respectivement de litière foliaire) durant la première quinzaine de novembre est égale à 84-88% (respectivement 78-79%) de la moyenne annuelle. Par ailleurs, la proportion de feuilles dans les apports est de 75% dans ces deux forêts.

Si l'on suppose que ces proportions sont applicables à l'ensemble des sites d'étude, et que les apports annuels de litière totale fine sont suffisamment bien estimés par l'équation de VITOUSEK (*ibid.*) (*i.e.* $A_t = 564 + 21.T_a.Log(P_b)$, en $g.m^{-2}$), il est alors possible de calculer les coefficients annuels de décomposition de la litière totale ou foliaire, en fonction de la température moyenne annuelle du sol (T) :

$$k_t = \frac{A_t}{L_t} = 0,86 \cdot \frac{A_t}{L_t} = 0,86 \cdot \frac{e^{0,20.T_s}}{75,2} = 0,0114 \cdot e^{0,20.T}$$

$$k_f = \frac{A_f}{L_f} = 0,79 \cdot \frac{0,75 \cdot A_t}{L_f} = 0,79 \cdot \frac{0,75 \cdot e^{0,22.T_s}}{31,7} = 0,0203 \cdot e^{0,22.T_s}$$

D'après ces équations, k_t varierait de 0,33 à 1,7 an^{-1} et k_f de 0,52 à 3,1 an^{-1} dans l'ensemble des forêts étudiées ; l'ordre de grandeur de ces fourchettes est cohérent avec les résultats du § 3.1.3.2.

Ces formules ne sont qu'une approximation très grossière de la réalité, mais elles montrent clairement que la température est le principal paramètre du milieu, sinon le seul, à avoir un impact important sur la vitesse de disparition de la litière. On remarque en particulier

¹⁶La quantité de litière totale fine a été estimée en supposant que les branches de diamètre < 2 cm (non séparées par l'auteur) représentaient 65% du poids total des branches. Cette proportion est une moyenne établie d'après nos mesures, dont l'écart type est de 15%.

que le couvert végétal, sempervirent ou décidu, n'a pas d'effet perceptible à notre échelle d'analyse.

3.1.4 Conclusions

La revue bibliographique et nos observations du premier paragraphe (3.1.1) ont permis d'identifier les organismes dont l'impact est potentiellement important vis-à-vis des transformations de la matière organique.

i) La microflore est le principal agent responsable de la minéralisation, mais son efficacité dépend beaucoup de l'accessibilité des substrats organiques et des conditions de son micro-environnement, tous paramètres que la pédofaune peut modifier fortement.

ii) Les termites lignivores sont susceptibles d'ingérer une grande proportion des débris végétaux, qu'ils minéralisent avec un rendement élevé, grâce à leur microflore symbiotique. Parmi eux, les termites champignonnistes peuvent effectuer des prélèvements particulièrement importants (selon leur abondance, bien sûr), et minéralisent presque tout le carbone consommé. Les termites xylophages, en revanche, transforment une partie du bois consommé en carton stercoral, dont les caractéristiques biochimiques laissent supposer qu'il est difficilement biodégradable.

iii) Les termites humivores ont un régime alimentaire mal connu, mais seraient finalement plutôt des organismes conservateurs des matières organiques.

iv) Les vers de terre consomment assez peu de litière en milieu tropical, mais ingèrent des quantités énormes de matière organique du sol, dont de nombreux débris d'origine racinaire observés en micromorphologie. La proportion de carbone ingéré qui est ensuite minéralisée ou assimilée est modérée, et l'évolution ultérieure des déjections de vers de terre est susceptible de protéger de la microflore la matière organique restante. L'exemple de *Millsonia animala* (MARTIN, 1991) suggère, sous réserve de généralisation à d'autres espèces tropicales, que les vers de terre sont plutôt conservateurs du stock organique du sol.

Les résultats des deux paragraphes suivants (3.1.2 et 3.1.3) ont permis d'établir, par deux approches différentes, l'effet des principaux facteurs du milieu sur la présence et l'activité de ces organismes.

La température est le seul facteur explicatif de la vitesse de disparition de la litière qui apparaisse avec nos données, selon une relation quantitative qui pourrait être de type exponentiel. Comme la distribution des termites est clairement limitée par les faibles températures, ainsi que l'activité minéralisatrice de la microflore (cf la bibliographie citée dans le § 4.1.3), il est parfaitement cohérent de considérer la microflore et les termites comme les principaux responsables de la disparition de la litière.

Un couvert végétal sempervirent et une courte saison sèche favorisent l'activité de la microflore, des vers de terre, des termites humivores et des termites xylophages, et diminuent en revanche l'abondance (relative, sinon absolue) des termites champignonnistes.

Les fortes pluies de mousson sont plutôt favorables aux vers de terre et, d'après nos quelques observations ultrastructurales, ne semblent pas gêner la microflore du sol de surface. En revanche, nos observations saisonnières de la litière montrent que cette période n'est pas très favorable aux termites, nettement plus actifs en fin de saison humide. Les études de PASCAL (1984 et non publ.) montrent que la disparition de la litière s'accélère brutalement durant cette période d'après mousson ; cela peut être dû partiellement aux termites, mais il est probable que la microflore de la litière profite aussi de la légère hausse des températures et de la réduction en volume et durée des précipitations.

Certaines propriétés du sol, telles que la teneur en éléments fins, en matière organique et en cations échangeables, apparaissent très favorables aux vers de terre et le sont probablement aussi à la microflore bactérienne (CHAUSSOD *et al.*, 1986 ; MOUREAUX et BOCQUEL, 1973 ; VAN VEEN *et al.*, 1989).

Enfin, l'effet des différents types de litière n'a été perçu que pour les champignons de la pourriture blanche : certaines espèces sont très fréquemment envahies par ces champignons, alors que d'autres ne le sont jamais.

3.2 Evolution des composés humiques

Au fur et à mesure que sont dégradées les biomolécules, apparaissent des "composés humiques", selon des processus de transformation ou de néoformation. Plusieurs types de matières organiques sont classiquement séparés, par fractionnement physique et chimique de l'humus (DUCHAUFOR, 1977 ; JOCTEUR-MONROZIER et DUCHAUFOR, 1986) :

i) les matières végétales fraîches, peu transformées chimiquement, sont séparables par des méthodes granulométriques et densimétriques,

ii) les acides fulviques et humiques (AF et AH), composés formés de noyaux aromatiques reliés entre eux par des chaînes aliphatiques et des groupements fonctionnels à caractère acide, sont extractibles par des réactifs alcalins ; précipitables en milieu acide (à pH 2), les AH sont moins aliphatiques, plus aromatiques et de plus grande taille que les AF d'un même sol ; on peut encore distinguer les AH "gris" des AH "bruns", les premiers étant de nature plus aromatique, de plus grande taille et plus stables que les seconds,

iii) les humines, non extractibles par définition, rassemblent des composés de nature très hétérogène, mais dont l'isolement est assez difficile : humine héritée (matières végétales peu transformées chimiquement et faiblement liées au minéral), humine microbienne (corps microbiens et composés aliphatiques qui en dérivent), humine évoluée (comparable aux AH, mais plus condensée).

3.2.1 Présentation et discussion des méthodes de fractionnement utilisées

Les choix du type de fractionnement, physique et/ou chimique, ainsi que du protocole expérimental détaillé, varient selon les objectifs de la recherche. Nous avons opté pour une méthode mixte :

- i) un fractionnement granulométrique, qui permet de séparer les matières organiques fraîches (de taille plus grossière) des matières organiques humifiées, ces deux compartiments étant très différents du point de vue de la morphologie, de la composition biochimique (FELLER *et al.*, 1991) et de la dynamique (BALESDENT *et al.*, 1988 ; MARTIN *et al.*, 1990 ; DESJARDINS, 1991),
- ii) une extraction alcaline des AF et AH sur les fractions physiques les plus fines, qui contiennent l'essentiel des composés humiques.

Deux séries d'échantillons de sol de surface ont été traitées selon des méthodes un peu différentes. La première série (A), prélevée en juin, juillet, octobre 1987 et février 1988, a eu pour objectif d'étudier les variations saisonnières des grandeurs mesurées, et la seconde (B), prélevée en novembre 1989 dans la plupart des sites d'étude (janvier 1991 pour les 3 sites du Kérala) a permis d'évaluer de façon plus générale les effets des facteurs du milieu. Les descriptions complètes des deux protocoles de fractionnement figurent dans les méthodes (annexe II), mais leurs principales caractéristiques sont rassemblées dans le tableau 3-VI, ainsi que les bilans de poids et de carbone. Les tableaux résultats font l'objet de l'annexe VII.

Un certain nombre de bilans sont anormalement éloignés de 100%.

Dans la série B, les bilans pondéraux calculés pour la somme des fractions récoltées sont de l'ordre de 93 à 96%, alors que les bilans calculés en estimant les fractions $< 20 \mu\text{m}$ par la méthode de la pipette de Robinson sont très proches de 100%. La comparaison des poids des fractions fines obtenus par les 2 méthodes montre que c'est la fraction 0-2 μm qui a été vraisemblablement perdue au cours des manipulations ; les caractéristiques de ces pertes ont été supposées identiques à celles de la fraction 0-2 μm effectivement récoltée.

Les bilans de carbone des fractionnements physiques sont presque satisfaisants dans la série A, si l'on tient compte des pertes probables par solubilisation, mais sont anormalement faibles dans la série B (88% en moyenne). Pour en tenir compte, la répartition du carbone dans les fractions a été calculée selon deux hypothèses, qui seront présentées dans le chapitre suivant (§ 4.3.3), ainsi que les résultats.

Les bilans de carbone des extractions alcalines sont assez satisfaisants en moyenne, quoiqu'un peu trop variables dans la série B. Le carbone des AF et des AH a été rapporté au carbone de la somme des trois fractions AF, AH, humine.

Fractionnement physique	Prétraitement	Série A (variations saisonnières)	Série B (facteurs du milieu)
		Agitation 16 h dans H-Na* avec billes d'agate	Contact 16 h avec H-Na*, puis agitation 2 h avec billes d'agate, + agitation 4 h sans bille pour les sols argileux. Ultrasonification des fractions < 50 µm.
	Limites de taille	0-10-50-2000 µm	0-2-20-50-200-2000 µm
	Bilan poids 1**		99,1 (1,8) %
	Bilan poids 2**	98,1 (1,1) %	94,4 (1,6) %
	Bilan carbone	95,1 (4,7) %	87,9 (4,5) %
Extraction alcaline	Rapport	1 g sol /	0,7 à 3 g sol (selon %C) /
	sol/réactif	20 ml Pyro-Na*	100 ml Pyro-Na*
	Bilan carbone	0-10 µm : 98,5 (2,6) % 10-50 µm : 100,4 (4,3) %	0-2 µm : 98,1 (6,3) %

* H-Na : hexamétaphosphate de sodium ; Pyro-Na : pyrophosphate de sodium.

** Bilan poids 1 : les fractions < 20 µm sont estimées à l'aide de la pipette de Robinson.

Bilan poids 2 : tous les poids correspondent aux fractions réellement recueillies.

Tableau 3-VI. Présentation synthétique des caractéristiques et des bilans des deux séries de fractionnement de la matière organique.

L'efficacité du prétraitement, destiné à disperser au mieux les fractions fines sans casser les fractions grossières, a pu être étudiée avec la série B, en comparant le poids minéral des fractions à l'analyse granulométrique des mêmes échantillons. Les résultats sont présentés dans le tableau 3-VII.

Traitement	Echantillons nb végétation	Moyenne (écart type) des gains ou pertes de chaque fraction, en % du poids minéral total						
		>200 µm	50-200 µm	20-50 µm	2-20 µm	0-2 µm	0-20 µm	
(a) Billes 2h	12 FSB,M & FD	1,3 (3,4)	0,1 (3,4)	2,3 (1,4)	5,2 (2,3)	-8,8 (3,5)	-3,6 (3,0)	
(b) Billes 2h + Agit.	13 FSB,M & FD	-1,9 (1,4)	0,7 (2,2)	2,2 (0,8)	6,8 (3,8)	-7,9 (4,5)	-1,0 (1,9)	
(c) Billes 2h + Agit.	2 FSH	12,3 (2,1)	5,7 (2,7)	0,5 (0,8)	11,2 (2,9)	-29,7 (2,7)	-18,5 (0,2)	
(d) Billes 16h	4 FSB,M,H	-7,1 (2,0)	-2,9 (0,8)	9,2 (2,5)	12,7 (5,3)	-11,8 (4,1)	0,9 (1,5)	
	FS forêts sempervirentes de basse (B), moyenne (M), ou haute (H) altitude							
	FD forêts décidues (humides ou sèches)							

Tableau 3-VII. Différences de répartition du poids minéral, entre le fractionnement sans destruction de la matière organique et l'analyse granulométrique.

Dans le cas général (lignes a et b du tableau), le poids des fractions de taille supérieure à 50 μm est peu modifié, le seul effet significatif étant l'alourdissement de la fraction 20-50 μm , qui est modéré en valeur absolue (de +1 à +5% du poids total) mais non négligeable en valeur relative. En revanche, une redistribution importante du poids se produit de la fraction 0-2 μm vers la fraction 2-20 μm , dû à une dispersion insuffisante des colloïdes argilo-humiques. Un léger effet du traitement apparaît au niveau du transfert global des fractions < 20 μm vers les fractions > 20 μm , un peu plus important pour les sols sableux (agités moins longtemps) que pour les sols argileux ; la différence n'est toutefois significative que si l'on considère les pertes relatives à la quantité de fraction 0-20 μm initiale.

Dans le cas des échantillons très organiques provenant des deux forêts sempervirentes de haute altitude (ligne c du tableau), de nombreux agrégats de taille supérieures à 50 ou 200 μm ont résisté au traitement mécanique. L'un de ces échantillons, plus trois autres, ont été soumis au prétraitement plus brutal de la série A (ligne d du tableau) : cela est suffisant pour détruire ces agrégats, mais casse aussi une partie appréciable des sables et amoindrit vraisemblablement la taille moyenne des débris organiques grossiers.

Enfin, un examen détaillé des résultats site par site montre que la dispersion de la fraction 0-2 μm est meilleure pour les échantillons provenant des forêts décidues que pour ceux provenant des forêts sempervirentes, tous autres facteurs égaux par ailleurs.

L'ensemble de ces considérations peut être synthétisé par une équation de régression très significative entre le logarithme de la quantité relative d'argile non dispersée ($\Delta_r A$ = le poids d'argile initial moins le poids de la fraction 0-2 μm , en % du poids d'argile initial) en fonction de la teneur en carbone de la fraction 0-2 μm ($\%C_{<2\mu}$), du type de traitement (Ta/s, valant 1 si le temps d'agitation est prolongé et 0 sinon, les échantillons traités comme la série A n'étant pas inclus dans la régression) et du type de couvert forestier (Fs/d, valant 1 pour les forêts sempervirentes et 0 pour les forêts décidues) :

$$\text{Log}(\Delta_r A) = 1,8 + 0,15.\%C_{<2\mu} - 0,66.Ta/s + 1,21.Fs/d \quad R^2=0,74 \quad ***/***/***$$

La contribution majeure à R^2 est celle de la nature du couvert forestier (0,42), suivie par celle de la richesse en carbone (0,27), et enfin par l'effet du traitement (0,09). Si l'on retire les deux échantillons des forêts sempervirentes de haute altitude, la variable $\%C_{<2\mu}$ n'est plus significative, mais les coefficients de l'équation sont assez peu modifiés.

3.2.2 Types de matières organiques des différentes fractions physiques

Conformément à ce qui est toujours observé dans la littérature, le rapport C/N décroît des fractions grossières vers les fractions fines. Il passe de 18-30 dans la fraction > 200 μm à 8-12 dans la fraction < 2 μm , avec une diminution très hautement significative de la fraction > 200 μm à la fraction 50-200 μm , ainsi que de la fraction 2-20 μm à la fraction < 2 μm ; en revanche, aucune différence significative n'apparaît entre les fractions 50-200 μm et 20-50 μm . Le rapport C/N de la fraction 2-20 μm est intermédiaire entre les valeurs des fractions 0-2 μm et 20-50 μm , avec une position relative qui dépend fortement de l'efficacité de la dispersion de la fraction

$< 2 \mu\text{m}$; dans le cas des forêts décidues et des rares forêts sempervirentes où la dispersion a été bonne, aucune différence significative n'apparaît entre les fractions $2-20 \mu\text{m}$ et $20-50 \mu\text{m}$.

On constate, par observation simple, que les matières organiques de taille supérieure à $50 \mu\text{m}$ sont essentiellement des débris végétaux. Le rapport C/N plus élevé des gros débris ($> 200 \mu\text{m}$) montre que le fractionnement des débris végétaux va de pair avec des transformations biochimiques, qui constituent un début d'humification.

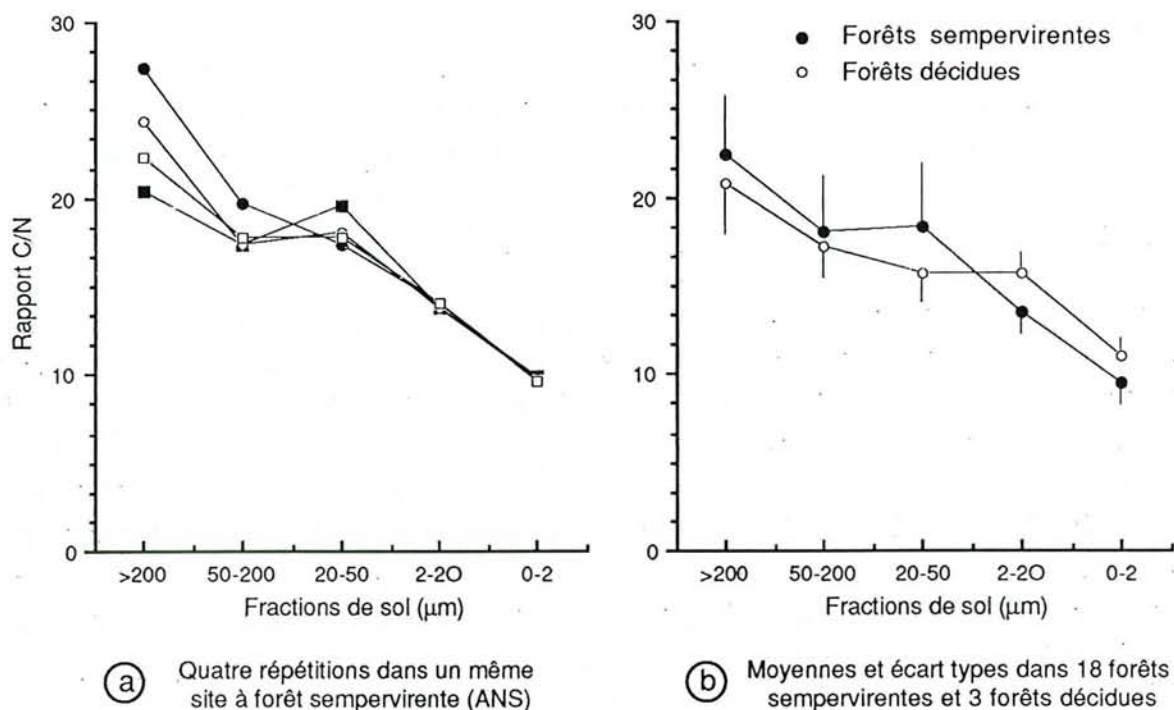


Figure 3-7. Evolution du rapport C/N avec la taille des fractions granulométriques.

D'autres études en milieu ferrallitique ont utilisé la microscopie optique et électronique pour décrire les matières organiques présentes dans chacune des fractions, montrant qu'au dessus de $20 \mu\text{m}$ on trouve surtout des débris végétaux (sous réserve d'une bonne dispersion du sol), alors qu'en dessous de $2 \mu\text{m}$ la matière organique amorphe est dominante, accompagnée de bactéries et de quelques débris de parois végétales ou fongiques (FELLER *et al.*, 1991). La fraction $2-20 \mu\text{m}$ est décrite comme intermédiaire, en raison d'une dispersion incomplète des micro-agrégats organo-minéraux, semblable à celle que nous avons constatée pour la plupart de nos échantillons. Les rapports C/N mesurés par ces auteurs étant identiques aux nôtres, il est très vraisemblable que leurs descriptions des matières organiques s'appliquent en grande partie à nos sols.

La variabilité spatiale du rapport C/N des fractions, à l'échelle intra- ou inter-stationnelle, diminue fortement avec la taille des fractions. Cela apparaît clairement sur la figure 3-7, et on peut préciser que dans l'unique site (à forêt sempervirente) où la variabilité intra-stationnelle a

été étudiée, le coefficient de variation du rapport C/N passe de 13,6% dans la fraction $> 200 \mu\text{m}$ à 1,1% dans la fraction $< 2 \mu\text{m}$.

3.2.3 Evolution saisonnière des matières organiques

La série A d'échantillons de sol de surface (0-6 cm) a été prélevée à quatre époques : en début de saison des pluies (juin), au maximum de la saison des pluies (juillet), en fin de saison des pluies (octobre) et au milieu de la saison sèche (février), et ce dans quatre forêts : trois sempervirentes de basse altitude et une décidue sèche.

Les variations saisonnières des fractions $> 50 \mu\text{m}$ ne présentent aucun intérêt, car elles sont largement cachées par les variations spatiales. La teneur en carbone et le rapport C/N des fractions 0-10 μm et 10-50 μm sont assez stables au cours de l'année, notamment le rapport C/N de la fraction 0-10 μm , qui est presque constant (figure 3-8).

En revanche, les proportions d'AF et d'AH connaissent des variations relatives plus importantes, comme le montre la figure 3-9.

Les teneurs en AF des quatre sites évoluent de façon très parallèle, et de façon similaire dans les deux fractions de sol étudiées, avec un maximum très net en fin de saison des pluies et un minimum en milieu de saison des pluies. Les fluctuations des AH sont moins régulières, mais présentent le plus souvent un maximum en saison sèche et un minimum en milieu de saison des pluies. Le ratio AF/AH présente de ce fait un maximum en fin de saison des pluies (très marqué dans la fraction 0-2 μm , un peu moins dans la fraction 10-50 μm) et un minimum en saison sèche ou au milieu de la saison des pluies.

L'interprétation de ces courbes peut paraître aléatoire, compte tenu de l'absence de répétitions, *sensu stricto*. Toutefois, la bonne cohérence entre les résultats des deux fractions étudiées (qui n'ont pas fait partie des mêmes séries d'extraction en laboratoire) offre une certaine garantie de fiabilité.

La légère diminution des AF, et souvent aussi des AH, qui a lieu entre le début et le milieu de la saison des pluies, paraît attribuable à des phénomènes de lessivage et de minéralisation. Puis il se produit une brutale augmentation de la teneur en AF dans le sol au cours de la fin de saison des pluies, qui coïncide avec une non moins brutale accélération de l'activité des décomposeurs dans la litière (cf § 3.1.3.3). Il est très vraisemblable que le second phénomène soit en grande partie la cause du premier, conformément au modèle d'humification élaboré par DABIN (1980/1981) pour les sols tropicaux (*i.e.* la biodégradation des matières végétales libère des précurseurs solubles, qui évoluent rapidement en AF "libres" ou en humine d'insolubilisation). Il s'ensuit alors une forte diminution des AF, accompagnée d'une légère augmentation des AH, au cours de la saison sèche ; cette évolution s'explique, en partie au moins, par des phénomènes de condensation, transformant les AF en AH. Des phénomènes identiques de polymérisation en période sèche et de dépolymérisation en période humide des composés humiques ont été mis en évidence en Guyane par TURENNE (1975).

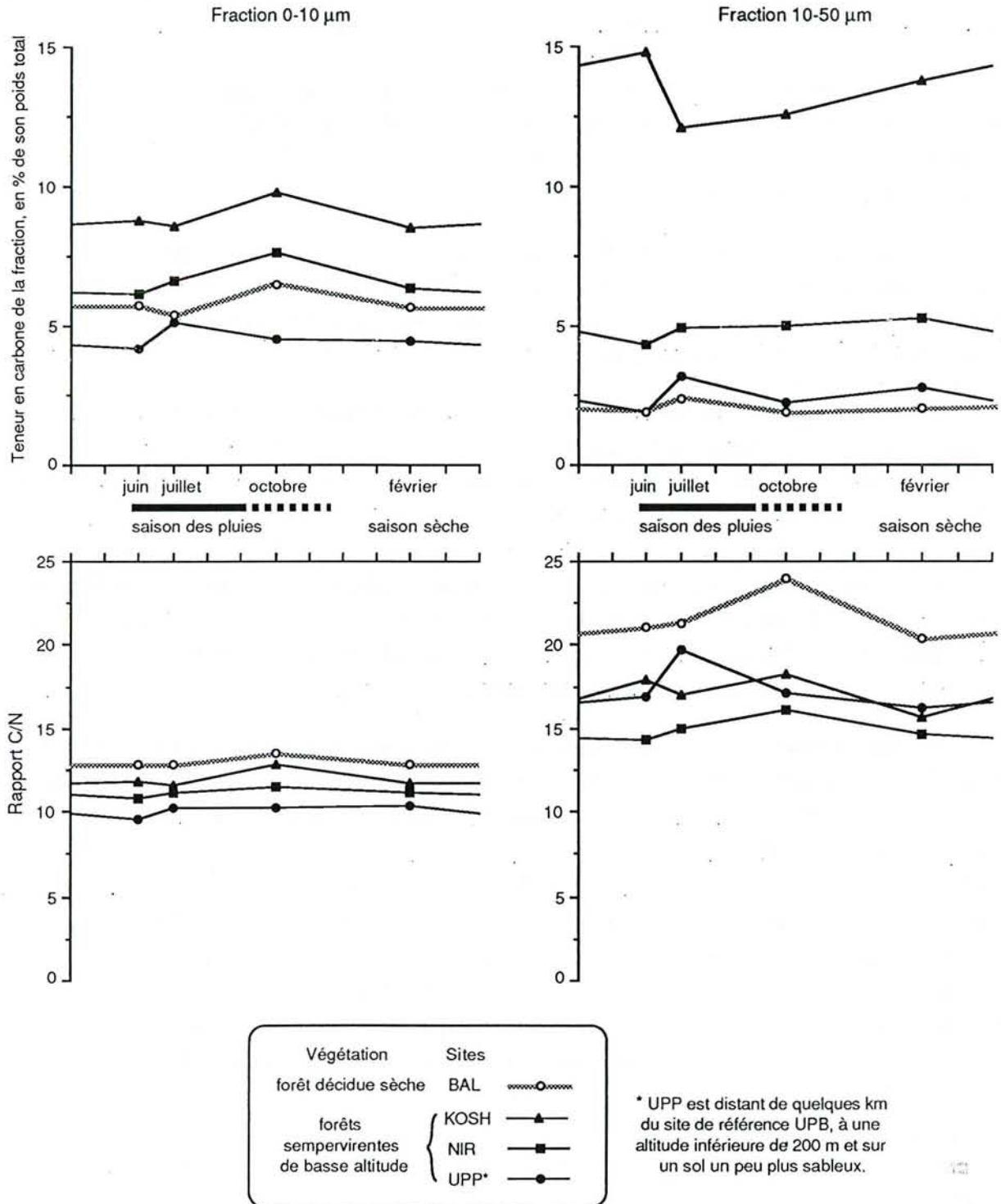


Figure 3-8. Variations saisonnières de la teneur en carbone et du rapport C/N des fractions 0-10 et 10-50 µm du sol de surface (0-6 cm) de trois forêts sempervirentes et d'une forêt décidue.

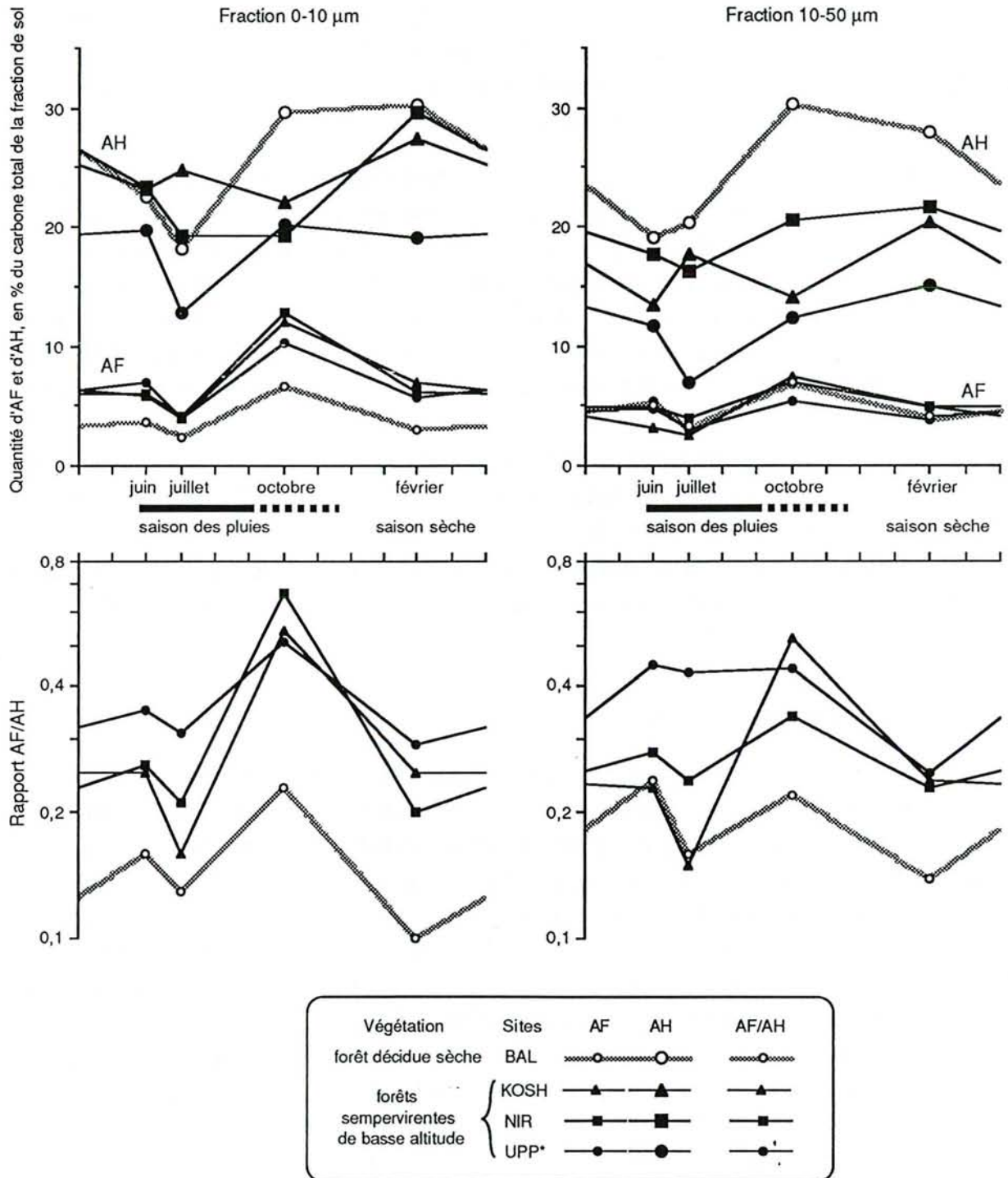


Figure 3-9. Variations saisonnières des acides fulviques et humiques dans les fractions 0-10 et 10-50 μm du sol de surface (0-6 cm) de trois forêts sempervirentes et d'une forêt décidue.

3.2.4 Relations entre les caractéristiques de la matière organique fine et les facteurs du milieu

Les courbes des variations saisonnières représentées sur les figures 3-8 et 3-9 permettent aussi de comparer entre eux les sites d'étude, et notamment de remarquer la singularité de la forêt décidue sèche, qui a en toute saison des rapports C/N plus élevés et des rapports AF/AH plus bas que ceux des forêts sempervirentes.

Ces résultats ont été généralisés par la série B d'échantillons, qui ont été prélevés dans un plus grand nombre de sites d'étude, mais à une seule époque (en fin de saison des pluies dans les sites du Karnataka et en début de saison sèche dans ceux du Kérala), et dans un horizon de surface deux fois plus épais que dans la série A (0-11 cm au lieu de 0-6 cm).

Il faut signaler que les résultats d'extraction alcaline des séries A et B ne s'avèrent pas comparables entre eux : à site et période de prélèvement semblables, le rapport AF/AH est nettement plus élevé dans la seconde série. Cette discordance est explicable - au moins en partie - par :

i) l'augmentation du rapport AF/AH avec la profondeur du sol, phénomène négligeable en milieu tropical sec mais très rapide en milieu tropical humide (PERRAUD, 1971 ; DABIN, 1980/1981 ; BRAVARD et RIGHI, 1991),

ii) une augmentation possible du rapport AF/AH dans les fractions granulométriques très fines, mise en évidence dans certains sols tempérés (ANDERSON *et al.*, 1981 ; MCKEAGUE *et al.*, 1986).

3.2.4.1 Le rapport C/N

Un premier examen des rapports C/N de l'ensemble des horizons de surface des sites d'étude montre que leur valeur moyenne est plutôt supérieure sous forêt décidue que sous forêt sempervirente. Cela est perceptible pour les valeurs globales de la terre fine, mais apparaît encore plus clairement dans les fractions physiques les plus fines, comme l'indique la figure 3-7b. Alors que le rapport C/N des fractions $> 20 \mu\text{m}$ est plus faible en moyenne (mais statistiquement non différent) dans les 3 forêts décidues que dans les 18 forêts sempervirentes de basse et moyenne altitude considérées, le rapport C/N des fractions $< 20 \mu\text{m}$ est au contraire plus élevé (significativement) dans le groupe des forêts décidues.

Les rapports C/N plus élevés des humus sous forêt décidue ne sont donc pas dus à la nature des débris organiques incorporés dans le sol, mais aux processus d'humification. D'après KONONOVA (1966), une forte incorporation d'azote à la matière organique du sol traduit une forte activité biologique. Une telle interprétation est cohérente avec nos résultats, puisque les observations du § 3.1 indiquent que l'activité de la microflore et des vers de terre

LENEUE (1959), LEVEQUE (1967) (cités par BOISSEZON *et al.* 1973) et PERRAUD

une régression linéaire double du rapport C/N des horizons de surface en fonction du logarithme du taux de saturation de la C.E.C. (S/T) et de la durée de la saison sèche (Ss) :

$$C/N_{0-2mm} = 15,9 - 2,97.\text{Log}(S/T) + 1,24.Ss \quad R^2=0,65 \text{ ***}/^*$$

Une équation de régression similaire peut être établie pour notre région d'étude, avec les seules forêts sempervirentes :

$$C/N_{0-2\mu m} = 14,8 - 1,69.\text{Log}(S/T) + 0,35.Ss \quad R^2=0,37 \text{ **}/^*$$

ou en considérant l'ensemble des forêts étudiées, mais il est alors préférable d'utiliser un indice de saison sèche intégrant sa durée et la nature du couvert végétal (sempervirent ou décidu), dont on a montré qu'il modifiait fortement l'intensité du dessèchement (cf § 2.4.2). On obtient alors :

$$C/N_{0-2\mu m} = 14,5 - 1,71.\text{Log}(S/T) + 0,46.Ss^* \quad R^2=0,52 \text{ */***}$$

où $Ss^* = Ss + D$ ($D = 3$ si la forêt est décidue et 0 sinon). Un éventuel effet de la texture n'a pas pu être mis en évidence dans ces relations.

A l'intérieur d'une région forestière sempervirente (ce qui est le cas pour les deux premières équations), la plus forte contribution à R^2 est apportée par la variable $\text{Log}(S/T)$, mais si l'on considère l'ensemble des forêts sempervirentes et décidues, la variable pédoclimatique Ss^* passe en premier plan.

Ces équations nous amènent à remarquer que, assez paradoxalement, une longue saison sèche et une forte pluviosité contribuent toutes deux à élever le rapport C/N du sol, en induisant des conditions défavorables à la microflore et aux vers de terre. En effet, nous avons vu dans le chapitre précédent (cf § 2.3.4.2) que la pluviosité était le principal facteur naturel responsable de la désaturation en bases des profils, et d'ailleurs, un certain nombre de corrélations positives entre la pluviosité et le rapport C/N ont été rapportées dans d'autres régions tropicales (BOISSEZON *et al.*, *ibid.*).

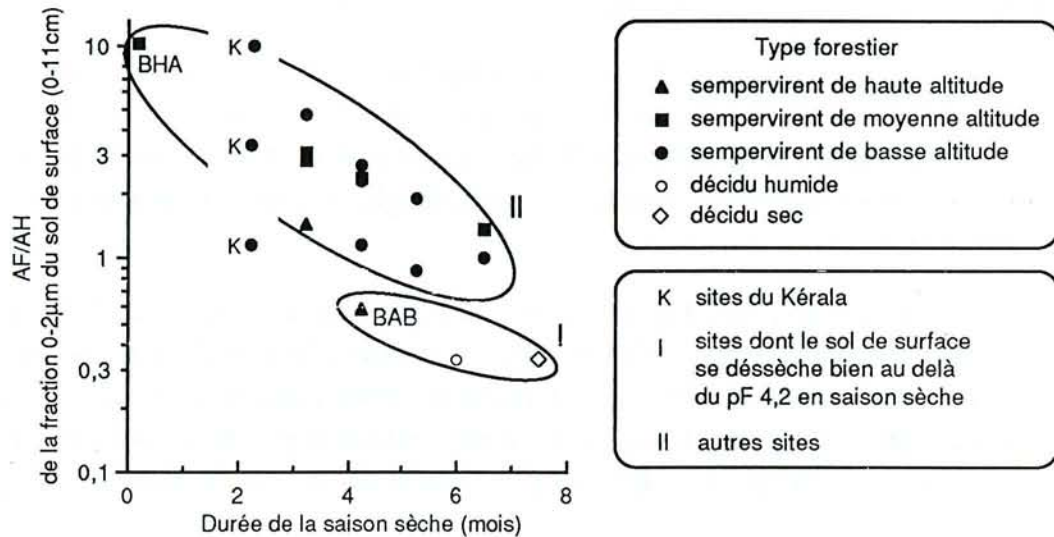
Cet exemple démontre une fois de plus la nécessité de caractériser l'humidité du milieu par au moins deux paramètres, tels que la pluviosité et la durée de la saison sèche, pour rendre compte du fonctionnement biologique des humus.

3.2.4.2 Le rapport AF/AH

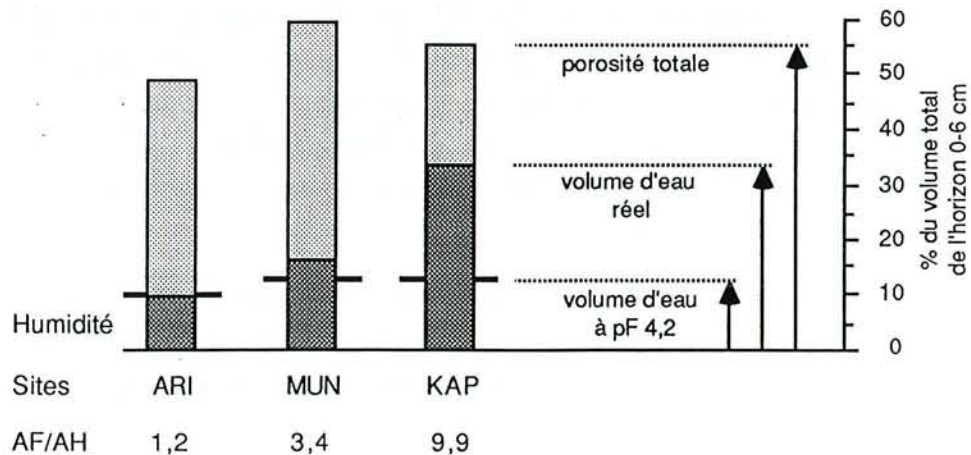
L'étude du rapport AF/AH de la fraction 0-2 μm montre que la durée de la saison sèche est là-aussi un facteur du milieu déterminant. Comme on le voit sur la figure 3-11a, ces deux paramètres sont reliés par une forte corrélation négative¹⁹, et on remarque l'importance de considérer comme nulle la durée de la saison sèche du site BHA (cf § 2.4.2.3). De plus, il est intéressant de constater que l'on peut isoler un groupe de trois sites (n° I sur la figure 3-11a), dont le rapport AF/AH semble plus faible (à l'échelle logarithmique) que ce que laisse prévoir la

¹⁹Que l'on prenne ou non en compte les sites du Kérala, cette corrélation négative est très hautement significative, d'après le coefficient de corrélation de rang de Spearman.

durée de la saison sèche : ces trois sites - 2 forêts décidues et la forêt sempervirente de haute altitude BAB - correspondent précisément à ceux dont le sol de surface se dessèche bien au delà du pF 4,2 en saison sèche (cf § 2.4.2.3).



(a) Corrélation générale entre la durée de la saison sèche et le rapport AF/AH de la fraction 0-2 μm du sol de surface prélevé en fin de saison des pluies (à l'exception des échantillons du Kérala, prélevés en début de saison sèche).



(b) Relations entre l'humidité et le rapport AF/AH (de la fraction 0-2 μm), d'échantillons du sol de surface, prélevés en début de saison sèche dans les trois sites du Kérala.

Figure 3-11. Relations entre la durée et/ou l'intensité de la saison sèche et le rapport AF/AH de la matière organique fine ($< 2\mu\text{m}$) du sol de surface.

Une interprétation un peu différente peut toutefois être proposée, faisant intervenir la minéralogie des argiles. Les 3 échantillons du groupe I de la figure 3-11a sont aussi les 3 seuls dont le rapport moléculaire silice/alumine²⁰ (Ki) est supérieur à 3, alors que l'échantillon du site BHA a un Ki de 0,9, qui est l'un des plus faibles. De fait, une équation de régression très hautement significative relie le logarithme du rapport AF/AH à la durée de la saison sèche et à Ki,

$$\text{Log(AF/AH)} = 3,1 - 0,27.Ss - 0,63.Ki \quad R^2=0,80 \text{ **/**}$$

La présence d'argiles de type 2:1 favorise donc probablement la polymérisation des AF en AH, comme cela a été mis en évidence dans le cas de la montmorillonite (NGUYEN KHA, 1973), mais la forte corrélation qui existe entre Ki et la dessiccation maximale du sol pendant la saison sèche et l'imprécision de la relation entre Ki et la minéralogie des argiles empêchent d'établir une conclusion certaine.

Les trois sites du Kérala ont, d'après les estimations climatiques, une durée de la saison sèche identique et proche de 2 mois. Cependant, les mesures d'humidité du sol de surface effectuées en début de saison sèche (janvier) ont révélé de fortes disparités entre ces trois sites, qui semblent expliquer parfaitement les niveaux très différents de leurs rapports AF/AH : de 1,2 dans le site le plus sec (ARI) à 9,9 dans le site le plus humide (KAP), comme le montre la figure 3-11b.

Il n'y a pas eu d'analyse totale effectuée sur ces échantillons, mais nous disposons en revanche de diagrammes de diffraction aux rayons X pour la fraction 0-2 µm en poudre. Il n'apparaît pratiquement pas d'argile 2:1, sauf quelques traces d'illite dans le site KAP ; la kaolinite est nettement dominante dans le site ARI, dominante dans le site KAP mais à peine perceptible dans le site MUN ; la gibbsite est abondante dans l'échantillon MUN et présente dans les deux autres ; du quartz est présent dans les 3 échantillons, un peu plus marqué dans le site KAP. Si l'on restreint la comparaison aux sites KAP et ARI, qui ont les minéraux les mieux cristallisés, la très forte différence de rapport AF/AH ne semble guère explicable par des différences minéralogiques ; elle serait donc essentiellement déterminée par les différents régimes hydriques des sols. Bien que nous ne disposions pas d'informations suffisamment nombreuses pour le confirmer, il est assez probable que le site KAP ne connaisse pas plus de saison sèche réelle²¹ que le site BHA.

Ces résultats et ceux de l'étude saisonnière convergent donc vers la conclusion que la polymérisation des AF en AH dans les horizons de surface est principalement déterminée par la durée et l'intensité de la dessiccation du sol, au cours de la saison sèche. Il est toutefois

²⁰Rappelons que Ki est déterminé par analyse totale après attaque triacide des échantillons 0-2 mm. Les données ont été présentées dans le tableau 2-II.

²¹L'attribution d'une saison sèche nulle au site KAP améliore légèrement les coefficients de détermination des équations de régression établies dans le paragraphe précédent, pour expliquer les variations du rapport C/N.

probable qu'une proportion élevée d'argiles de type 2:1 favorise cette polymérisation, mais nos données ne permettent pas de préciser l'importance de ce phénomène.

Il est intéressant de noter que la pluviosité totale est un paramètre apparemment dépourvu d'intérêt (si l'on dispose de la durée de la saison sèche et du type de végétation) pour prédire le rapport AF/AH. En effet, la plupart des forêts sempervirentes reçoivent environ 5000 mm.an⁻¹ et connaissent néanmoins une variation de 1 à 10 des rapports AF/AH. Il est vrai que le site BHA, dont le rapport AF/AH est le plus élevé, est plus arrosé que la moyenne avec environ 6900 mm.an⁻¹, mais le site KAP a un rapport AF/AH aussi élevé, tout en ne recevant que 2000 mm.an⁻¹ alors que le site AGU a un rapport AF/AH à peine égal à 3 malgré une pluviosité record de 7500 mm.an⁻¹. Vis-à-vis des forêts décidues, qui ont à la fois les pluviosités et les rapports AF/AH les plus faibles, on peut remarquer les sites SOR (à forêt sempervirente) et YEL (à forêt décidue) ont des rapports AF/AH respectifs de 2,0 et 0,35 malgré une pluviosité totale identique de 1800 mm.an⁻¹.

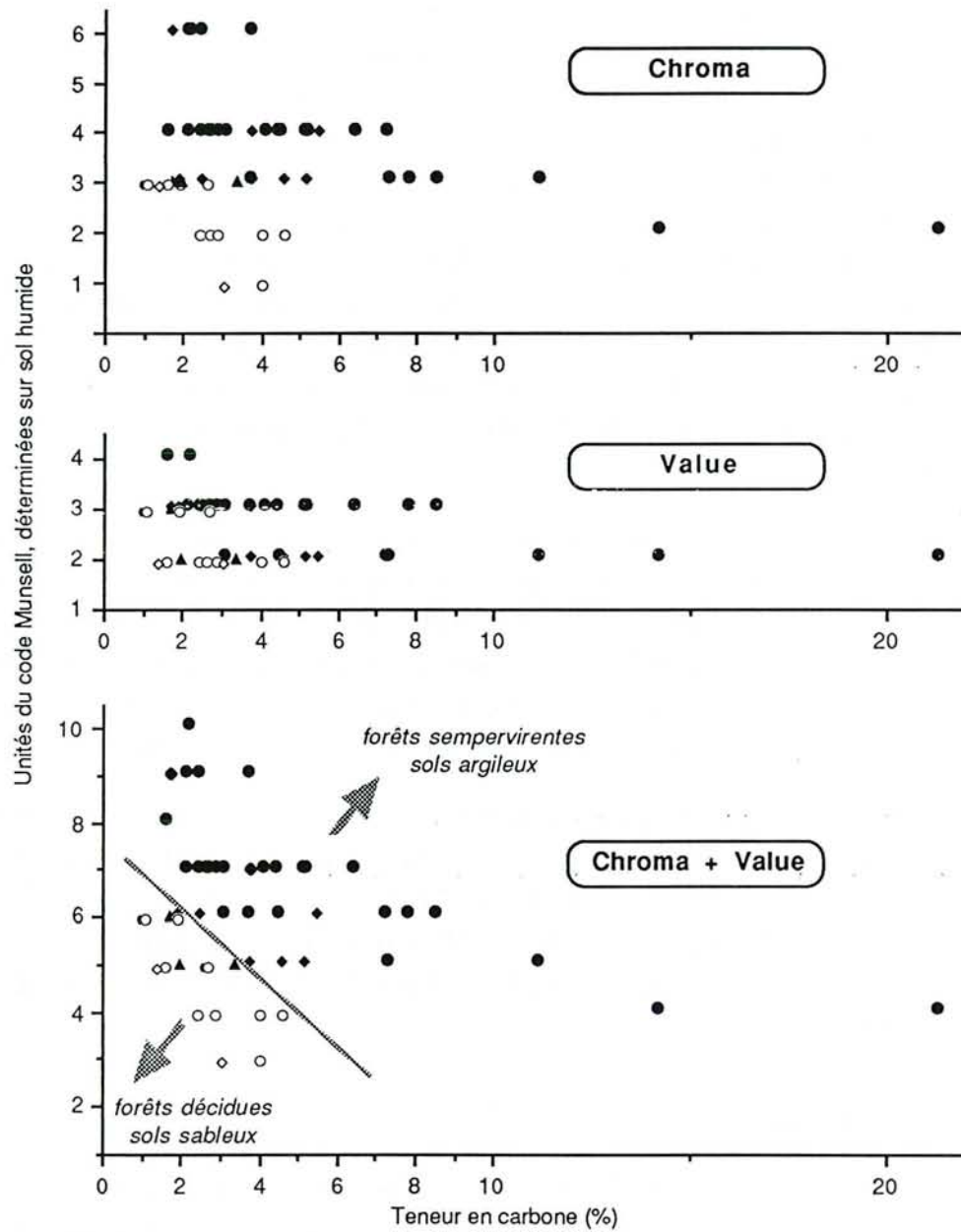
L'augmentation du rapport AF/AH, des milieux tropicaux secs à saisons contrastées aux milieux tropicaux humides de type équatorial, a déjà été mise en évidence par plusieurs auteurs (DABIN, 1980/1981 ; PERRAUD, 1971 ; THOMANN, 1964) le long de transects inter-régionaux de l'Afrique de l'ouest. Cependant, la région des Ghâts occidentaux a l'originalité de mettre en évidence l'importance primordiale de la répartition des pluies et du couvert végétal vis-à-vis de ce rapport AF/AH, et de minimiser en revanche les effets directs de la pluviosité totale.

Notons qu'en milieu tempéré, l'humidité du milieu peut avoir des effets très différents sur l'humification : dans une climatoséquence allant d'un milieu aride à un milieu sub-humide dans les grandes plaines du Canada, le rapport AF/AH diminue et la polycondensation des AH augmente (ANDERSON, 1979). La dessiccation du sol est probablement insuffisante, en raison des faibles températures, pour entraîner une maturation bioclimatique des composés humiques (DUCHAUFOR, 1979).

3.2.4.3 La couleur du sol

On sait que la couleur plus ou moins sombre des horizons pédologiques est liée à leur teneur en matière organique et à la nature des composés humiques. L'indice de coloration le plus utilisé pour les substances humiques extractibles est le rapport d'absorption aux longueurs d'onde 465 et 665 nm (E_4/E_6) de solutions où ces substances ont été diluées. D'après KONONOVA (1966), ce ratio est d'autant plus élevé que la proportion de carbone aliphatique est forte et celle de carbone aromatique faible, mais pour CHEN *et al.* (1977), E_4/E_6 est surtout corrélé au poids moléculaire. Etudiant une toposéquence de sols ferrallitiques et de podzols tropicaux en Amazonie, BRAVARD et RIGHI (1991) montrent que le rapport E_4/E_6 des AF et des AH est, grossièrement, d'autant plus élevé que le ratio H/C est plus fort, la proportion d'azote non hydrolysable plus faible et l'aliphaticité révélée par les spectres IR plus importante.

A défaut d'étude spectroscopique des composés humiques, l'analyse des couleurs du sol déterminées avec le code Munsell (sur échantillon humide) apporte des informations intéressantes. Comme le montre la figure 3-12, les diagrammes du "chroma" (élevé pour les



		Type forestier	
		sempervirent	décidu
Texture de la terre fine	sable < 50%	●	○
	50 < sable < 70%	◆	◇
	sable > 70%	▲	

La profondeur moyenne de tous les horizons considérés est inférieure à 40 cm.

Figure 3-12. Relations entre la couleur des sols, la végétation décidue ou sempervirente et la texture de la terre fine, pour une même teneur en matière organique.

couleurs vives et bas pour les couleurs ternes) et du "value" (élevé pour les couleurs claires et bas pour les couleurs sombres) en fonction de la teneur en carbone des horizons choisis (*i.e.* tous ceux, parmi 26 profils, dont la profondeur moyenne est inférieure à 40 cm) permet de distinguer les sols sous forêt décidue de ceux sous forêt sempervirente, et de faire conjointement apparaître un effet de la texture. Le diagramme le plus démonstratif est celui qui porte en ordonnée la somme "chroma + value" : la séparation est alors presque totale entre les horizons des forêts sempervirentes et ceux des forêts décidues, ces derniers apparaissant plus sombres ou plus ternes à teneur égale en carbone ; l'interférence de la texture apparaît aussi très distinctement, les sols très sableux étant plus sombres ou plus ternes que les autres, toutes conditions égales par ailleurs.

On peut remarquer, à l'aide d'un exemple, que la couleur plus terne ou sombre des sols sous forêt décidue n'est pas un effet indirect de la pluviosité : les horizons de surface du site SOR, à forêt sempervirente, ont un indice [chroma+value] supérieur de 2 à 3 unités à celui des horizons correspondants dans le site YEL, à forêt décidue, malgré des teneurs en carbone et en sable similaires, et une pluviosité identique (cf tableau 3-IX).

Forêt	Site	Prof (cm)	S (%)	C (%)	Couleur	Chroma+Value
sempervirente	SOR	0-9	30	3,7	7,5YR 3/3	6
		9-35	34	1,6	7,5YR 4/4	8
décidue	YEL	0-10	37	2,9	7,5YR 2/2	4
		10-25	36	1,6	7,5YR 2/3	5

Tableau 3-VIII. Couleur au code Munsell des horizons de surface (humides) sous forêt sempervirente et sous forêt décidue, dans un contexte écologique similaire (même pluviosité : 1800 mm.an⁻¹, même roche mère : le grauwaacke).

Des observations du même ordre ont été faites dans d'autres milieux tropicaux. En Côte d'Ivoire, PERRAUD (1971) a remarqué que les sols de la zone humide (sous forêt sempervirente) étaient plus colorés que ceux de la zone sèche (sous forêt semi-décidue). Au Cameroun, MARTIN (1977) a comparé des sols situés sous forêt dense semi-décidue et sous savane, dans une zone climatiquement homogène, et a remarqué que le chroma des horizons A₁ était inférieur ou égal à 2 dans 20% des cas sous forêt, contre 60% des cas sous savane. Il attribue la couleur plus grise des horizons sous savane à une composition différente des fractions humiques, et notamment à un rapport AF/AH plus faible (1,1 contre 2,8 sous forêt, en moyenne), en négligeant toutefois le fait que la teneur en carbone des horizons A₁ est un peu plus faible sous savane (1,9% contre 2,5% sous forêt, en moyenne).

Dans notre région d'étude, le rapport AF/AH ne peut toutefois expliquer à lui seul la couleur plus ou moins terne (ou sombre) des horizons pédologiques, car il n'apparaît pas corrélé à la texture, contrairement à l'indice [chroma+value]. Une explication possible est fournie par l'exemple de la toposéquence étudiée par BRAVARD et RIGHI (*ibid.*) : les horizons A₁ des podzols sableux et des sols ferrallitiques argileux ont des rapports AF/AH similaires

mais le degré d'aromaticité et de condensation des AF et des AH est beaucoup plus élevé dans les premiers que dans les seconds, à tel point que le rapport E_4/E_6 des AF des podzols est plus bas que celui des AH des sols ferrallitiques. Les auteurs pensent que la forte différence de texture explique probablement en partie les degrés d'aromaticité et de condensation très différents des composés humiques, l'argile étant nécessaire pour retenir et protéger les petites molécules, contre le lessivage ou la minéralisation. Cette explication est concordante avec une observation de DABIN (1980/1981), qui attribue aux sols sableux une proportion plus forte d'AH gris.

Il faut cependant remarquer qu'une augmentation de la condensation et de l'aromaticité des AF et des AH sans diminution parallèle du rapport AF/AH, est un cas très particulier. Dans les climatoséquences contrastées étudiées par THOMANN (1964) ou PERRAUD (1971), la proportion d'AH gris varie en sens inverse du rapport AF/AH, les sols des régions sèches étant les plus pauvres en AF et les plus riches en AH très condensés.

L'ensemble de nos résultats sur la couleur des horizons de surface serait finalement explicable par les hypothèses suivantes :

- i) la couleur plus terne ou plus sombre du sol, à teneur en matière organique égale, est liée au degré d'aromaticité et de condensation des composés humiques,
- ii) ce degré d'aromaticité et de condensation varie en sens inverse du rapport AF/AH dans les séquences climatiques contrastées entre un pôle humide et un pôle sec, mais peut varier indépendamment en réponse à d'autres facteurs écologiques locaux, tels que la texture du sol (un sol sableux entraînant une proportion plus élevée de molécules très condensées).

3.2.5 Dynamique et stabilité des composés humiques

Les différents modèles d'humification proposés dans la littérature combinent généralement deux voies principales (ou en privilégient une) :

- i) une voie de condensation croissante, à partir de précurseurs solubles qui évoluent en AF, puis en AH, puis en humine évoluée, la stabilité des molécules augmentant dans le même sens (DUCHAUFOR, 1977),
- ii) une voie de formation très rapide des grosses molécules humiques à partir du matériel végétal biodégradé, suivie d'une dépolymérisation progressive par oxydation, les AF succédant alors aux AH (PAUL, 1984).

Pour les milieux tropicaux, DABIN (1980/1981) propose un modèle mixte : certains AF (extraits à la soude²²) seraient des précurseurs de l'humification et les AF "libres" (extraits à l'acide phosphorique²¹) se formeraient précocement, alors que d'autres AF (extraits au pyrophosphate de sodium²¹) seraient une étape ultime de l'humification, obtenus par oxydation

²²L'ordre dans lequel sont effectuées les diverses extractions a évidemment une grande importance. Les réactifs sont utilisés par ordre croissant d'efficacité : acide phosphorique, pyrophosphate de sodium, hydroxyde de sodium (protocole d'extraction de l'ORSTOM).

des AH bruns. Les AH bruns et une partie des AH gris seraient obtenus au terme d'une lente maturation, alors que certains AH gris proviendraient de la condensation rapide de produits de décomposition.

Tous nos résultats, présentés dans les paragraphes précédents, s'interprètent bien en se référant à la condensation des molécules humiques, et notamment à l'évolution des AF en AH, au cours de la saison sèche. Une reconstitution *in vitro* de ce processus a été réalisée par NGUYEN KHA (1973), qui a soumis l'humus d'un pélosol à deux traitements, reproduisant les variations saisonnières typiques d'un milieu tropical ou tempéré. Au bout de 9 mois, au cours desquels ont eu lieu 3 cycles saisonniers, l'humus soumis aux conditions tempérées avait des caractéristiques presque identiques à celles du départ, alors que celui soumis aux conditions tropicales était fortement transformé, accusant une diminution du rapport AF/AH de 1,2 à 0,5 (la courbe de disparition des AF équilibrant celle de formation des AH) et du rapport AH bruns/AH gris de 2,9 à 1,1. La cause de cette divergence est principalement attribuée à l'existence d'une phase sèche dans le traitement tropical, qui serait donc à l'origine de cette évolution des AF en AH et de la polymérisation de ces derniers. Une forte diminution de l'intensité respiratoire du sol accompagnait ces transformations, indiquant une stabilité accrue des matières organiques.

Il est donc probable que les matières organiques des sols de notre région d'étude ont une stabilité biochimique intrinsèque d'autant plus élevée qu'elles sont soumises à de fortes alternances saisonnières d'humidité, et que cela se traduit partiellement - à l'aide de nos caractérisations simples - par un faible rapport AF/AH de la fraction de sol analysée (0-2 μm) et par une couleur particulièrement terne/sombre de la terre fine.

3.3 Conclusions

Ce chapitre a permis d'éclairer les effets des principaux facteurs du milieu vis-à-vis de certains aspects de la biodynamique des humus.

La durée de la saison sèche est un facteur essentiel à deux égards :

i) en limitant strictement la période active des vers de terre et en ralentissant plus ou moins l'activité de la microflore et des termites (les termites champignonnistes étant plutôt mieux adaptés pour résister à la sécheresse), elle modifie fortement l'importance relative des principaux décomposeurs, et oriente donc la biodégradation des matières organiques fraîches vers certaines voies ;

ii) en favorisant la polymérisation des acides fulviques en acides humiques (et sans doute aussi une évolution des acides humiques vers des formes très condensées), elle augmente la stabilité biochimique de la matière organique humifiée.

Le passage d'un couvert végétal sempervirent à un couvert décidu a des conséquences similaires, et d'ampleur souvent supérieure, à celles d'un allongement de la saison sèche. On peut donc considérer que tous ces phénomènes sont commandés à la fois par la durée et

l'intensité de la saison sèche édaphique ; il serait certainement intéressant de disposer d'un indice pédoclimatique intégrant ces deux notions.

La pluviosité annuelle a des effets très différents, voire opposés, de ceux de la durée de la saison humide (complémentaire de la saison sèche) :

i) les études saisonnières montrent que la période très pluvieuse de la mousson est beaucoup moins favorable aux organismes décomposeurs que la période d'alternance pluie-soleil de la fin de la saison des pluies ;

ii) les fortes pluviosités ont pour conséquence (entre autres) un appauvrissement des sols en bases échangeables, qui limite l'abondance des vers de terre et l'activité de la microflore bactérienne du sol.

La nature des argiles - que l'on peut aussi considérer comme une conséquence de la pluviosité, mais à très long terme - influence probablement l'évolution des composés humiques, mais il n'a pas été possible de l'établir clairement. Les argiles 2:1, caractéristiques des milieux secs, favoriseraient la polymérisation des AF en AH au cours de la saison sèche.

Enfin, l'importance classiquement reconnue de la température a été confirmée, son principal effet étant d'accélérer les mécanismes biologiques. Elle contribue par ailleurs à modifier la composition de la population des décomposeurs, l'exemple le plus évident étant celui des termites, très sensibles au froid.

4 Stockage de la matière organique

Au cours de ce chapitre, trois objectifs seront poursuivis :

- i) décrire les quantités de carbone présentes dans les sols de notre région d'étude, exprimées en stocks par unité de surface ou en teneurs pondérales de la terre fine,
- ii) dégager les corrélations qui relient ces quantités de carbone aux facteurs du milieu,
- iii) interpréter autant que faire se peut ces corrélations en relations de cause à effet, et proposer des mécanismes explicatifs.

4.1 Revue bibliographique

Nous présenterons successivement les études relatives aux quantités et aux flux (d'entrée et de sortie) de la matière organique du sol. Par ailleurs, nous distinguerons les études des quantités de carbone exprimées en pourcentage pondéral de la terre fine, qui bénéficient de données très nombreuses, permettant de dégager plus facilement des corrélations significatives avec les facteurs du milieu, de celles beaucoup plus rares qui se rapportent aux stocks par unité de volume, de première importance pour les études de fonctionnement des écosystèmes.

4.1.1 Teneurs en carbone (ou en azote) de la terre fine, dans les sols tropicaux

Les études descriptives des teneurs pondérales en carbone (ou en azote) de la terre fine en fonction des facteurs du milieu sont typiquement réalisées à une échelle régionale, le long d'un ou plusieurs gradients climatiques ou édaphiques bien caractérisés, et n'utilisent le plus souvent que les données des horizons de surface¹.

¹ La profondeur de référence est généralement égale à 10, 15 ou 20 cm. Les chercheurs français ont longtemps fait exception en considérant l'horizon A₁, d'épaisseur variable par définition.

En absence d'andosols et de sols hydromorphes, la plupart de ces études utilisent une combinaison complète ou partielle de cinq variables du milieu, identifiées depuis longtemps (SMITH *et al.*, 1951) : la température, la pluviosité, la profondeur du sol, la texture et le type de végétation (ou de culture).

La pluviosité est souvent considérée comme une variable fondamentale, positivement corrélée à la teneur en matière organique du sol, dans des régions qui s'étendent des milieux sub-arides aux milieux humides : Afrique de l'Est (BIRCH et FRIEND, 1956), Afrique de l'Ouest (THOMANN, 1964 ; JONES, 1973), Australie (SPAIN *et al.*, 1983). Dans les savanes d'Afrique de l'Ouest, JONES (*ibid.*) précise que la durée pendant laquelle les sols sont humides est sans doute un facteur plus pertinent que la pluviosité, mais que cette dernière est plus facile à déterminer avec les données climatiques disponibles, et qu'elle est bien corrélée à la durée de la saison humide.

Le rôle de la texture est démontré par les nombreuses régressions linéaires significatives qui ont été établies entre la teneur en argile (ou en argile plus limon fin) et la richesse en carbone (ou en azote) des horizons de surface, dans le cadre d'études pédologiques limitées à une région climatiquement assez homogène et à un même type de végétation : au Cameroun (MARTIN, 1973 ; HUMBEL *et al.*, 1977), en République Centrafricaine (GODEFROY et JACQUIN, 1975), en basse et moyenne Côte d'Ivoire (BOISSEZON *et al.*, 1973), au Zaïre (d'après les données de SYS, 1972), en Guyane (TURENNE, 1977), en Australie (SPAIN, 1990). Le coefficient de corrélation est généralement un peu plus élevé lorsque l'on substitue le taux d'argile plus limon fin au taux d'argile et est toujours supérieur lorsque l'on substitue l'azote au carbone.

Lorsque des gradients importants de pluviosité et de texture sont superposés, les conclusions varient fortement d'une étude à l'autre. BIRCH et FRIEND (1956) considèrent que pour expliquer la teneur en matière organique du sol, la teneur en argile est un facteur mineur comparé à la pluviosité ($10 < A < 50\%$, $425 < P < 1775 \text{ mm.a}^{-1}$), alors que JONES (1973) attribue une importance égale aux deux facteurs ($0 < A < 64\%$, $350 < P < 1900 \text{ mm.an}^{-1}$), et que FELLER *et al.* (1991) considèrent la teneur en argile plus limon fin comme le facteur primordial ($3 < A + LF < 75\%$, $600 < P < 3000 \text{ mm.an}^{-1}$). En Côte d'Ivoire, PERRAUD (1971) montre que les sols de la zone sèche sont plus riches en carbone que ceux de la zone humide, en raison d'une texture plus argileuse ($10 < A + LF < 45\%$, $1250 < P < 2000 \text{ mm.an}^{-1}$).

La nature des argiles est fréquemment invoquée comme un facteur important vis-à-vis de ces relations carbone-argile, mais on ne trouve guère de données pour quantifier cet effet. JONES (*ibid.*) constate que la teneur en matière organique de vertisols décroît lorsque leur teneur en argile augmente au delà de 35%, alors qu'il s'attendait à une accumulation de matière organique plus rapide que dans les sols à kaolinite.

Signalons un autre facteur de texture, susceptible de modifier légèrement la teneur en carbone de la terre fine : d'après LEVEQUE (1988), la quantité d'éléments grossiers présents dans le sol a pour effet de concentrer les apports organiques dans un espace plus restreint, donc d'augmenter les teneurs en carbone.

L'effet de la température n'est mis en évidence que lorsque les zones étudiées couvrent un gradient altitudinal supérieur à 1000 m (BIRCH et FRIEND, *ibid.* ; JONES *ibid.* ; PERRAUD

ibid. ; HUMBEL *et al. ibid.* ; SPAIN *ibid.*), et est présenté comme mineur par de nombreux auteurs. La relation quantitative entre la teneur en matière organique du sol et la température est classiquement décrite par une fonction exponentielle décroissante (JENNY, 1941, cité par LAUDELOUT *et al.*, 1960). Cette fonction serait différente en zone tempérée et tropicale ; deux régressions de la forme $N = a.e^{-b.T}$ (où N est la teneur en azote des horizons considérés, T la température atmosphérique, et a, b deux constantes) sont proposées pour les milieux tropicaux par LAUDELOUT *et al. (ibid.)*, établies avec des données d'Afrique centrale ($b=0,23$) et d'Indonésie ($b=0,14$), pour des profondeurs de sol de respectivement 20 et 10 cm. D'après ces auteurs, les constantes a et b seraient toutes deux dépendantes de la texture du sol, a étant plus élevé et b plus faible lorsque le sol est plus argileux.

Les effets du couvert végétal ne sont clairement distingués de ceux du climat que dans certains cas particuliers. A l'instar de nombreux auteurs, FELLER *et al.* (1991) montrent que la destruction de la végétation naturelle au profit de l'agriculture diminue nettement la teneur en matière organique du sol de surface ; en revanche, ils considèrent qu'une végétation naturelle forestière ou herbacée n'a pas d'effet significatif sur ces teneurs organiques. Plusieurs auteurs semblent établir, au contraire, que les teneurs en carbone des horizons A₁ sont plus fortes sous forêt que sous savane, à teneur égale en éléments fins et sous un climat semblable (BOISSEZON *et al.*, 1973 ; MARTIN, 1973 ; HUMBEL *et al.*, 1977). Certains de ces résultats sont toutefois biaisés par le fait de comparer des horizons A₁ d'épaisseur variable, toujours supérieure sous savane que sous forêt, et demandent à être confirmés.

La diminution du taux de carbone avec la profondeur du sol est bien connue. Une relation quantitative générale a été proposée par BENNEMA (1974) pour les oxisols "modaux" (*i.e.* dont l'horizon B a des caractéristiques texturales, structurales et chimiques assez uniformes), de la forme : $C=a.p^{-b}$, équivalente à $\text{Log}(C)=\text{Log}(a)-b.\text{Log}(p)$, p étant la profondeur, C la teneur en carbone, qui peut être volumique ou pondérale, a et b des constantes qui dépendent de l'unité choisie pour C. Malgré une forte sensibilité des paramètres au choix de la profondeur 0 (avec ou sans litière) et aux erreurs systématiques de mesure de C, qui complique sérieusement les comparaisons bibliographiques, deux résultats sont avancés par l'auteur :

- i) le paramètre b, caractéristique de la vitesse de décroissance de C avec la profondeur, est plus faible sous végétation herbacée que sous forêt,
- ii) b serait indépendant de la texture moyenne du sol, a étant en revanche d'autant plus élevé que la texture est argileuse (toutes conditions égales par ailleurs).

La décroissance plus rapide sous forêt que sous savane du taux de carbone avec la profondeur est confirmée par d'autres auteurs (BOISSEZON *et al.*, 1973 ; HUMBEL *et al.*, 1977). En revanche, BOISSEZON *et al. (ibid.)* considèrent que la texture modifie la répartition de la matière organique dans le profil, qui serait d'autant plus concentrée en surface que le sol est plus argileux.

Plus difficile à mettre en évidence, un effet de la richesse en cations polyvalents ou du pH est avancé par certains auteurs. JONES (1973) montre qu'il s'accumule beaucoup plus de matière organique dans une toposéquence située sur basalte que dans une autre située sur roche acide, sans effet significatif de la pluviosité ou de la teneur en argile ; il suppose que la

différence est due à une plus grande richesse en bases du basalte, ou à une nature particulière des argiles formées. Pour SPAIN *et al.* (1983), le pH est le second facteur du milieu, après la pluviosité, favorisant la richesse organique des sols tropicaux australiens dans leur ensemble. Toutefois, une autre étude de SPAIN (1990) dans les forêts tropicales sempervirentes du Queensland (Australie), montre que l'effet du pH est complexe : l'azote est positivement corrélé au pH dans 15 sols situés sur basalte, qui sont les moins acides de la région ($5,1 < \text{pH} < 6,6$), alors que le carbone est négativement corrélé au pH dans 13 sols situés sur roche métamorphique, qui sont les plus acides de la région ($4,2 < \text{pH} < 5,2$). Si ces corrélations ne sont pas les effets indirects d'autres facteurs, on peut les interpréter avec les idées d'OADES (1988), qui considère que les ions polyvalents jouent un rôle essentiel vis-à-vis de l'accumulation de la matière organique dans le sol ; ces ions seraient le calcium et le magnésium dans les sols à pH proche de la neutralité (comme ceux situés sur basalte), l'aluminium et le fer, sous forme d'ions ou d'hydroxydes, dans les sols acides (comme ceux situés sur roche métamorphique).

Des tels effets sont nécessairement difficiles à clarifier par des méthodes statistiques, car les interactions sont à deux sens. La teneur en matière organique détermine en grande partie la richesse en bases non échangeables (PETERSCHMITT, 1991), ainsi que la capacité d'échange cationique (cf § 2.3.4). Elle détermine également la proportion du fer total sous forme complexée, amorphe et mal cristallisée (PETERSCHMITT, 1991).

Enfin, le cas particulier des andosols doit être signalé : formés sur roches volcaniques et sous climat toujours humide (presque toujours en altitude), ces sols sont particulièrement riches en matière organique (DUCHAUFOR, 1977 ; WADA, 1985).

4.1.2 Stocks de carbone par unité de surface, dans les sols tropicaux

L'intérêt croissant de la recherche internationale vis-à-vis du cycle du carbone à l'échelle planétaire a amené plusieurs auteurs à estimer grossièrement le stock de carbone des sols du monde entier, en particulier celui des sols tropicaux, jusqu'à une profondeur standard, généralement fixée² à 1 m. L'unité de mesure que nous emploierons - le kgC.m^{-2} - se réfère donc à la tranche 0-1 m du sol, sauf mention explicite du contraire. Ces estimations globales peuvent être classées en deux catégories :

²Cette profondeur de 1 m a pour principal avantage d'être une référence. Elle est insuffisante pour approcher le stock total de matière organique du sol, comme l'ont montré CERRI & VOLKOFF (1987) dans un "latosol" argileux d'Amazonie, où le stock de carbone entre 1 et 5 m de profondeur égale celui entre 0 et 1 m. En revanche, il est sans doute inutile de creuser jusqu'à 1 m pour des études appliquées à la dynamique quantitative de ces stocks ; DETWILER (1986) prouve en effet que les variations de stock organique consécutives à la déforestation au profit de l'agriculture affectent essentiellement les 40 premiers centimètres du sol.

i) celles qui utilisent exclusivement une classification des sols, de la F.A.O. (BOHN, 1976, 1982) ou de l'U.S.D.A. (KIMBLE *et al.*, 1990),

ii) celles qui se réfèrent à la végétation (SCHLESINGER, 1977 ; DETWILER, 1986) ou à une classification phyto-bioclimatique des milieux (MEENTEMEYER *et al.*, 1985 ; BROWN et LUGO, 1982 ; POST *et al.*, 1982), la seule caractéristique édaphique prise en compte étant le bon ou le mauvais drainage, afin d'exclure les sols hydromorphes.

L'intérêt de ces synthèses, évidemment grossières (la texture du sol n'est jamais prise en compte, entre autres), est de fixer des ordres de grandeur et de mettre en évidence quelques tendances dues aux facteurs du milieu. BOHN (*ibid.*) attribue ainsi aux Ferralsols, aux Ferralsol-Acrisols et aux Cambisol-Andisols des stocks de carbone moyens respectifs de 12 - 10 et 57 kgC.m⁻², que l'on peut comparer aux stocks de 9,7 - 8,3 et 18,4 kgC.m⁻²/0,5 m de profondeur, estimés par KIMBLE *et al.* (*ibid.*) pour les Oxisols, les Ultisols tropicaux et les Andisols tropicaux. Un grand écart sépare les deux valeurs relatives aux andosols, sans doute en raison de définitions différentes des catégories considérées, mais ces stocks sont dans les deux cas très supérieurs à ceux des sols ferrallitiques ou ferrugineux (le parallèle établi entre les classifications étant très approximatif, d'après DUCHAUFOR, 1977). Il est toutefois regrettable que l'altitude moyenne des profils utilisés pour établir les moyennes ne soit pas indiquée, les andosols se trouvant souvent au dessus de 1000 m.

Pour POST *et al.* (*ibid.*), l'humidité est le facteur du milieu le plus important. Ils estiment le stock de carbone moyen des forêts tropicales sèches (1000<P<2000 mm.a⁻¹) à 9,9 kgC.m⁻², celui des forêts tropicales humides (2000<P<4000 mm.a⁻¹) à 11,4 kgC.m⁻² et celui des forêts tropicales très humides (P>4000 mm.a⁻¹) à 19,1 kgC.m⁻². La nature des 12 sols qui ont permis d'établir cette dernière moyenne très élevée n'est toutefois pas précisée.

BROWN et LUGO (*ibid.*) établissent une régression exponentielle significative du stock de carbone en fonction du rapport T/P (température / pluviosité), décroissant de 12 à 6 kgC.m⁻² lorsque T/P varie de 0,004 (milieux très arrosés et/ou de haute altitude) à 0,027 °C / mm.a⁻¹ (milieux secs, avec toutefois une pluviosité supérieure à 1000 mm.a⁻¹). L'examen des données montre cependant que parmi les 8 stocks organiques cités qui dépassent 20 kgC.m⁻², 5 proviennent de sites où la température est inférieure ou égale à 15°C et 1 autre (au moins) est très vraisemblablement un andosol (profil Chinchina, de Colombie, étudié par JENNY, 1948, 1950). En fait, nous avons pu vérifier qu'une régression exponentielle des mêmes stocks de carbone en fonction de la variable T présentait un coefficient de détermination plus élevé (R²=0,29) qu'en fonction de la variable T/P (R²=0,23). L'effet des basses températures sur l'accumulation organique est donc celui qui apparaît le plus avec ces données.

Une relation quantitative entre la température et les stocks de carbone, similaire à celles déjà citées pour les teneurs, est mise en évidence au Kivu (Zaïre) par PECROT *et al.* (1962). Les auteurs établissent une équation de régression entre l'altitude (800-2200 m) et le logarithme du stock de carbone (7-50 kgC.m⁻²) ; si l'on suppose que la température décroît linéairement avec l'altitude, selon un gradient de 0,0045°C.m⁻¹, le stock de carbone apparaît proportionnel à e^{-0,14.T}.

L'effet du couvert végétal naturel, isolé de celui du climat, n'est généralement perceptible qu'à la suite d'une perturbation anthropique du milieu.

Au Costa Rica, RAICH (1984) met en évidence une diminution du stock organique du sol de 8%, entre une forêt tropicale humide et une forêt secondaire mitoyenne. Au Cameroun, HUMBEL *et al.* (1977), qui comparent les stocks organiques de sols ferrallitiques sous forêt et sous savane, et concluent que la quantité totale sur 2 m de profondeur est à peu près identique.

L'impact de la déforestation au profit de l'agriculture sur les stocks organiques du sol a fait l'objet de nombreuses études. DETWILER (1986) estime à $6,7 \text{ kgC.m}^{-2}$ le stock de carbone des forêts tropicales fermées dans les 40 premiers cm de sol, contre $5,2 \text{ kgC.m}^{-2}$ dans les forêts tropicales ouvertes. Ces stocks seraient réduits de 40% après 5 ans de mise en culture et de 20% seulement après une mise en pâture, alors que l'exploitation forestière n'aurait en elle-même qu'un effet très limité.

4.1.3 Flux d'entrée du carbone dans le sol

Les apports de carbone dans le sol dépendent d'une part de la quantité d'apports végétaux, directement injectés dans le sol (par les racines, surtout) ou déposés en surface, et d'autre part de la proportion de litière que les organismes décomposeurs transmettent effectivement au sol, sous forme solide ou solubilisée.

Les études présentées dans le premier chapitre (§ 1.4.4.1) ont montré que pour l'ensemble des forêts tropicales, la disponibilité en eau et la température sont les facteurs les plus déterminants de la production annuelle de litière épigée, même si des facteurs édaphiques tels que la disponibilité en phosphore peuvent limiter cette production en dessous d'un certain seuil de carence. Rappelons que parmi tous les indices climatiques définis pour prédire cette production de litière, le produit de la température par le logarithme de la pluviosité bornée à 2 m.an⁻¹ (VITOUSEK, 1984) s'est révélé le plus performant, pour l'ensemble des forêts tropicales et pour notre région.

En zone tempérée, une corrélation positive est rapportée par PASTOR *et al.* (1984) entre la teneur du sol en argile plus limon (5-74%) et la production épigée de peuplements forestiers ($4,1-9,5 \text{ t.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$). La relation est décrite par un polynôme du second degré, l'effet étant minime au delà de 50% d'argile plus limon ; cette augmentation de la production épigée est plus due à l'accroissement de biomasse qu'à la production de litière.

La proportion du carbone de la litière qui entre effectivement dans le sol dépend fortement de l'importance relative des divers décomposeurs, dont les effets ont été discutés dans le chapitre précédent (§ 3.1.1). Il est certain, par exemple, qu'un débris foliaire ingéré par un ver de terre enrichira plus le sol en matière organique que s'il est consommé par des termites champignonnistes.

Les apports organiques d'origine racinaire ont été longtemps considérés comme très inférieurs aux apports épigés dans les écosystèmes forestiers. D'après huit études citées par BROWN et LUGO (1982) ou par l'UNESCO (1979) la production racinaire des forêts tropicales varierait de 40 à $550 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, la plupart des valeurs étant comprises entre 150 et 300

$\text{g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Cependant, FOGEL (1985) remet fortement en cause la validité des estimations de production racinaire effectuées jusqu'à une époque récente, soit parce que les mesures sous-estimaient ou négligeaient les diverses composantes de la production racinaire, soit parce qu'il s'agissait de calculs indirects, multipliant la biomasse racinaire par un facteur multiplicatif déduit de précédentes mesures, donc trop faible.

Une production nettement plus élevée de $1117 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ est mesurée par CUEVAS et MEDINA (1988) dans une forêt amazonienne sur Tierra Firme, pour les seules racines fines du mate (dans la litière) et des 10 premiers centimètres de sol, produisant respectivement 311 et $806 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$; cette production serait donc supérieure aux apports épigés de petite litière, estimés à $1025 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (CUEVAS et MEDINA, 1986). Dans le même site forestier, JORDAN et ESCALANTE (1980) n'avaient mesuré qu'une production de $200 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ pour les racines fines de la litière et des 40 premiers centimètres de sol, avec des méthodes proches de celles employées par CUEVAS et MEDINA (1988) ; l'écart important entre les deux résultats souligne les difficultés méthodologiques qui affectent ce genre de mesure. Si l'on rapporte ces accroissements de biomasse à la biomasse des racines fines ($d < 6 \text{ mm}$) mesurée par STARK et SPRATT (1977) dans la même forêt, on obtient des ratios de 6 et 31%, qui sont inférieurs aux valeurs de 40 à 84% mesurées dans les forêts tempérées (FOGEL, 1985) ; il est *a priori* étonnant que les racines poussent moins vite dans une forêt équatoriale que dans une forêt tempérée, et cela renforce l'idée que la production racinaire a peut être une importance bien plus forte que ce qui est couramment admis.

4.1.4 Flux de sortie du carbone hors du sol

Les pertes de carbone de la couverture pédologique sont *a priori* susceptibles de suivre la voie soluble (ruissellement et drainage) et la voie gazeuse (minéralisation). Si l'on considère un profil pédologique dans une toposéquence, il faut tenir également compte des transports latéraux, par voies solide et soluble, qui sont sources d'entrées et de sorties.

Dans une forêt dense sempervirente de Côte d'Ivoire, les pertes de carbone par érosion solide, ruissellement soluble et drainage soluble sont respectivement de 1,30, 0,12 et 7,39 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, ce qui représente au total 1,8% de la chute annuelle de litière, donc une quantité très faible (ROOSE, 1980/1981).

La minéralisation représente donc la voie presque exclusive de sortie du carbone lorsque le couvert végétal protège efficacement le sol contre l'érosion, et il n'est pas surprenant que ce phénomène soit de loin le plus étudié. Les principales techniques utilisées à cet effet consistent à mesurer la quantité de CO_2 qui se dégage du sol ou à y introduire du matériel végétal marqué au ^{14}C et à suivre la cinétique de décomposition, les deux méthodes se pratiquant en conditions naturelles ou contrôlées.

L'effet de la température est le mieux quantifié. SCHLESINGER (1977) cite de nombreuses études *in situ* ayant mis en évidence une relation exponentielle entre la température du sol et le dégagement de CO_2 ou ayant calculé des rapports Q_{10} compris entre 1,6 et 3,2, qui auraient

tendance à diminuer vers les hautes températures. Des résultats similaires sont obtenus en laboratoire (BACHELIER, 1963 ; LAUDELOUT *et al.*, 1960).

L'effet de l'humidité est moins facile à mettre en évidence sur le terrain en raison des corrélations fréquentes avec la température, mais une diminution du dégagement de CO₂ au cours de saisons sèches tropicales a été remarquée dans plusieurs études (SCHLESINGER, 1977). En laboratoire, ORCHARD et COOK (1983) établissent une relation linéaire négative entre le pF et la quantité de CO₂ dégagée.

Lorsque des échantillons de sol incubés en laboratoire sont soumis à une succession rapide de phases sèches et humides, les réhumectations sont toujours suivies d'un fort dégagement de CO₂, de courte durée ; ce phénomène semble principalement lié à une destruction des microagrégats, due à l'alternance d'humidité, qui rend soudainement accessibles aux micro-organismes des substrats organiques auparavant protégés dans la micro-porosité. (ADU et OADES, 1977 ; ORCHARD et COOK, *ibid.* ; CORTEZ, 1989 ; VAN GESTEL *et al.*, 1991).

L'alternance de phases humides et sèches a toutefois un effet opposé à plus long terme, en milieu tropical, puisqu'elle entraîne une maturation des composés humiques vers des formes plus condensées et plus stables (cf § 3.2.5).

Le rôle de la texture a été largement étudié par les techniques de marquage au ¹⁴C des substrats organiques.

Des incubations de paille marquée, sur le terrain et en laboratoire, ont montré qu'une proportion plus élevée du ¹⁴C initial était conservée dans les sols plus argileux, pour des périodes d'incubation allant de 1 à 6 ans (JENKINSON, 1977 ; JENKINSON et AYANABA, 1977 ; MERCKX *et al.*, 1985 ; SØRENSEN, 1981 ; CHRISTENSEN et SØRENSEN, 1985). SØRENSEN (1975) montre en particulier que la fraction minérale 0-20 µm stabilise les amino-acides produits au cours de la décomposition. D'autres études mettent surtout en évidence un effet positif très net de l'argile vis-à-vis de la biomasse microbienne formée aux dépens du matériel végétal marqué (GREGORICH *et al.*, 1991 ; LADD *et al.*, 1981 ; MERCKX *et al.*, 1985 ; SØRENSEN, 1983 ; VAN VEEN *et al.*, 1985 ; VAN VEEN *et al.*, 1989). SARKAR *et al.* (1989) montrent qu'une partie des enzymes se fixe sur l'argile, mais avec des conséquences variables : certaines ont leur activité diminuée, alors que d'autres acquièrent au contraire une meilleure stabilité.

Des fractionnements de la matière organique, combinés à des expériences de décomposition de matériel marqué, ont montré par ailleurs que le carbone fraîchement incorporé au sol se fixait d'abord sur les argiles fines et à plus long terme sur les argiles grossières et les limons fins, ou encore que le renouvellement des matières organiques étant plus rapide dans les argiles fines (CHRISTENSEN et SØRENSEN, 1985 ; CORTEZ, 1989). Ces résultats sont confirmés par des datations avec le ¹⁴C naturel, montrant que la matière organique fixée sur les limons fins est plus âgée que celle fixée sur les argiles (SUHARTA, 1992).

Les effets de la minéralogie des argiles et des autres minéraux à forte surface spécifique sont inégalement connus.

Les rares études qui comparent les interactions organo-minérales contractées par des minéraux argileux tels que la kaolinite, l'illite, la vermiculite et la montmorillonite, ne mettent pas en évidence de différences importantes. DARICI *et al.* (1986) montrent qu'un ajout de gélatine entraîne un accroissement du dégagement de CO₂ très rapide puis très ralenti dans un sol ferrugineux à kaolinite/illite, et plus régulier dans un vertisol (à montmorillonite), mais au bout de 30 jours, le dégagement total est le même dans les deux sols. HUANG *et al.* (1977) comparent l'adsorption de divers acides phénoliques sur de la kaolinite, de l'illite, de la vermiculite et des hydroxydes amorphes d'aluminium et de fer : la capacité spécifique d'adsorption est beaucoup plus élevée pour les hydroxydes amorphes que pour les minéraux argileux, mais peu de différences apparaissent entre ces derniers (la kaolinite ayant la plus forte capacité d'adsorption) ; la stabilité des complexes ainsi formés n'est pas étudiée.

Des études beaucoup plus nombreuses sont consacrées aux minéraux caractéristiques des andosols. Plusieurs auteurs ont observé un taux de minéralisation du carbone plus faible dans les andosols que dans d'autres sols (BROADBENT *et al.*, 1964 ; LEGAY et SCHAEFER, 1984), qui est attribué à un effet protecteur des allophanes, de l'imogolite ou des hydroxydes amorphes d'aluminium et de fer. Les effets dépresseurs de ces différents constituants sur la biodégradation d'acide citrique ont été comparés *in vitro* par BOUDOT *et al.* (1989) et BOUDOT (1992), montrant que l'efficacité des hydroxydes amorphes d'aluminium était supérieure à celle des hydroxydes amorphes de fer et très supérieure à celle des allophanes, eux-même plus efficaces que l'imogolite.

L'effet du pH est étudié de façon similaire par STOTT *et al.* (1983) et par AYANABA et JENKINSON (1990), en comparant la décomposition de matériel végétal marqué au ¹⁴C dans des sols acides (4,7 < pH < 5,5) et neutres (7,0 < pH < 7,8), après incubation en conditions contrôlées pour les premiers et en conditions naturelles (au Nigéria) pour les seconds. Dans les deux cas, la décomposition est nettement ralentie dans le sol acide. Un résultat complémentaire est apporté par VAN VEEN *et al.* (1989), qui montrent qu'une fertilisation en N-P-K augmente significativement la minéralisation ; les auteurs supposent que la richesse en nutriments a un effet majeur sur l'absorption racinaire des plantes, et que l'activité des racines stimule en retour celle de la microflore.

4.1.5 Conclusions

Nous disposons aujourd'hui d'un grand nombre de données sur la matière organique des sols tropicaux, permettant d'estimer l'ordre de grandeur moyen du stock de carbone sur 1 m de profondeur à 10 ou 12 kgC.m⁻², en excluant les andosols, les sols d'altitude et les sols hydromorphes. Il n'existe cependant aucune synthèse satisfaisante des facteurs de variation de ces stocks à l'échelle mondiale, sans doute parce que les bases de données actuelles ne permettent pas de tenir compte simultanément de toutes les variables importantes, que mettent en évidence des études descriptives à l'échelle régionale ou des études expérimentales.

La température est le facteur du milieu dont les effets semblent les mieux prédictibles. Bien qu'elle ait des effets contradictoires sur les flux de carbone dans le sol, un réchauffement

stimulant d'une part la production végétale et d'autre part l'activité minéralisatrice de la microflore, une relation quantitative de type exponentiel entre la quantité de carbone (ou d'azote) et la température semble satisfaisante dans la plupart des cas.

L'humidité du milieu a aussi des effets très importants, mais multiples, puisqu'elle contrôle en grande partie l'activité de la microflore, la production végétale, et la maturation des composés humiques du sol. Son effet global est le plus souvent paramétré par la pluviosité totale, qui est la donnée la plus accessible et qui semble bien rendre compte des variations des quantités de matière organique du sol dans certaines régions, l'effet positif sur la production végétale dominant les autres. L'importance de ce facteur est toutefois controversée, et il apparaît notamment peu probable qu'au delà de 2000 mm.an⁻¹, la pluviosité ait encore un effet positif important sur la production de litière.

De nombreuses études expérimentales ont démontré l'importance des minéraux argileux (de la taille des argiles et des limons fins), des allophanes et, plus récemment, des hydroxydes amorphes du fer et de l'aluminium, pour la protection physico-chimique de la matière organique vis-à-vis de la microflore. Dans les études descriptives, la teneur en argile (ou en argile plus limon fin) est une variable fréquemment utilisée pour expliquer la variance des teneurs en carbone/azote ; en revanche, l'effet des hydroxydes amorphes de fer et d'aluminium est toujours ignoré ou considéré comme négligeable en dehors des zones à andosols.

Le type de végétation joue évidemment un rôle de premier plan vis-à-vis des apports organiques, notamment pour la proportion d'apports épigés et hypogés (OADES, 1988). Cependant, l'importance relative et les facteurs déterminants de la production racinaire sont encore largement inconnus en milieu forestier tropical ; certaines données récentes indiquent qu'elle pourrait être du même ordre de grandeur ou supérieure à la production épigée.

La région des Ghâts occidentaux se prête bien à l'étude de la plupart de ces facteurs, notamment des paramètres climatiques et de la texture du sol. L'absence d'andosols ou de sols anormalement humifères dans la région nous a conduit à supposer que les différentes formes libres de l'aluminium ou du fer n'avaient pas d'effet important sur les stocks organiques ; nous avons donc ignoré ces paramètres. Les résultats récents de BOUDOT (1992) quant à l'efficacité des hydroxydes amorphes d'aluminium pour bloquer la minéralisation du carbone indiquent qu'il serait intéressant de prendre en compte ce facteur, d'autant plus que les teneurs d'aluminium extractible par l'oxalate d'ammonium que PETERSCHMITT (comm. pers.) a trouvé dans quelques sols des Ghâts occidentaux sous forêt sempervirente ne sont pas négligeables (de 3 à 9‰ du poids minéral dans les horizons de surface).

Toutefois, il s'avère que les variables du milieu que nous avons sélectionnées permettent d'expliquer en grande partie les variations des quantités de carbone présentes dans les sols de notre région d'étude, en cohérence avec les mécanismes d'accumulation que nous venons de rappeler brièvement. Il nous paraît peu probable que l'introduction d'une nouvelle variable bouleverse fondamentalement l'interprétation de ces résultats.

4.2 Quantités de carbone par unité de surface ou de volume dans la région des Ghâts occidentaux

Deux séries d'échantillons seront utilisées au cours de ce paragraphe :

- i) les prélèvements continus d'horizons pédologiques jusqu'à 1 m de profondeur, dans les 23 sites d'étude du Karnataka,
- ii) les 64 cylindres³ de 1 dm³ prélevés dans 4 sites x 4 profils x 4 profondeurs (de 0 à 44 cm).

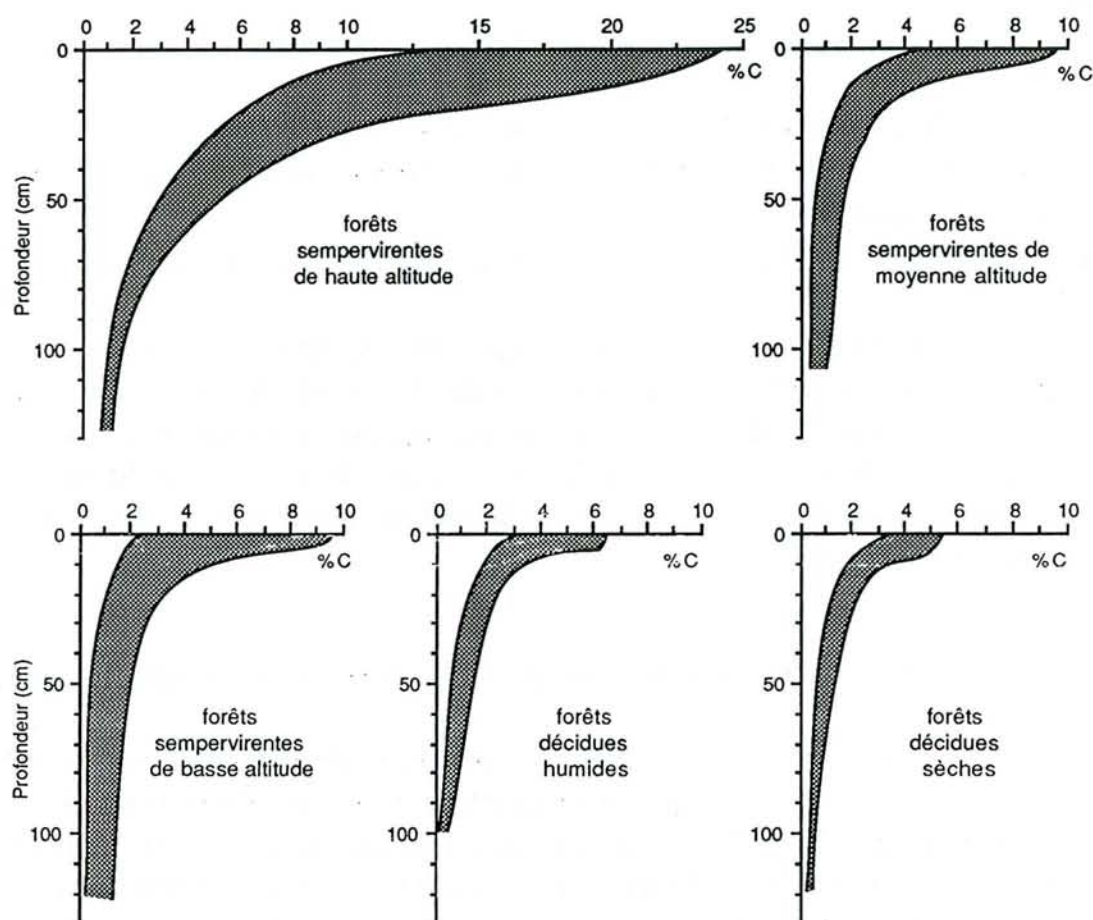
Dans la première série, les densités apparentes moyennes des horizons ont été déterminées par interpolation de valeurs mesurées dans les mêmes profils avec des cylindres, alors que dans la seconde série, les mêmes échantillons ont été utilisés pour les analyses pédologiques et les densités apparentes de la terre fine. Dans les deux cas, les densités réelles des éléments grossiers ont été évaluées à partir de quelques mesures effectuées pour chaque horizon de la première série.

4.2.1 Aperçu préliminaire des profils de matière organique

La distribution du carbone dans les sols étudiés peut être représentée dans un premier temps par type de milieu forestier (figure 4-1). La singularité des deux forêts sempervirentes de haute altitude apparaît immédiatement : les teneurs en carbone de ces sols ferrallitiques humifères sont généralement de l'ordre de 15-20% (du poids de la terre fine) en surface et dépassent largement celles de tous les autres milieux forestiers jusqu'à une profondeur de 50 cm. Aucune différence nette n'apparaît en revanche entre les forêts sempervirentes de moyenne altitude et celles de basse altitude ; les premières et surtout les secondes présentent une large gamme de profils organiques dans le sol, les plus organiques de ces sols ferrallitiques ayant les caractères analytiques du groupe humifère de la C.P.C.S. (1967). Les sols sous forêt décidue se distinguent essentiellement par l'absence de tels profils très organiques.

Le calcul, à l'aide des densités apparentes de la terre fine, des quantités de carbone stockées par unité de volume de sol, montre que les 20 premiers cm de sol renferment en moyenne (tous milieux confondus) la moitié du stock de carbone contenu dans le premier mètre de sol. Cette proportion est en fait largement variable d'un site à l'autre, entre 1/3 et 2/3, mais sans corrélation avec le type de milieu forestier.

³Parmi les 64 échantillons, 2 n'ont pas été pris en compte dans le traitement des données, en raison de résultats franchement aberrants, vraisemblablement dus à une perte de terre fine lors du prélèvement pour le premier et au broyage d'éléments grossiers très altérés pour le second. Le premier sera toutefois utilisé au § 4.3, où la porosité n'intervient pas.



Les teneurs en carbone sont exprimées en pourcentage pondéral de la terre fine séchée à 105°C.

Figure 4-1. Représentation, par types de milieux forestiers, des profils organiques des sols étudiés.

4.2.2 Stocks de carbone (0-1m) de l'ensemble des sites d'étude

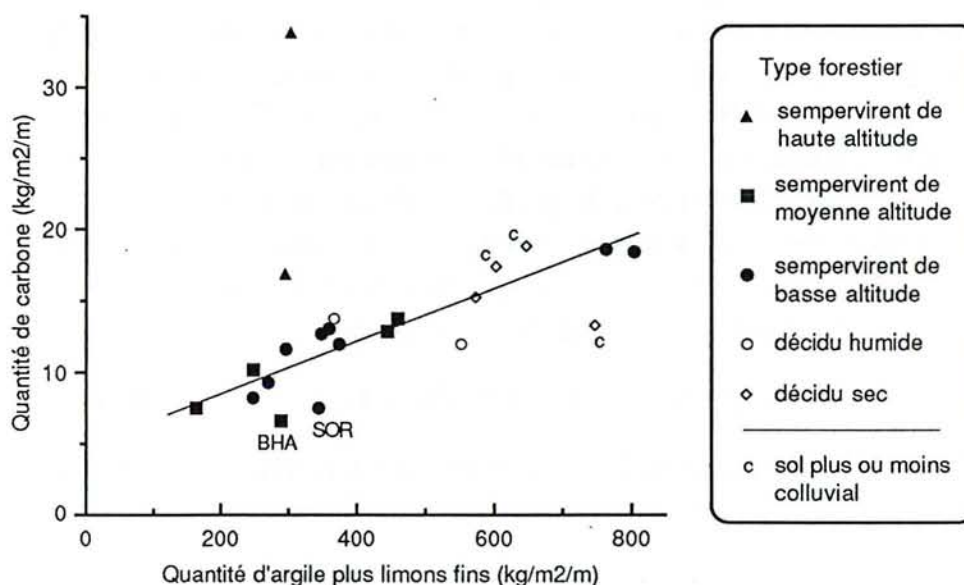
Parmi les 23 sites d'étude du Karnataka, 15 appartiennent au type forestier sempervirent de basse ou moyenne altitude. Il est intéressant de ne considérer d'abord que ce sous-ensemble, relativement homogène par son couvert végétal, ses sols ferrallitiques bien en place⁴ et ses profils organiques où n'apparaissent pas encore les fortes accumulations humifères typiques des forêts de haute altitude

⁴Rappelons que certains sols sous forêt décidue sèche sont colluvionnés (BAL, BANK, SHA). Leurs stocks organiques seront présentés pour mémoire, mais ne donneront pas lieu à interprétation.

L'exploration des effets possibles des facteurs du milieu est amorcée par le calcul des corrélations entre 5 variables climatiques - les températures du sol et de l'air (T_s et T_a), la durée de la saison sèche (S_s), la pluviosité (P) et l'indice climatique de production de litière $T_a \cdot \text{Log}(P_b)$ (cf § 3.1.3.4), 1 variable dendrométrique - la surface terrière (St), et 2 variables pédologiques - les quantités de carbone et d'argile plus limon fin dans la couche 0-1 m du sol, par unité de surface (QC et $QALf$). QC ne présente de régression simple significative qu'avec $QALf$ ($R=0,89$ ***) et S_s ($R=0,64$ **), et la seconde s'avère finalement une conséquence de la première et d'une inter-corrélation entre $QALf$ et S_s ($R=0,55$ *). Un essai systématique des régressions doubles de QC en fonction de $QALf$ et d'une seconde variable n'apporte aucune amélioration significative à la régression simple, qui a pour équation :

$$QC = 0,018 \cdot QALf + 4,8 \quad R^2=0,79 \text{ ***}$$

QC et $QALf$ étant exprimés en $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$ (sur 1 m de profondeur).



La droite de régression, calculée pour l'ensemble des forêts sempervirentes de basse et moyenne altitude, a pour équation : $QC = 0,018 \cdot QALf + 4,8$ ($R^2=0,79$ ***)

Figure 4-2. Relations entre les stocks de carbone et d'argile plus limon fin sur 1 m de profondeur.

La représentation de tous les sites d'étude sur un diagramme portant $QALf$ en abscisse et QC en ordonnée (sur la figure 4-2) montre que les stocks de carbone des forêts décidues sont répartis autour de la même droite de régression que ceux des forêts sempervirentes de basse et moyenne altitude, alors que ceux des forêts sempervirentes de haute altitude sont nettement au dessus de la droite de régression. Parmi les 15 sites qui ont servi à établir la droite de régression, deux (BHA et SOR) semblent se distinguer légèrement par leurs faibles stocks de carbone, et l'on peut remarquer qu'ils se situent aux deux pôles d'un gradient d'humidité du

milieu : de toutes les stations à forêt sempervirente, SOR est la moins arrosée et connaît une longue saison sèche, alors que BHA est l'une des plus arrosées et la seule à ne pas subir de saison sèche édaphique.

La variable QALf est commode à utiliser pour les représentations graphiques, mais présente certains inconvénients, liés à sa dépendance explicite vis-à-vis de la texture de la terre fine, de la quantité d'éléments grossiers et de la porosité. En premier lieu, il est dommage de ne pas distinguer les effets de la texture de la terre fine et de la quantité d'éléments grossiers, qui sont largement indépendants (cf § 2.3.3). Ensuite, et surtout, la porosité dépend fortement de la teneur en matière organique, au moins dans les horizons de surface (cf § 2.4.1), et on ne peut pas considérer QALf comme une variable suffisamment indépendante.

Deux variables quasi-indépendantes peuvent être substituées à QALf : %ALf, qui est une moyenne sur le profil des teneurs élémentaires en argile plus limon fin, et VU, qui est le volume non occupé par les éléments grossiers et que nous appellerons volume utile. QALf étant le produit de %ALf par la quantité de terre fine sur 1 m de profondeur, qui est elle-même proportionnelle à VU (à porosité constante), une formule multiplicative de la forme $QC = a.(\%ALf)^b.(VU)^c$ a plus de signification *a priori* qu'une formule additive de la forme $QC = a + b.(\%ALf) + c.(VU)$. Les régressions linéaires multiples ont donc été calculées après transformation des variables par la fonction logarithme⁵ (cf annexe VIII-1).

L'effet des deux variables $\text{Log}(\%ALf)$ et $\text{Log}(VU)$ est hautement significatif vis-à-vis de $\text{Log}(QC)$, pour l'ensemble des forêts sempervirentes de basse et moyenne altitude. Cependant, la suppression des sites BHA et SOR du jeu de données améliore fortement le coefficient de détermination (de 0,80 à 0,93) et compte tenu des situations climatiques extrêmes de ces deux sites, il est probable que la seconde équation traduit plus fidèlement les effets des variables %ALf et VU. Avec les 13 sites restants, on obtient la relation :

$$\text{Log}(QC) = 0,455.\text{Log}(\%ALf) + 0,690.\text{Log}(VU) - 2,25 \quad R^2=0,93 \text{ ***/**}$$

La contribution à R^2 des deux variables explicatives est équilibrée : 0,50 pour $\text{Log}(\%ALf)$ et 0,44 pour $\text{Log}(VU)$, et les r^2 partiels sont tous deux proches de 0,85.

4.2.3 Variabilité intra-stationnelle des stocks de carbone

Une seule répétition de mesure du stock de carbone jusqu'à 1 m de profondeur a été effectuée, dans le site ANS, afin de contrôler que son stock élevé de 18 kgC.m^{-2} (qui est le maximum mesuré dans l'ensemble des forêts de basse et moyenne altitude) n'était pas dû à la situation topographique, en partie inférieure d'un éboulis. Un second profil, creusé en milieu de

⁵En fait, la régression linéaire de QC en fonction de %ALf et VU paraît très hautement significative d'après les probabilités de rejet classiques, mais l'ordonnée à l'origine est fortement négative (-4,4), et n'a donc pas de signification concrète.

penne, a prouvé qu'il n'en était rien, son stock de carbone étant exactement identique au premier.

D'autres répétitions existent pour 4 sites, mais jusqu'à 44 cm de profondeur seulement. Comme dans le paragraphe précédent, on peut utiliser la quantité d'argile plus limon fin pour mettre en évidence un effet probable de la texture et de la quantité de graviers sur les stocks de carbone (figure 4-3). Cependant, si les coefficients de corrélation sont bien positifs dans chaque site, un seul est significatif au seuil de 5%, entre les variables QC et QALf ou entre leurs logarithmes. Si l'on utilise les deux variables indépendantes %ALf et VU, définies précédemment, aucune régression double significative n'apparaît pour l'un quelconque de ces sites.

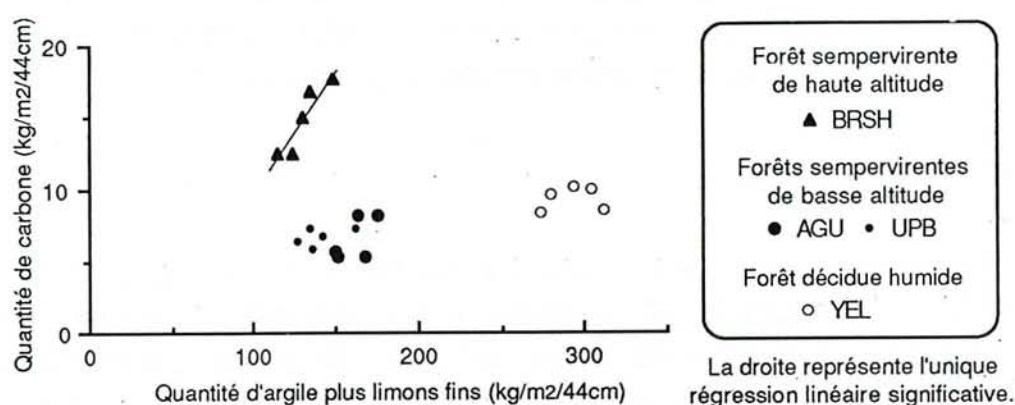


Figure 4-3. Variations intra-stationnelles des stocks de carbone et d'argile plus limon fin sur 44 cm de profondeur, dans 4 sites.

On peut utiliser avec plus d'efficacité les données collectées dans ces profils en considérant la variable qC , quantité de carbone par unité de volume à une profondeur donnée, au lieu de la variable QC qui est une intégrale de qC sur la profondeur totale étudiée ; naturellement, il faut ajouter la profondeur de l'échantillon parmi les variables explicatives. D'après BENNEMA (cf § 4.1.1.1), $\text{Log}(C)$ et $\text{Log}(Pf^6)$ sont reliés linéairement dans les sols ferrallitiques dont l'horizon B est peu différencié verticalement. Cependant, le carré de la variable $\text{Log}(Pf)$ se révèle plus performant que la variable elle-même dans 3 sites, et cela est

⁶ Pf devrait normalement être la profondeur représentative de la teneur en carbone moyenne de l'échantillon, dont l'estimation par inférence est détaillée par BENNEMA (1974). Cette profondeur est un peu inférieure à la profondeur moyenne, surtout près de la surface, mais quelques essais nous ont montré que cette rectification ne modifiait en rien les conclusions de notre étude. Compte tenu de la très forte imprécision qui affecte de toutes façons le coefficient de $\text{Log}(Pf)$, en raison de la faible profondeur totale de nos profils, nous avons finalement évacué cette complication et pris en compte la profondeur moyenne.

particulièrement net dans le site AGU, qui a la particularité atypique d'avoir une teneur en éléments fins légèrement décroissante avec la profondeur. Finalement, l'équation de régression type pour chaque site est de la forme :

$$\text{Log}(qC) = a - b.[\text{Log}(Pf)]^i + c.\text{Log}(VU) + d.\text{Log}(\%ALf) \quad (0,89 < R^2 < 0,96)$$

a, b, c, d étant des constantes positives (sauf éventuellement a), $i = 1$ ou 2 (cf annexe VIII-2).

La variable $\text{Log}(VU)$ est toujours significative, hormis dans le site à forêt décidue dont le sol ne contient presque pas d'éléments grossiers. Son coefficient de régression est compris entre 1,08 et 1,27, sans être significativement différent de 1 ; il est donc possible que qC soit proportionnel à VU tant que la quantité d'éléments grossiers n'est pas excessive. Dans le sol humifère sous forêt sempervirente de haute altitude, la corrélation entre $\text{Log}(qC)$ et $\text{Log}(VU)$ est particulièrement forte (r^2 partiel = 0,81) et traduit sans doute une interaction à double sens, puisque le volume de matière organique représente une fraction importante du volume utile.

La variable $\text{Log}(\%ALf)$ est significative dans les 2 sites à forêt sempervirente de basse altitude, avec des coefficients de régression très semblables et proches de 1.

4.2.4 Conclusions

La teneur en argile plus limon fin de la terre fine ($\%ALf$) et le volume utile (VU = volume total - volume des éléments grossiers) sont deux facteurs essentiels du stock de carbone (QC) jusqu'à une profondeur donnée du sol. Leur signification à l'échelle intra- et inter-stationnelle a pu être particulièrement bien mise en évidence sous forêt sempervirente de basse ou moyenne altitude, par des équations de la forme $QC = a.(\%ALf)^b.(VU)^c$. Dans 13 de ces sites, les paramètres $\%ALf$ et VU rendent presque entièrement compte d'une variation du stock de carbone sur 1 m de profondeur de 7 à 18 kgC.m^{-2} .

L'effet de la température n'apparaît clairement que pour distinguer les forêts de haute altitude des autres sites. Ce résultat et l'ordre de grandeur de nos stocks sont similaires à ceux du Cameroun (HUMBEL *et al.*, 1977). Ces auteurs situent l'apparition des sols ferrallitiques humifères au delà de 1400 m d'altitude, et citent des stocks de carbone compris entre 16 et 31 kgC.m^{-2} , contre 7 à 17 kgC.m^{-2} seulement dans les autres sols ferrallitiques de la région.

4.3 Teneurs pondérales en carbone de la terre fine dans la région des Ghâts occidentaux

L'étude des teneurs pondérales de la terre fine, à la place des quantités par unité de volume, présente des avantages et des inconvénients, qui ont été rapidement évoqués dans la revue bibliographique (§ 4.1), et que nous approfondirons en étudiant la variabilité intra-stationnelle des teneurs en carbone.

Pour comparer les teneurs en carbone de l'ensemble du dispositif d'étude, une nouvelle série d'échantillons de sol sera utilisée, issue du prélèvement dans chaque site de 4 cylindres de 1 dm³ à la surface du sol (0-11 cm), en fin de saison des pluies au Karnataka et en début de saison sèche au Kérala. Les 4 cylindres ont été analysés séparément dans 3 sites, afin de contribuer à l'étude de la variabilité intra-stationnelle.

Il est nécessaire de bien préciser les unités de mesure que l'on emploie : le carbone est généralement exprimé en pourcentage pondéral de la terre fine (séchée à 105°C) alors que l'argile et les limons peuvent être exprimés en pourcentage de la somme des fractions minérales, comme nous l'avons fait jusqu'à présent. Il nous semble plus cohérent de choisir une même unité, et par souci d'indépendance des variables, nous établirons les régressions d'après les quantités de carbone, d'argile et de limon rapportées à la somme des fractions minérales, séchées à 105°C. Si l'on note cette unité "%m", et si l'on note "%tf" le pourcentage pondéral de la terre fine, les relations entre les deux unités s'écrivent :

$$\begin{aligned} C(\%m) &= \frac{C(\%tf)}{[1-0,0172.C(\%tf)]} & C(\%tf) &= \frac{C(\%m)}{[1+0,0172.C(\%m)]} \\ A(\%m) &= \frac{A(\%tf)}{[1-0,0172.C(\%tf)]} & A(\%tf) &= \frac{A(\%m)}{[1+0,0172.C(\%m)]} \end{aligned}$$

1,72 étant le rapport choisi entre la matière organique et le carbone, en raison des bilans très satisfaisants qui en découlent pour les analyses granulométriques.

Pour simplifier les écritures, C(%m) sera noté par la suite %C, et A+LF(%m) sera noté %ALf.

4.3.1 Variabilité intra-stationnelle des teneurs en carbone

4.3.1.1 Comparaison des facteurs expliquant les stocks ou les teneurs pondérales du carbone

Une première étude de la variabilité intra-stationnelle des teneurs en carbone de la terre fine (%C) peut être réalisée avec les échantillons des 4 sites x 4 profils x 4 horizons, utilisés dans le paragraphe précédent pour les quantités de carbone (qC). Les mêmes variables ont été prises en compte, mais il s'avère que le volume utile n'a aucun effet significatif vis-à-vis de Log(%C) - un éventuel effet de concentration de la matière organique consécutif à la diminution du volume utile (décrit par LEVEQUE, 1988) n'apparaît donc pas avec nos données. L'équation de régression type pour chaque site est de la forme :

$$\text{Log}(\%C) = a - b.[\text{Log}(Pf)]^i + c.\text{Log}(\%ALf) \quad (0,91 < R^2 < 0,97)$$

a, b, c étant des constantes positives (sauf éventuellement a), i = 1 ou 2, le meilleur choix étant le même vis-à-vis de %C que de qC (cf annexe VIII-3).

Il est intéressant de comparer ces équations à celles du paragraphe 4.2.3. On constate que :

i) la variable $\text{Log}(\%ALf)$ est à présent significative dans les 4 sites (très hautement dans les 3 forêts sempervirentes et de justesse dans la forêt décidue) au lieu de 2, avec des r^2 partiels et des coefficients de régression nettement plus élevés,

ii) la variable $[\text{Log}(Pf)]^i$ a aussi des r^2 partiels et des coefficients de régression plus élevés dans les nouvelles équations.

La comparaison peut être étendue à d'autres variables, que l'on introduit pour traiter ensemble les échantillons des 4 sites. En prenant en compte la température du sol (T_s^7) et une fonction caractéristique du couvert sempervirent (Fs/d), valant 1 en forêt sempervirente et 0 en forêt décidue, on obtient les équations suivantes (cf annexes VIII-2 et 3) :

$$\text{Log}(qC) = 1,19 - 0,16.T_s - 0,41.Fs/d - 0,09.[\text{Log}(Pf)]^2 + 0,98.\text{Log}(VU) + 0,49.\text{Log}(\%ALf)$$

$$R^2 = 0,91 \quad ***/***/***/***/**$$

$$\text{Log}(\%C) = 1,44 - 0,20.T_s - 0,13.[\text{Log}(Pf)]^2 + 1,27.\text{Log}(\%ALf)$$

$$R^2 = 0,97 \quad ***/***/***/***/**$$

Là encore, toutes les variables communes aux deux équations ont des r^2 partiels et des coefficients de régression plus élevés (en valeur absolue) pour expliquer $\%C$ que qC , et cela est particulièrement marqué pour la variable de texture $\text{Log}(\%ALf)$. On remarque par ailleurs que les quantités volumiques de carbone semblent significativement supérieures dans le sol sous forêt décidue (tous autres facteurs étant égaux), alors qu'aucune différence significative n'apparaît au niveau des teneurs.

Pour interpréter entièrement ces résultats, il est nécessaire d'approfondir l'étude de la porosité du sol abordée dans le second chapitre pour les horizons de surface (§ 2.4.1). Une forte corrélation non linéaire entre la porosité et la teneur en carbone de la terre fine avait été mise en évidence, ainsi qu'une diminution sensible de la porosité sous couvert décidé. Un résultat similaire apparaît avec les 16 horizons de surface du présent jeu de données, qui vérifient l'équation :

$$\text{Log}(Por) = 3,74 + 0,22.Fs/d + 0,139.\text{Log}(\%C) \quad R^2 = 0,94 \quad ***/***/***/***/**$$

Por étant la porosité, exprimée en % du volume utile. Si l'on considère des jeux d'échantillons provenant de profondeurs croissantes, la teneur en carbone cesse d'être significative, alors qu'un effet significatif de la texture peut être mis en évidence. On a ainsi dans l'horizon 33-44 cm :

$$\text{Log}(Por) = 2,39 + 0,29.Fs/d + 0,364.\text{Log}(\%ALf) \quad R^2 = 0,92 \quad ***/***/***/***/**$$

Finalement, si l'on considère l'ensemble des échantillons, les teneurs en carbone et en éléments fins doivent être prises toutes deux en compte :

⁷Par analogie avec les courbes proposées par LAUDELOUT *et al.* (1960), nous supposons que la décroissance des teneurs en carbone en fonction de la température est bien représentée par une fonction exponentielle.

$$\text{Log(Por)} = 3,07 + 0,27.Fs/d + 0,065.\text{Log}(\%C) + 0,193.\text{Log}(\%ALf) \\ R^2 = 0,92 \quad ***/***/***$$

Les variables $\text{Log}(\%C)$ et $\text{Log}(\%ALf)$ sont inter-corrélées ($R=0,6$), mais pas assez pour affecter fortement la détermination des coefficients de régression (SCHERRER, 1984).

Cette relation rend compte du fait bien connu que toute augmentation relative de $\%C$ entraîne une augmentation relative moindre de qC et explique pourquoi cet effet d'amortissement est encore plus marqué lorsque les variations de $\%C$ sont dues à des variations de $\%ALf$. Enfin, elle met en évidence une différence de porosité importante, à toute profondeur, entre le sol de la forêt décidue humide YEL et ceux des 3 forêts sempervirentes. Cette différence est vraisemblablement liée en grande partie à l'activité des organismes du sol, notamment à celle des vers de terre (voire de la microflore), qui sont plus abondants sous forêt sempervirente (cf § 3.1) et dont l'impact positif sur la porosité et l'aggrégation des sols est bien établi (AINA, 1984 ; BLANCHART *et al.*, 1989, 1990).

La biopédoturbation des sols plus importante sous forêt sempervirente que sous forêt décidue explique aussi probablement le fait que les r^2 partiels entre $\text{Log}(\%ALf)$ et $\text{Log}(\%C)$ soient nettement plus élevés sous les 3 forêts sempervirentes ($0,63 \leq r^2 \leq 0,77$) que sous la forêt décidue ($r^2=0,27$ - cf annexe VIII-3), indiquant une meilleure homogénéisation spatiale du complexe argilo-humique.

4.3.1.2 Régressions entre teneurs en carbone et teneurs en argile plus limon fin dans les horizons de surface

La corrélation positive qui relie les teneurs en carbone des horizons de surface aux teneurs en argile plus limon fin est suffisamment forte pour être mise en évidence à l'échelle intra-stationnelle à l'aide d'un petit nombre de prélèvements. Entre 4 et 8 cylindres de 1 dm^3 ont été prélevés dans le sol de surface de 6 stations : 2 forêts sempervirentes de haute altitude, 3 forêts sempervirentes de basse altitude, 1 forêt décidue humide. Deux équations de régression ont été établies pour chaque site (cf annexes VIII-5 et 6) :

$$\%C = a_{lin} + b_{lin}.\%ALf \quad (0,50 < R^2 < 0,98)$$

$$\text{Log}(\%C) = a_{log} + b_{log}.\text{Log}(\%ALf) \quad (0,51 < R^2 < 0,99)$$

dont les coefficients de détermination sont très similaires. Une différence importante apparaît en revanche si l'on calcule des régressions de synthèse avec l'ensemble des données, en ajoutant la température du sol (T_s) comme variable explicative supplémentaire :

$$\%C = 45,24 - 2,17.T_s + 0,171.\%ALf \quad R^2 = 0,87 \quad ***/***/***$$

$$\text{Log}(\%C) = 2,49 - 0,23.T_s + 1,063.\text{Log}(\%ALf) \quad R^2 = 0,96 \quad ***/***/***$$

L'équation établie avec les logarithmes des variables a un coefficient de détermination nettement plus élevé, et l'amélioration est encore plus nette pour les r^2 partiels des deux variables qui passent de 0,72 (pour T_s) et 0,47 (pour $\%ALf$) à 0,91 et 0,81. Deux causes sont susceptibles

d'expliquer cette amélioration : la première est le passage d'une fonction linéaire à une fonction exponentielle pour décrire l'effet de la température, la seconde est l'utilisation d'un produit au lieu d'une addition pour modéliser la conjugaison des effets de la température et de la teneur en argile plus limon fin, vis-à-vis de la teneur en carbone. Le calcul de deux régressions supplémentaires, où sont inversées les fonctions de la température :

$$\%C = -9,56 + 885.[e^{-0,23T_s}] + 0,184.\%ALf \quad R^2 = 0,86 \quad ***/**$$

$$\text{Log}(\%C) = 11,6 - 4,62.\text{Log}(T_s) + 1,071.\text{Log}(\%ALf) \quad R^2 = 0,96 \quad ***/**$$

montre clairement que la modélisation mathématique de l'effet thermique n'a qu'un impact mineur sur la qualité de la régression, du moins avec ce jeu de données⁸, mais qu'il est en revanche tout à fait préférable de multiplier que d'additionner les effets de la température et de la texture vis-à-vis de la teneur en carbone, les conséquences étant importantes pour la qualité du résultat. D'ailleurs, cet artifice mathématique très utile a déjà été mis à profit pour calculer des équations de régression similaires (SPAIN, 1990).

Si l'on considère à présent les coefficients de régression, il apparaît que les ordonnées à l'origine a_{lin} de la première série d'équations sont toutes négatives (de -11,7 à -1,1), donc ne correspondent pas à une teneur en éléments fins réelle ; un test statistique montre toutefois qu'aucune n'est significativement non nulle. La deuxième série d'équations est également paradoxale, car les coefficients b_{log} sont tous supérieurs à 1 (de 1,15 à 2,55) dont un significativement ; or, il semble peu probable qu'un alourdissement de la texture puisse entraîner un accroissement relatif de carbone $\Delta C/C$ supérieur à l'augmentation relative d'éléments fins $\Delta ALf/ALf$. De fait, le coefficient de $\text{Log}(\%ALf)$ est égal à 1 dans l'équation de synthèse, qui intègre les variabilités intra- et inter-stationnelle, et on verra dans le paragraphe suivant que le coefficient inter-stationnel de $\text{Log}(\%ALf)$ est inférieur à 0,8.

Si la texture est une variable indépendante, comme nous l'avons supposé jusqu'à présent, il n'est pas possible qu'elle ait des effets différents sur la teneur en carbone aux échelles intra- et inter-stationnelle. L'explication qui nous paraît la plus cohérente pour rendre compte de ce problème est la suivante : à l'échelle intra-stationnelle, la teneur du sol en carbone serait déterminée par la texture et par des facteurs très localisés d'accumulation organique (abondance locale des apports, micro-topographie), lesquels contribueraient en outre à fixer les éléments fins déplacés par transport latéral (LEPRUN, 1988). Les variations de texture à l'intérieur d'une même station seraient donc dues en grande partie à ces facteurs locaux d'accumulation organique, alors qu'entre plusieurs sites de roche-mères très différentes, elles reflètent principalement les caractéristiques physiques du matériau d'altération. La teneur en éléments fins ne peut donc être considérée valablement comme une variable indépendante qu'à l'échelle inter-stationnelle.

⁸Cette relative indifférence du choix de la fonction représentative des effets de T_s s'explique par la distribution bimodale de cette dernière, au sein des 6 stations choisies : la température des deux sites de haute altitude est de l'ordre de 17-18°C, et celle des 4 autres sites varie entre 22 et 24°C.

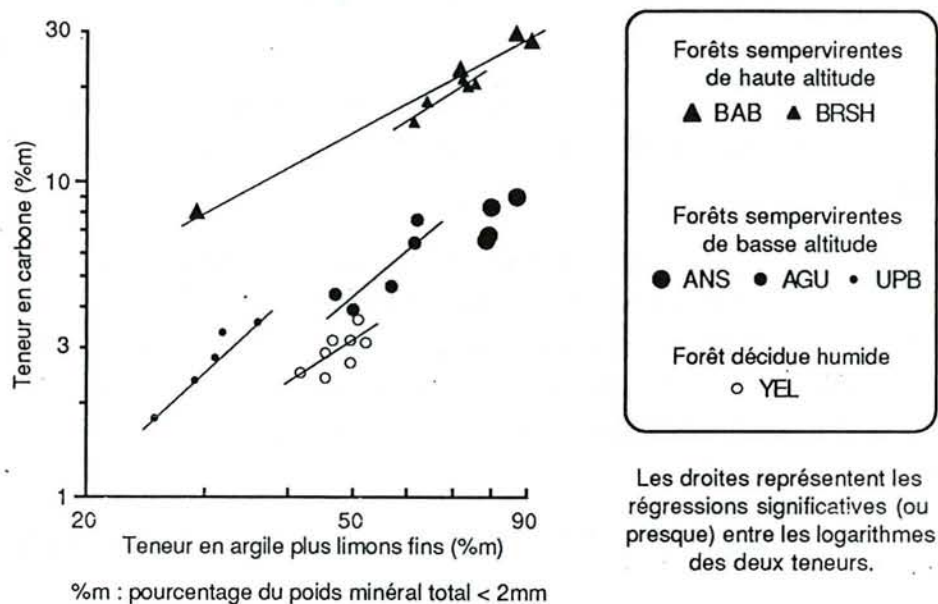


Figure 4-4. Relations intra-stationnelles entre les teneurs en carbone et en argile plus limons fins, dans les horizons de surface de 6 sites.

Bien qu'il soit alors abusif de parler de régressions des teneurs en carbone en fonction des teneurs en éléments fins, de telles droites ont été tracées sur la figure 4-4. Parmi les 6 coefficients de corrélation de Pearson calculés entre les logarithmes de la teneur en carbone et de la teneur en argile plus limon fin, 5 sont significatifs ou presque⁹. L'absence de signification dans le site ANS est due au très faible écart type de la variable de texture, conjugué au faible nombre d'échantillons prélevés (quatre).

On peut enfin remarquer, comme dans le paragraphe précédent, que ces relations entre la texture et la teneur en carbone sont nettement plus lâches sous la forêt décidue ($R=0,71$) que sous les forêts sempervirentes ($0,80 < R < 0,99$).

⁹Dans le site AGU, la probabilité de rejet de l'hypothèse nulle est comprise entre 0,05 et 0,06.

4.3.2 Effets conjugués de la température, la texture et la durée de la saison sèche sur la teneur en carbone de la terre fine

4.3.2.1 Détermination des meilleurs paramètres climato-édaphiques expliquant les teneurs en carbone des horizons de surface, dans la région d'étude

L'importance de la texture et de la température vis-à-vis des teneurs en carbone étant bien établies, la recherche d'autres éventuels facteurs à l'échelle de la région d'étude peut se faire à l'aide d'un diagramme représentant ces teneurs en carbone, en fonction des teneurs en argile plus limon fin (figure 4-5). L'existence d'une relation étroite entre ces teneurs apparaît clairement pour l'ensemble des forêts sempervirentes de basse altitude, pour lesquelles on peut écrire l'équation de régression :

$$\text{Log}(\%C) = 1,08 \cdot \text{Log}(\%ALf) - 2,67$$

$$R^2=0,76 \text{ ***}$$

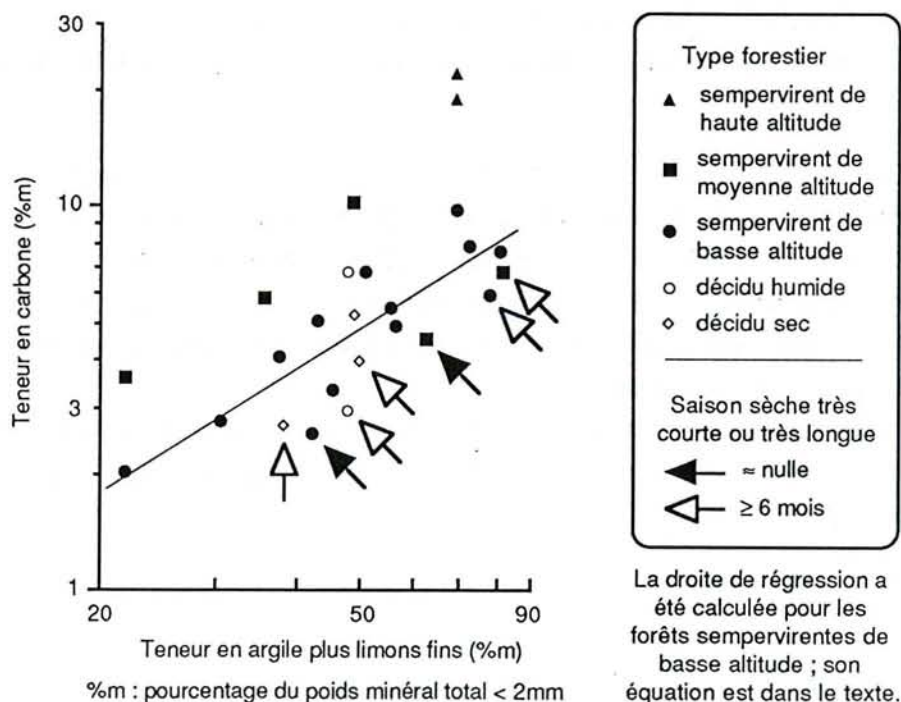


Figure 4-5. Relations entre les teneurs en carbone et en argile plus limons fins des horizons de surface de l'ensemble des sites d'étude ; effets de l'altitude et de la durée de la saison sèche.

Les forêts sempervirentes de moyenne altitude, en revanche, semblent se partager en deux groupes. Trois d'entre elles se situent bien au dessus de la droite de régression, avec les deux forêts sempervirentes de haute altitude, ce qui semble indiquer un effet perceptible de la

température, alors que les deux autres sont au contraire très en dessous de cette droite. Parmi ces deux derniers figurent le site BHA, dont le faible stock organique a été remarqué au § 4.2.2 et dont la principale caractéristique pédoclimatique est l'absence de saison sèche ; le second site (KAN) est au contraire soumis à une longue saison sèche.

Considérant l'ensemble des sites d'étude, on s'aperçoit que ce sont ceux dont la durée de la saison sèche est quasi-nulle¹⁰ ou au contraire très longue (supérieure ou égale à 6 mois) qui sont les plus bas placés vis-à-vis de la droite de régression. Ce résultat semble paradoxal, mais trouve néanmoins une interprétation cohérente en considérant les deux équations de régression suivantes (détaillées dans l'annexe VIII-7), la première :

$$\text{Log}(\%C) = 4,00 - 0,19.T_s - 0,14.Ss - 0,15.AF/AH + 0,70.\text{Log}(\%ALf) \\ R^2 = 0,95 \quad ***/**/**/**$$

étant calculée avec les 16 échantillons du Karnataka (ceux pour lesquels ont été effectués les fractionnements physiques et les extractions alcalines), et la seconde, très similaire :

$$\text{Log}(\%C) = 3,82 - 0,19.T_s - 0,14.Ss - 0,13.AF/AH + 0,73.\text{Log}(\%ALf) \\ R^2 = 0,95 \quad ***/**/**/**$$

étant calculée en incluant les 3 échantillons en provenance du Kérala, prélevés à une époque un peu différente. Ss est la durée de la saison sèche (en mois) et le rapport AF/AH est celui de la fraction 0-2 µm (cf § 3.2).

La plus forte contribution à R^2 est apportée par la température du sol, qui a par ailleurs le r^2 partiel le plus élevé (0,79-0,85). Si l'on substitue la température atmosphérique à celle du sol, le coefficient de détermination diminue légèrement (de 0,02 à 0,03), et l'on obtient un coefficient de régression de la température un peu inférieur : -0,15 ou -0,16. Comme l'altitude ne semble pas avoir d'effet marqué sur le rapport C/N dans notre région d'étude (cf § 3.2.4.1), ces coefficients sont comparables à ceux calculés par LAUDELOUT *et al.* (1960) pour relier la teneur en azote du sol de surface à la température atmosphérique et s'avèrent être du même ordre de grandeur.

La seconde contribution à R^2 par ordre d'importance provient de la variable de texture $\text{Log}(\%ALf)$, dont le r^2 partiel est également élevé (0,70-0,73).

La somme des contributions à R^2 de la durée de la saison sèche et du rapport AF/AH de la matière organique est inférieure à celle de la texture. Ces deux variables doivent être considérées ensemble, en raison de la forte corrélation négative qui les lie ($R=-0,8$) ; comme leurs coefficients de régression sont tous deux négatifs, leurs effets se compensent en partie. Le rapport AF/AH a un r^2 partiel assez élevé (0,58-0,67), mais cela pourrait être un artefact dû à la

¹⁰C'est le cas du site BHA, déjà cité, et vraisemblablement aussi du site KAP, d'après notre mesure d'humidité du sol en début de saison sèche et le rapport AF/AH (cf § 3.2.3). Tous les calculs qui suivent seront effectués en considérant que la durée de la saison sèche est nulle dans le site KAP : cela améliore un peu les r^2 partiels des régressions, mais n'est pas déterminant pour leur signification. Même en considérant que cette saison sèche dure 2,5 mois, tous les résultats présentés restent qualitativement valables.

distribution très asymétrique de cette variable, qui est sans doute la principale faiblesse de ces régressions. Le r^2 partiel de la durée de la saison sèche est plus faible (0,36-0,47), ce qui ne surprend pas, compte tenu de la détermination assez approximative de cet indice climatique.

Le rapport AF/AH et, dans une moindre mesure, la durée de la saison sèche, sont des variables originales pour expliquer les teneurs en carbone de la terre fine, dont il convient d'interpréter les effets.

Une corrélation négative entre la durée de la saison sèche et la teneur en carbone de la terre fine est de la même nature que les nombreuses corrélations positives mises en évidence entre la pluviosité et la teneur en carbone, dans des séquences climatiques allant des milieux arides aux milieux humides. L'interprétation classique consiste à admettre qu'une saison sèche plus courte permet d'accroître la production végétale, et qu'une éventuelle accélération de la décomposition ne compense pas l'augmentation des apports organiques (cf § 4.1.3). Cependant, la durée de la saison sèche ne semble pas être le meilleur index de la production végétale dans notre région d'étude ; il est en tous cas moins performant que l'indice $T_a \cdot \text{Log}(P_b)$ pour expliquer la production de litière. Or, cet indice $T_a \cdot \text{Log}(P_b)$ n'a pas d'effet significatif vis-à-vis des teneurs en carbone du sol, pas plus que $\text{Log}(P_b)$, P_b ou la pluviosité P . La durée de la saison sèche pourrait être en revanche le meilleur indice climatique de la quantité de matière organique qui entre effectivement dans le sol, si l'on considère que :

- i) une courte saison sèche favorise l'activité des groupes de la pédofaune, tels que les vers de terre, les termites humivores et les termites xylophages, qui apparaissent plutôt comme des conservateurs de la matière organique du sol si on compare leur rendement énergétique à celui des termites champignonnistes, dont l'importance relative est au contraire croissante avec la durée de la saison sèche (cf § 3.1.4),

- ii) des pluies étalées dans l'année lessivent et entraînent dans le sol les substances carbonées hydrosolubles de la litière au fur et à mesure qu'elles se présentent, qu'elles soient libérées directement par la végétation ou produites par l'activité de la microflore.

Par ailleurs, il est possible que les apports racinaires soient nettement plus importants que ceux de la litière pour le stock organique du sol, comme le suggère une observation isolée : bien que la litière du site ARI (Kerala) soit en grande partie soutirée par l'homme (§ 2.2.2), avec de graves conséquences pour la richesse du sol en bases échangeables (§ 2.3.4.2), la teneur en carbone du sol n'apparaît pas faible, étant même un peu supérieure à la valeur prédite par l'équation de régression.

L'existence d'une corrélation négative entre le rapport AF/AH de la fraction $< 2 \mu\text{m}$ de la terre fine et la teneur globale en carbone, est très cohérente avec le fait que les acides humiques ont, en moyenne, une stabilité biochimique supérieure à celle des acides fulviques (cf § 3.2.5). De plus, les acides fulviques sont beaucoup plus mobiles que les acides humiques et leur entraînement plus rapide vers la profondeur correspond à une perte pour les horizons de surface.

Comme il a été montré que le rapport AF/AH dépendait en grande partie de la durée de la saison sèche, la somme des effets contraires de ces deux variables sur la teneur en carbone peut être considérée, de façon approximative, comme une fonction de la seule durée de la saison sèche. L'allure de cette fonction apparaît sur le diagramme de la figure 4-6, portant en abscisse

la durée de la saison sèche et en ordonnée $\Delta\text{Log}(\%C) = a.Ss + b.AF/AH$, où a et b sont les coefficients de régression des deux variables, calculés à partir des 16 sites du Karnataka, en raison de la meilleure homogénéité de ces seules données. Une courbe de régression parabolique peut être tracée pour l'ensemble des points, mais il ne s'agit que d'une indication grossière puisqu'il n'y a pas de données entre 0 et 3 mois de saison sèche. Cette courbe montre toutefois qu'il doit y avoir une durée de la saison sèche optimale (inférieure ou égale à 4 mois), favorisant une accumulation maximale de matière organique dans le sol. Le principal facteur limitant l'accumulation serait selon les cas :

ii) une quantité trop faible d'apports au sol de matière organique fraîche, lorsque la saison sèche est trop longue,

i) une polymérisation insuffisante des composés humiques, lorsque la saison sèche est trop courte.

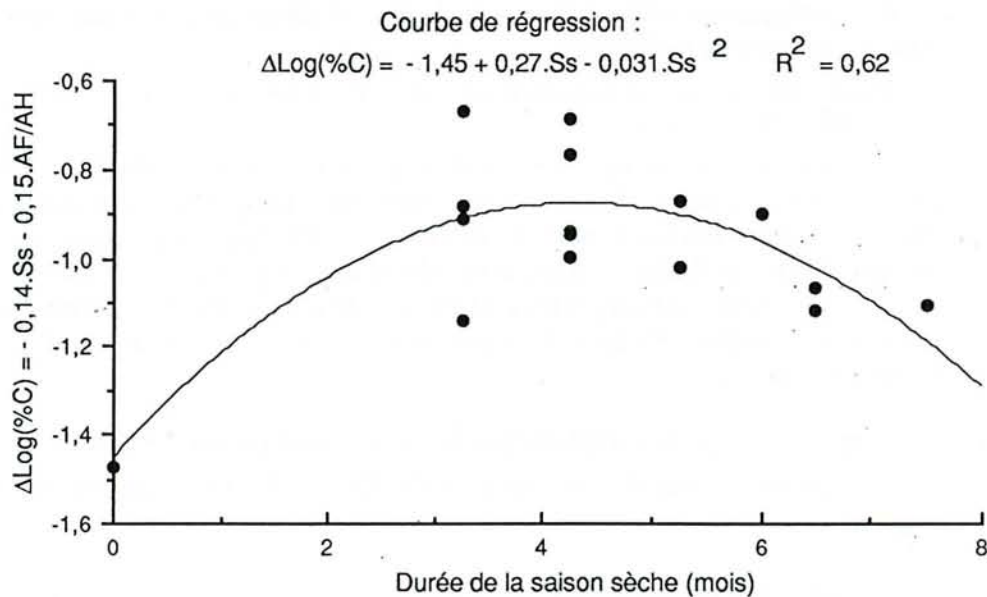


Figure 4-6. Somme des effets de la durée de la saison sèche et du rapport AF/AH sur la teneur en carbone, en fonction de la durée de la saison sèche, pour l'ensemble des stations du Karnataka.

Parmi toutes les autres variables du milieu dont nous disposons, aucune ne semble susceptible d'expliquer une part significative de la variance de $\text{Log}(\%C)$, hormis peut être la variable Fs/d (caractéristique du couvert sempervirent, définie précédemment) lorsqu'on la substitue à la durée de la saison sèche, mais le coefficient de détermination obtenu est plus faible que ceux des équations précédentes.

En particulier, le rapport moléculaire silice/alumine (Ki) n'a pas d'effet significatif ; nos données ne permettent donc pas de mettre en évidence un effet de la minéralogie des argiles (imparfaitement paramétrée par Ki). Rappelons toutefois que la présence d'argiles 2:1 dans

certaines sols pourrait contribuer à la polymérisation des composés humiques donc, indirectement, à une plus forte accumulation du carbone dans le sol.

4.3.2.2 Comparaisons des relations obtenues avec les humus forestiers de Côte d'Ivoire

L'applicabilité de notre équation de régression à d'autres régions tropicales a pu être testée en Côte d'Ivoire, avec les données collectées par PERRAUD (1971) dans une vaste région forestière, présentant des contrastes importants d'humidité et de texture du sol.

Les facteurs du milieu de la région étudiée par cet auteur présentent les caractéristiques suivantes :

- i) un fort gradient pluviométrique (nord-sud), de 1200 à 2000 mm.an⁻¹, auquel se superpose un gradient de durée de la saison sèche, de 6 à 4 mois,
- ii) une altitude basse (0-300 m) pour la quasi-totalité des stations d'étude, excepté l'une d'elles, située à 1100 m,
- iii) deux principales roches mères : le granite et les schistes, et quelques cas particuliers isolés : sables tertiaires, amphibolite,
- iv) des sols ferrallitiques ou hydromorphes, selon la position topographique, et deux sols bruns eutrophes développés sur amphibolite,
- v) une végétation principalement représentée par des forêts denses humides, sempervirentes ou semi-décidues, plus quelques savanes.

Deux horizons superficiels, A₁₁ et A₁₂, ont été systématiquement prélevés par l'auteur, la somme de leurs épaisseurs égalant toujours 15 cm ; chaque échantillon analysé est un mélange de 30 prélèvements. L'extraction des acides fulviques et humiques a été réalisée sur la terre fine, après séparation densimétrique des fractions légères, et en utilisant trois réactifs successifs : pyrophosphate de Na à pH 7, pyrophosphate de Na à pH 10, soude N/10 à pH 12 (les AF et AH considérés sont la somme des trois 3 extractions). En outre, la proportion d'AH gris parmi les acides humiques a été déterminée par électrophorèse.

Parmi l'ensemble des profils étudiés par l'auteur, nous n'avons retenu que les sols ferrallitiques sous végétation forestière non dégradée¹¹. Cette sélection est essentielle pour les résultats qui suivent.

Les données pédologiques ont été recalculées pour un horizon 0-11 cm par interpolation linéaire, et les unités ont été homogénéisées avec les nôtres ; le rapport AF/AH ne peut cependant pas être comparé quantitativement au nôtre, en raison du protocole d'extraction différent, et il est probable que l'équivalence des durées de la saison sèche ne soit pas parfaite. La température atmosphérique moyenne a été estimée par une fonction de l'altitude, de la latitude et de la pluviosité annuelle, à partir de données publiées par l'ASECNA (1979) :

$$T_a (°C) = -0,006.Alt + 0,42.Lat - 1,41.Log(P) \quad (cf \text{ annexe IX}),$$

Nous avons appliqué à ces données la même méthode qu'aux nôtres, recherchant pour expliquer la variance de Log(%C) la meilleure combinaison possible des variables disponibles,

¹¹ 22 sites sur 37 ont été ainsi sélectionnés, soit la liste suivante : A1, A2, A4, B1, B2, B3, C1, C2, D3, D4, D7, E1, E2, E3, F1, F2, F3, H1, M1, N2, N3, N4.

i.e. T_a , P , $\text{Log}(P)$, $T_a.\text{Log}(P_b)$, Ss , $\%ALf$, $\text{Log}(\%ALf)$, AF/AH , AH_{gris}/AH , AF/AH_{gris} , topo¹². Finalement, le meilleur choix s'est avéré identique à celui qui s'était imposé pour les humus des Ghâts occidentaux (cf annexe VIII-7).

Une première équation de régression a été calculée en gardant parmi les données l'unique site à moyenne altitude :

$$\text{Log}(\%C) = 4,05 - 0,18.T_a - 0,31.Ss - 0,49.AF/AH + 1,12.\text{Log}(\%ALf) \\ R^2 = 0,93 \quad ***/**/**/*$$

mais le coefficient de régression de la température n'a pas de signification statistique réelle, puisqu'il dépend entièrement de la représentativité de l'humus de ce site à 1100 m d'altitude et de la relation que nous avons utilisée pour relier la température à l'altitude. On remarque toutefois que ce coefficient est très proche de celui calculé dans notre région (-0,14 ou -0,16).

La suppression du site à moyenne altitude ôte naturellement sa signification à la température, mais ne modifie guère les autres termes de l'équation :

$$\text{Log}(\%C) = -0,18 - 0,38.Ss - 0,53.AF/AH + 1,07.\text{Log}(\%ALf) \\ R^2 = 0,89 \quad **/**/*$$

et dans le cas présent, la distribution de fréquence des trois variables est assez satisfaisante (d'après son allure) par rapport à l'hypothèse toujours sous-jacente d'une distribution normale. L'existence d'une corrélation négative entre la teneur en carbone du sol et le rapport AF/AH de la matière organique humifiée apparaît encore plus clairement avec ces données qu'avec celles du Sud de l'Inde, comme le montre la figure 4-7.

Les r^2 partiels des 3 variables sont très similaires à ceux des variables homologues en Inde. En revanche, les coefficients de régression sont sensiblement différents, mais il faut remarquer que les variables Ss et $\text{Log}(\%ALf)$ sont fortement intercorrélées en Côte d'Ivoire ($R=0,8$), ce qui nuit à la précision des coefficients. Il est possible, avec ces données, de substituer le logarithme de la pluviosité¹³ à la durée de la saison sèche :

$$\text{Log}(\%C) = -1,89 + 0,94.\text{Log}(P) - 0,39.AF/AH + 0,83.\text{Log}(\%ALf) \\ R^2 = 0,82 \quad */**/*$$

et on remarque que le coefficient de $\text{Log}(\%ALf)$ est alors proche de celui déterminé en Inde ; cela s'explique peut être par l'intercorrélation un peu moins forte des variables $\text{Log}(P)$ et $\text{Log}(\%ALf)$ ($R=-0,7$).

¹²La variable topo représente la topographie et a été codée d'après les conclusions de l'auteur quant aux effets de la position topographique sur la teneur en carbone du sol : 3 pour les sommets et les plateaux (qui seraient les plus riches en carbone), 2 pour les milieux de pente (intermédiaires, peu nombreux) et 1 pour les bas de pente (qui seraient les moins riches en carbone). En fait, aucun effet significatif de cette variable n'a pu être mis en évidence.

¹³En réalité, la variable $\text{Log}(P)$ n'apparaît significative qu'au seuil de 5,5%.

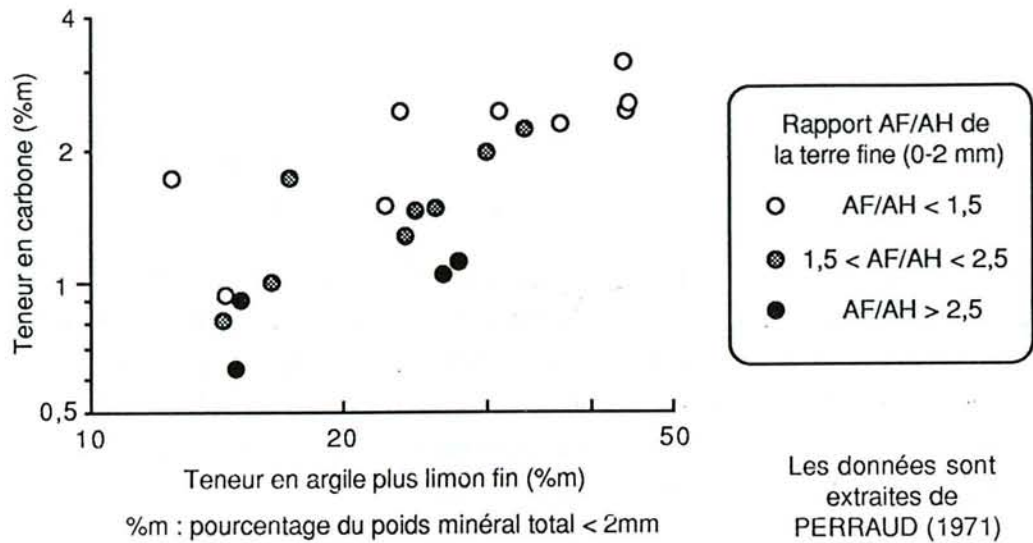


Figure 4-7. Relations entre les teneurs en carbone, les teneurs en argile plus limon fin et les rapports AF/AH des horizons de surface de Côte d'Ivoire.

Comme en Inde, le rapport AF/AH est négativement corrélé à la durée de la saison sèche, mais de façon moins étroite ($R=-0,7$). Il ne s'avère pas possible de synthétiser l'effet des deux variables en fonction de la seule durée de la saison sèche, comme cela a été fait dans le paragraphe précédent. Cela pourrait être dû à une détermination trop imprécise de la durée de la saison sèche, ou à l'intervention d'autres facteurs non pris en compte (il n'apparaît pas d'effet significatif de K_i , toujours inférieur à 2,5 dans ces sols).

La comparaison des teneurs en carbone des sols des Ghâts occidentaux et de Côte d'Ivoire ne peut pas être faite en tenant compte de tous les facteurs mis en évidence, puisque les rapports AF/AH ne sont pas comparables d'une région à l'autre. Cependant, comme les durées de la saison sèche sont du même ordre de grandeur (à l'exception des sites BHA et KAP), on peut supposer que l'humidité du milieu et la polymérisation des composés humiques ne sont pas à l'origine de différences importantes entre les teneurs en carbone des deux régions. En revanche, les températures et textures moyennes sont très différentes et doivent être prises en compte. Le diagramme de la figure 4-8a porte en abscisse les teneurs en éléments fins et en ordonnée les teneurs en carbone des horizons de surface des forêts sempervirentes et semi-décidues d'Inde et de Côte d'Ivoire : il montre que les humus sélectionnés dans la région des Ghâts occidentaux sont beaucoup plus riches en carbone que ceux étudiés par Perraud en Côte d'Ivoire, pour deux raisons principales : des textures de sol plus fines et des altitudes plus élevées.

Si l'on corrige les teneurs en carbone par un facteur multiplicatif $e^{\alpha(26-T_a)}$, T_a étant la température atmosphérique et α son coefficient de régression dans les équations précédentes (*i.e.* -0,16 en Inde et -0,18 en Côte d'Ivoire), on obtient des teneurs en carbone théoriques à la

température 26°C, qui permettent de comparer les humus des deux régions en tenant compte de la seule texture (cf figure 4-8b). Grossièrement, les deux nuages de points se prolongent le long d'une même droite de régression ; il est donc très probable que la relation entre la teneur en éléments fins et la teneur organique soit la même dans les deux régions. Une comparaison plus fine semble toutefois indiquer une plus grande richesse organique des sols indiens, à texture égale : on peut écrire en effet, en utilisant l'ensemble des points de la figure 4-8b (où ne figurent pas les sites BHA et KAP sans saison sèche) :

$$\text{Log}(\%C) = -2,11 + 0,81.\text{Log}(\%ALf) + 0,34.Pi/c \quad R^2 = 0,82 \quad ***/**$$

où Pi/c est une variable valant 1 pour les sols indiens et 0 pour les sols ivoiriens. D'après cette équation, les sols des Ghâts occidentaux auraient des teneurs en carbone supérieures de 40% en moyenne à celles des sols de Côte d'Ivoire, pour des teneurs en éléments fins identiques. Ce n'est, bien sûr, qu'une indication très approximative et difficile à discuter, puisque les données actuelles ne permettent pas de comparer avec précision les paramètres climatiques ni les taux de polymérisation de la matière organique.

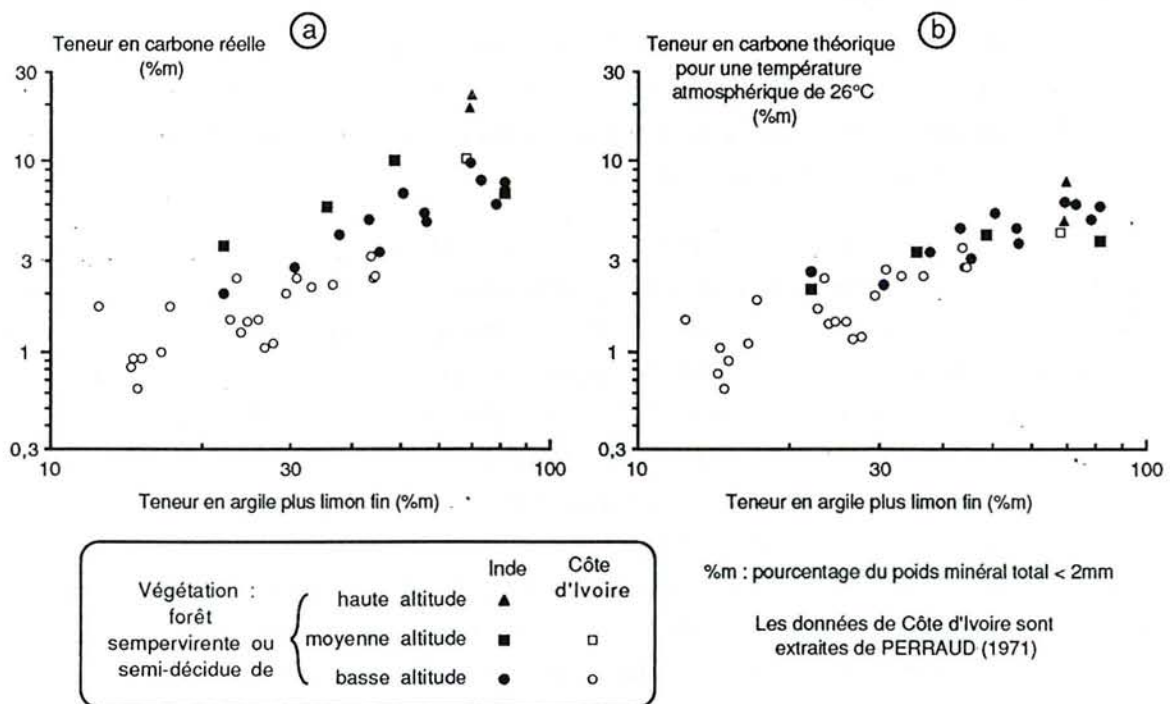


Figure 4-8. Relations entre les teneurs en carbone et en argile plus limon fin des horizons de surface, dans les forêts sempervirentes ou semi-décidues des Ghâts occidentaux et de Côte d'Ivoire.

4.3.3 Distinction des matières organiques fines et grossières

On peut espérer affiner, ou comprendre mieux, les relations obtenues entre les paramètres climato-édaphiques et les teneurs en carbone des horizons de surface, en séparant les matières organiques de nature très différentes.

Nous avons montré dans le chapitre précédent (§ 3.2.2) que le fractionnement des matières organiques par leur taille permettait de séparer à peu près les débris végétaux figurés et relativement peu humifiés (fractions $> 20 \mu\text{m}$) des matières organiques amorphes ($0-2 \mu\text{m}$), la fraction intermédiaire ($2-20 \mu\text{m}$) étant constituée de restes végétaux liés aux limons fins et de micro-agrégats argilo-humiques très résistants à la dispersion. Toutefois, des agrégats résistants de matériau fin ont pu se retrouver dans les fractions grossières de certains sites, et tout particulièrement des deux forêts sempervirentes de haute altitude. Pour corriger ces problèmes de dispersion, la quantité de carbone contenue dans chaque fraction a été recalculée à partir des différences de poids entre le fractionnement et l'analyse granulométrique, et des teneurs en carbone des fractions fines¹⁴.

Par ailleurs, les bilans assez médiocres du carbone, évoqués dans le § 3.2.2, nous amènent à effectuer tous les calculs selon deux hypothèses extrêmes, entre lesquelles se situe vraisemblablement la réalité :

H1 - les pertes sont négligeables mais le sol initial s'est rechargé en humidité entre le dosage et la pesée,

H2 - les déficits en carbone révélés par les bilans sont intégralement dûs à des pertes hydrosolubles, provenant de la fraction $< 2 \mu\text{m}$.

Quelle que soit l'hypothèse choisie pour effectuer les calculs, la répartition du carbone dans les différentes fractions apparaît remarquablement semblable dans l'ensemble des sites étudiés, les écarts types des proportions de carbone restant compris entre 1,8 et 6,6%. Comme le montre la figure 4-9a, les fractions $0-2$ et $2-20 \mu\text{m}$ contiennent environ les $3/4$ du carbone total, réparti de façon plus ou moins égale entre les deux (selon l'hypothèse de calcul), alors que les fractions $50-200$ et $200-2000 \mu\text{m}$ en contiennent environ $1/5$, réparti aussi de façon égale ; la fraction restante ($20-50 \mu\text{m}$) n'en contient qu'une part très faible (2,5-3%).

L'homogénéité de la répartition du carbone entre les fractions les plus grossières et les plus fines apparaît clairement sur la figure 4-9b, sous la forme d'une forte corrélation entre les quantités des matières organiques de taille $> 50 \mu\text{m}$ et $< 20 \mu\text{m}$ (la fraction $20-50 \mu\text{m}$ étant laissée de côté car elle est la plus affectée par les incertitudes des calculs de reconstitution). Les courbes paraboliques de régression tracées sur la figure 4-9b sont à peine plus significatives

¹⁴La teneur en carbone des agrégats présents dans les fractions $> 20 \mu\text{m}$ a été supposée égale à la teneur moyenne de la fraction $0-20 \mu\text{m}$, et la teneur en carbone des micro-agrégats présents dans les fractions $2-20 \mu\text{m}$ a été supposée égale à la teneur de la fraction $0-2 \mu\text{m}$. Un éventuel broyage des matières organiques grossières, susceptible d'alimenter des fractions plus fines, est considéré comme négligeable.

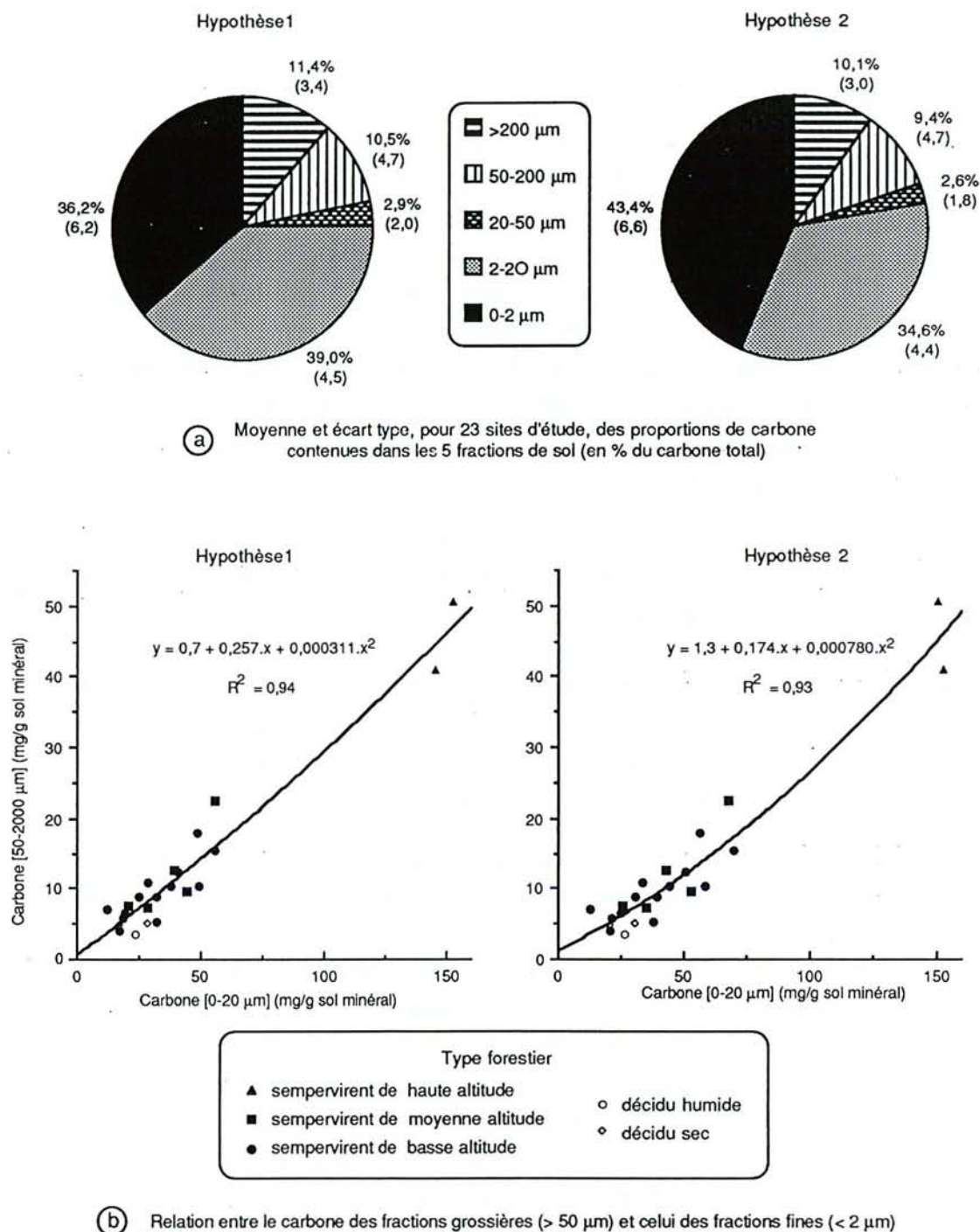


Figure 4-9. Répartition quantitative des matières organiques selon leur taille, dans les horizons de surface.

que des régressions simples, mais ont l'avantage d'avoir une constante à l'origine positive. Les coefficients de détermination sont artificiellement élevés (0,94) en raison de la discontinuité des données, mais restent tout de même assez élevés (0,72) si l'on enlève les deux forêts sempervirentes de haute altitude. Aucun facteur du milieu ne permet d'améliorer significative-

ment la régression entre les deux types de matière organique (les sols de deux forêts décidues ont des proportions de carbone $> 50 \mu\text{m}$ qui sont parmi les plus faibles, mais ce n'est pas le cas de deux autres).

Ces résultats peuvent être comparés à ceux que FELLER *et al.* (1991) obtiennent en fractionnant les horizons superficiels (0-10 cm) d'une forêt dense du Brésil, une forêt claire de Côte d'Ivoire et une savane arbustive du Sénégal, où la teneur en argile du sol est respectivement de 50, 20 et 10%. Dans les deux premiers exemples, la quantité de matière organique de taille supérieure à $20 \mu\text{m}$ représente 16 et 20% du total, et ne diffère donc pas (ou peu) de nos valeurs moyennes. Dans le sol très sableux de la savane arbustive, en revanche, cette proportion est nettement plus élevée, valant 35% ; l'auteur attribue la différence à la texture, et il est de fait que cette valeur de 35% est exceptionnellement atteinte dans l'un de nos sites d'étude (ARI), qui est justement le plus sableux. Il est donc assez probable que la répartition moyenne du carbone soit sensiblement modifiée (dans le sens d'une augmentation relative des débris végétaux) lorsque la teneur en éléments fins descend en dessous d'un seuil, que nous n'avons fait qu'effleurer.

Si l'on recherche les relations entre la quantité de carbone de la fraction 0- $20 \mu\text{m}$ et les facteurs du milieu, on retrouve une équation de régression presque identique à celle que l'on avait obtenu pour les teneurs globales de la terre fine, quelle que soit l'hypothèse de calcul pour les fractions (cf annexe VIII-8).

Tout se passe donc comme si les quantités globales de carbone étaient entièrement déterminées par les quantités de carbone $< 20 \mu\text{m}$, d'une part parce que cette matière organique fine représente au moins les 3/4 du total, d'autre part parce que la quantité de débris végétaux des fractions supérieures varie de façon quasi-proportionnelle.

L'ensemble de ces résultats permet de proposer une explication plus détaillée que dans le paragraphe précédent des relations entre facteurs du milieu et matière organique des horizons de surface.

La quantité d'argile plus limon fin et la polymérisation des composés humiques ont très vraisemblablement un effet direct majeur de stabilisation des matières organiques fines (de taille $< 20 \mu\text{m}$). Le matériau fin organo-minéral qui en résulte favorise la formation d'agrégats, qui enferment les matières organiques grossières et les protègent de la minéralisation, et sont d'autant plus stables qu'ils sont plus riches en carbone. Inversement, les débris végétaux insérés dans les agrégats contribuent à la production de matière organique fine.

Il est impossible en revanche de préciser si les effets de la température et de la durée de la saison sèche sur la production de litière, le transfert dans le sol des débris et solutions organiques et la minéralisation par la biomasse, affectent plus ou moins directement les matières organiques fines et grossières.

Quoi qu'il en soit, l'importance fondamentale de la teneur en argile plus limon fin vis-à-vis des teneurs en carbone du sol, confirmée à l'échelle intra- et inter-stationnelle au cours de cette étude, et l'importance non négligeable du degré de polymérisation des composés humiques de la fraction fine, suggèrent très fortement que les matières organiques fines commandent la teneur en carbone globale du sol. Rappelons toutefois que cette conclusion s'applique à des sols

dont la texture varie à l'intérieur d'une fourchette incomplète, qui exclue notamment les sols sableux, et sous végétation forestière.

4.3.4 Conclusions

Les effets significatifs de la température et de la texture ont déjà été remarqués vis-à-vis des stocks de carbone ; ils apparaissent encore plus nettement vis-à-vis des teneurs, car il n'y a plus l'effet d'amortissement de la porosité. Les meilleures équations de régression doubles sont obtenues en transformant les teneurs en carbone et en argile plus limon fin par la fonction logarithme, ce qui permet de rendre compte des effets multiplicatifs de la température et de la texture.

Cela permet aussi de retrouver la relation quantitative classique, de type exponentiel, entre la teneur en carbone et la température, qui s'avère très satisfaisante avec nos données. Les coefficients de décroissance obtenus dans cette étude sont du même ordre que ceux cités par LAUDELOUT *et al.* (1960) pour l'azote des horizons superficiels tropicaux. Avec les horizons de surface de notre région d'étude, ce coefficient serait égal à -0,16 pour la température atmosphérique, et -0,19 pour la température du sol, cette dernière permettant d'obtenir des coefficients de détermination un peu plus élevés.

Sous forêt sempervirente, les corrélations entre la teneur en carbone et la teneur en argile plus limon fin sont plus fortes à l'échelle intra-stationnelle qu'à l'échelle inter-stationnelle. Il est très probable que cela est dû à un effet de stabilisation des éléments fins exercé par la matière organique, d'autant plus perceptible que les variations de texture induites par la roche mère sont faibles.

Sous une forêt décidue, la corrélation carbone-argile plus limon fin est beaucoup moins forte. Cette moins bonne homogénéisation du complexe argilo-humique pourrait être liée au brassage moindre effectué par les vers de terre.

A l'échelle inter-stationnelle, on peut considérer que la teneur en argile plus limon fin est une variable indépendante, qui contrôle la teneur en carbone des horizons de surface (0-11 cm) par une relation de la forme $\%C = a.\%ALf^{0,75}$.

Parmi les différents paramètres qui caractérisent l'humidité du milieu, la durée de la saison sèche semble la plus pertinente pour contribuer à expliquer les variations de la teneur en carbone. Deux équations de régression très similaires, obtenues à l'aide de nos données et de celles de PERRAUD (1971) en Côte d'Ivoire, mettent en évidence les effets significatifs de la durée de la saison sèche et du rapport AF/AH de la matière organique. Ces résultats nous ont amené à formuler l'hypothèse que l'allongement de la saison sèche a deux principaux effets contradictoires vis-à-vis de l'accumulation de matière organique dans le sol : un effet négatif, lié à une réduction des apports dans le sol, et un effet positif, lié à une polymérisation (donc une stabilisation) plus avancée des composés humiques.

Conclusions générales

Synthèse des mécanismes de formation des humus, mis en évidence dans la région d'étude

L'ensemble des inter-relations qui ont été mises en évidence dans la région d'étude, entre les facteurs abiotiques, les organismes et la matière organique du sol, peut se décrire par un modèle hiérarchisé, comme le proposent ANDERSON (1988) et LAVELLE *et al.* (1991). Le schéma général de ces relations est représenté sur la figure 5-1, plaçant vers le haut les facteurs les plus élevés dans la hiérarchie, qui sont aussi les plus indépendants. Le climat, les argiles et nutriments du sol, la qualité des apports végétaux et les organismes décomposeurs correspondent aux quatre niveaux hiérarchiques identifiés par LAVELLE *et al.* (*ibid.*) vis-à-vis de la décomposition des matières organiques. Nous explicitons en outre les effets du couvert végétal et du pédoclimat, pour tenir compte des nombreuses différences apparues dans les humus des forêts sempervirentes ou décidues. Enfin, pour compléter le schéma, nous ajoutons aussi les facteurs plus indirects que sont la géologie et l'action humaine.

Quelques unes des relations présentées sur la figure 5-1 ont été établies par d'autres auteurs, mais il est intéressant de les rappeler pour la cohérence de l'ensemble.

Les grands traits de la pédogénèse, qui font intervenir les effets du climat et de la géologie (1-2) sur une très longue période, ont été décrits par BOURGEON (1989). On peut retenir que la texture est très liée au grain de la roche mère, que la genèse des argiles dépend surtout du drainage (donc de la pluviosité) mais que les héritages paléoclimatiques compliquent la minéralogie d'une large zone de transition entre les domaines ferrallitique et fersiallitique ; enfin, l'abondance et la taille des éléments grossiers sont en partie prévisibles par la carte morpho-pédogénétique (gravillons ferrugineux dans les zones anciennement cuirassées, pierres dans la pente des Ghâts).

Les conditions naturelles d'existence de la végétation forestière naturelle ont été étudiées par PASCAL (1984), qui a mis en évidence l'importance majeure du bioclimat (4). Ainsi, les forêts sempervirentes exigent une pluviosité supérieure à 2000 mm.an⁻¹ à basse altitude et à 1500 mm.an⁻¹ à haute altitude. Cependant, certains héritages pédologiques favorisant

l'alimentation en eau de la végétation peuvent permettre aux forêts sempervirentes d'exister en deçà des isohyètes normales (BOURGEOIN & PASCAL, 1986) (5). Enfin, l'activité humaine a considérablement modifié le paysage végétal (PASCAL, 1984) et le soutirage des litières forestières peut être important à proximité des habitations (6).

Les observations faites au cours de cette étude, et les nombreuses corrélations apparues entre divers paramètres de l'écosystème, ont conduit à établir les relations qui suivent.

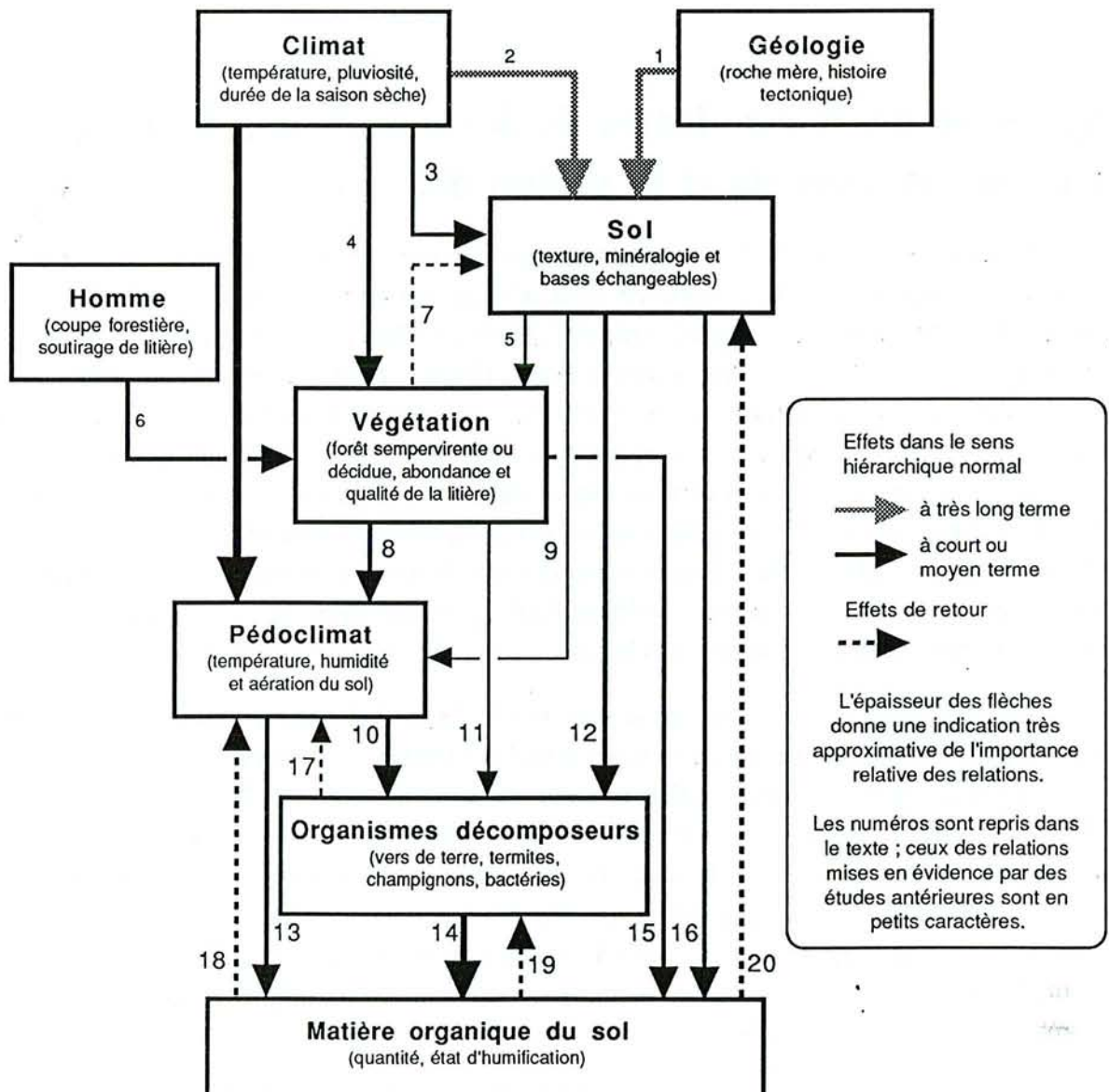


Figure 5-1. Schéma des relations mises en évidence dans la région d'étude, entre les divers paramètres du milieu et des humus.

Le pH et le taux de saturation en bases de la C.E.C. (*i.e.* le rapport S/T) du sol sont des paramètres susceptibles de varier très rapidement, en fonction de la pluviosité (3) et des apports de litière (7). D'une part, ils présentent des fluctuations saisonnières significatives, avec des valeurs plus basses en fin de saison des pluies qu'en fin de saison sèche ; d'autre part, le rapport S/T mesuré en fin de saison des pluies est très bien corrélé (négativement) à la pluviosité totale, sauf quelques rares exceptions, probablement liées à des interventions humaines sur le milieu forestier. La plus spectaculaire de ces exceptions, dont le sol est anormalement acide (site ARI), est due à un soutirage intense de la litière forestière (6).

Le pédoclimat est déterminé en premier lieu par les conditions climatiques (relation triviale), mais le couvert végétal amortit plus ou moins fortement les contrastes saisonniers et quotidiens d'humidité et de température, au niveau du sol (8). Au cours de la saison sèche, les humus des forêts décidues connaissent un dessèchement beaucoup plus marqué que ceux des forêts sempervirentes, ainsi que des températures plus élevées et de plus forte amplitude, à conditions climatiques égales par ailleurs. Les porosités du sol plus élevées sous forêt sempervirente que sous forêt décidue sont probablement dues en grande partie à une activité plus importante d'organismes comme les vers de terre (17). La texture du sol modifie le pédoclimat dans une moindre mesure, les éléments fins augmentant la rétention de l'eau et la porosité (9).

L'abondance et l'activité des organismes décomposeurs dépend à divers degrés du pédoclimat (10), des propriétés du sol (12) et des apports végétaux (11).

La microflore n'a pas été étudiée de façon exhaustive, mais il est très probable que celle de la litière et celle du sol soient de nature et d'écologie radicalement différentes. Les champignons de pourriture blanche, actifs dans la litière mais absents dans les agrégats de sol, sont très sensibles à la sécheresse (10) et à la qualité de la litière (11). Les bactéries que l'on observe dans les agrégats du sol de surface sont mieux protégées des effets de la sécheresse, mais sont tout de même nettement moins abondantes sous forêt décidue que sous forêt sempervirente ; cependant, les effets directs de l'humidité (10) n'ont pas pu être distingués de ceux des apports racinaires (11), que suggèrent de nombreuses autres études.

L'activité des termites est susceptible d'être limitée par les faibles températures, les fortes précipitations et la sécheresse (10). Toutefois, les préférences écologiques varient beaucoup selon les espèces, les termites champignonnistes étant en général les plus résistants aux périodes de sécheresse.

Les vers de terre exigent avant tout une humidité du sol suffisante (10), et leur abondance semble également corrélée à la richesse minérale du sol (somme des bases échangeables) et à la teneur en éléments fins (12).

La quantité de matière organique qui arrive dans le sol dépend de la quantité d'apports épigés et hypogés (15), ces derniers ayant probablement une grande importance, et de la proportion de litière qui est effectivement transmise au sol (14). Le meilleur paramètre qui en rende compte dans les équations de régression est la durée de la saison humide.

Les transformations de la matière organique sont principalement assurées par les organismes du sol (14).

Nos observations ultrastructurales confirment, après ANGUE ABANE (1988), la capacité des bactéries à biodégrader les pigments bruns dans les humus tropicaux, alors que cela ne se produirait pas en milieu tempéré (TOUTAIN, 1987). Les champignons de pourriture blanche ont une importance très variable dans les litières étudiées : quasi nulle sous forêt décidue, généralement modérée sous forêt sempervirente mais massive dans l'humus d'une forêt presque monospécifique à *Pæciloneuron indicum* ; les caractéristiques de cet humus (BHA) sont très particulières mais peuvent s'expliquer par d'autres facteurs du milieu, notamment l'absence de saison sèche édaphique réelle.

L'observation des humus sur le terrain montre que les termites jouent certainement un rôle significatif de consommation de la litière (avec leur microflore symbiotique), même si leur abondance semble plus faible que dans d'autres régions tropicales. Le coefficient annuel de décomposition de la litière décroît avec la température selon une loi qui pourrait être exponentielle, et il est probable que la raréfaction des termites y contribue, avec le ralentissement d'activité de la microflore.

Les vers de terre ne semblent pas contribuer significativement à la disparition de la litière, ce qui est fréquent en milieu tropical, mais une partie d'entre eux consomme les racines mortes, en quantité peut être importante. En tout cas, l'omniprésence de leurs déjections dans presque tous les sols (d'après les observations micromorphologiques) et leurs biomasses assez élevées suggèrent qu'ils effectuent un brassage du sol considérable.

L'humification de la matière organique dépend en partie de l'activité biologique, comme le montrent les rapports C/N des fractions fines, d'autant plus bas que les conditions du milieu sont plus favorables à la microflore bactérienne et aux vers de terre. Toutefois, l'évolution des composés humiques semble dominée par un effet direct de la durée et de l'intensité de la saison sèche (13), qui entraîne une maturation de ces composés vers des formes plus condensées et plus stables. Il est possible que cette évolution soit en outre favorisée par la présence d'argiles de type 2:1 (16), mais l'importance de ce facteur n'a pas pu être précisée avec nos données. Quoiqu'il en soit, cette polymérisation favorise l'accumulation de matière organique dans le sol de façon perceptible.

A cette stabilisation biochimique de la matière organique s'ajoute une stabilisation physique, par les liens qu'elle contracte avec les minéraux de la fraction 0-20 μm (16). Ces liens expliquent le fort coefficient de corrélation qui relie les teneurs en carbone aux teneurs en argile plus limons fins des horizons de surface, pour une large palette de roches mères et de textures. En retour, la formation d'un complexe argilo-humique réduit le lessivage des éléments fins (20) ; cette interaction à deux sens est à l'origine de corrélations plus fortes entre les teneurs en carbone et les teneurs en argile plus limons fins, lorsque les échantillons proviennent d'un même site.

Les coefficients de corrélation intra-stationnels entre carbone et argile plus limons fins sont nettement plus élevés sous forêt sempervirente que sous forêt décidue, ce qui est probablement dû en partie à un brassage du sol plus important par les vers de terre (14).

Le stock humique qui s'est constitué sous l'effet des facteurs que nous venons de décrire exerce un certain nombre d'effets de retour. Outre l'effet déjà cité vis-à-vis du lessivage des

éléments fins, il modifie de façon importante la capacité d'échange cationique (20), la porosité et la capacité de rétention en eau du sol (18), et il contribue sans doute fortement à déterminer l'abondance des organismes du sol (19).

Intérêts et limites de la démarche adoptée

Dans le cadre d'une démarche descriptive, l'utilisation intensive que nous avons faite des régressions linéaires multiples est intéressante pour quantifier les effets des différents facteurs étudiés. Elle permet ainsi d'estimer que dans notre région d'étude, la teneur en carbone (du poids de terre fine minérale) des humus forestiers double lorsque l'on monte de 700 m en altitude, ou lorsque la teneur en éléments fins est multipliée par 2,5 (e.g. de 20 à 50%, de 30 à 75%) ou encore lorsqu'on passe des milieux les plus humides, sans saison sèche, à une durée de la saison sèche de 3 à 4 mois.

Cette méthode est toutefois inadaptée dès que les effets de retour exercés par la matière organique sur les facteurs du milieu sont d'une importance comparable aux effets directs des dits facteurs sur la matière organique, ou lorsque ces derniers sont nombreux et fortement intercorrélés. Ces problèmes apparaissent typiquement lorsqu'on étudie les effets des divers constituants minéraux susceptibles de se lier à la matière organique ; il serait alors préférable de faire appel aux techniques de l'analyse des données multivariée.

Le stock organique du sol en milieu tropical humide : apports de cette étude et pistes de recherche

Le résultat le plus original qui est apparu avec nos données, et qui a été confirmé avec celles de PERRAUD (1971) en Côte d'Ivoire, est que l'humidité du milieu n'est pas toujours un facteur de richesse organique du sol, contrairement à ce qui est généralement admis dans la littérature. Cette idée classique est vraie lorsque l'on passe des milieux arides aux milieux humides, car l'augmentation de la production végétale est alors le phénomène dominant, les apports plus importants de résidus végétaux et la meilleure protection du sol contre l'érosion entraînant une accumulation nette de matière organique dans le sol. Au sein des milieux humides, en revanche, l'eau du sol est un facteur beaucoup moins limitant de la production végétale ; de plus, une trop forte réduction de la saison sèche empêche toute maturation climatique des composés humiques vers des formes plus stables, ce qui peut être à l'origine de stocks organiques particulièrement faibles.

Cependant, l'exemple des andosols, très organiques bien que formés en milieu perhumide, montre que les minéraux présents dans le sol peuvent orienter l'évolution des humus dans des directions très divergentes. Les rôles spécifiques des constituants minéraux de la fraction 0-20 μm , et notamment celui des différents minéraux argileux et des hydroxydes amorphes d'aluminium et de fer, n'ont pas été distingués au cours de cette étude et devront faire l'objet de recherches ultérieures.

Retombées pratiques pour les forestiers

La teneur en matière organique, la porosité, la capacité de rétention en eau, la capacité d'échange cationique et son taux de saturation en bases, sont des aspects essentiels de la fertilité des sols, dont les ordres de grandeur en conditions naturelles ont pu être précisés par un certain nombre de relations quantitatives, en fonction des conditions climato-édaphiques générales. Un tel travail de base est indispensable pour juger l'impact sur ces facteurs de fertilité des interventions humaines, telles que le soutirage de litière, l'ouverture du couvert végétal, les feux de litière préventifs (que pratiquent parfois les forestiers) ou, inversement, le reboisement de zones dégradées.

Bibliographie

- ABE T., 1980 - Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of West Malaysia. 4. The role of termites in the process of wood decomposition in Pasoh Forest Reserve. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **17**, 23-40.
- ADU J.K. et OADES J.M., 1978 - Physical factors influencing decomposition of organic materials in soil aggregates. *Soil Biol. Biochem.*, **10**, 109-115.
- AINA P.O., 1984 - Contribution of earthworms to porosity and water infiltration in a tropical soil under forest and long-term cultivation. *Pedobiologia*, **26**, 131-136
- ANDERSON D.W., 1978 - Processes of humus formation and transformation in soil of the canadian Great Plains. *J. Soil Sci.*, **30**, 77-84.
- ANDERSON D.W., SAGGAR S., BETTANY J.R. et STEWART J.W., 1981 - Particle size fractions and their use in studies of soil organic matter : 1. the nature and distribution of forms of carbon, nitrogen and sulfur. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **45**, 767-772.
- ANDERSON J.M. et SWIFT M.J., 1983 - Decomposition in tropical forests. *In : Tropical Rain Forests : Ecology and Management*, S.L. Sutton, T.C. Whitmore et A.C. Chadwick (eds), Blackwell, Oxford, 287-309.
- ANDERSON J.M., HUISS S.A., INESON P., LEONARD M.A. et SPLATT P.R., 1985 - Interactions of invertebrates, micro-organisms and tree roots in nitrogen and mineral element fluxes in deciduous woodland soils. *In : Ecological Interactions in Soil*, A.H. Fitter (ed), Blackwell, Oxford, 377-392.
- ANDERSON J.M., PROCTOR J. et VALLACK H.W., 1983 - Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. 3. Decomposition processes and nutrient losses from leaf litter. *J. Ecol.*, **71**, 503-528.
- ANGUE ABANE M., 1989 - Biodynamique des humus et cycles biogéochimiques des éléments dans des sites forestiers et des sites cultivés en cacaoyers du Centre-sud Cameroun (région d'Akongo). *Thèse Doct. Univ., Univ. Nancy I*, 189 p + annexes.
- A.S.E.C.N.A., 1979 - *Le climat de la Côte d'Ivoire*. Abidjan, p 18 et annexes VII à IX.
- ATKIN L. et PROCTOR J., 1988 - Invertebrates in the litter and soil on Volcàn Barva. *J. Trop. Ecol.*, **4**, 307-310.
- AYANABA A. et JENKINSON D.S., 1990 - Decomposition of carbon-14 labeled ryegrass and maize under tropical conditions. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **54**, 112-115.
- BACHELIER G., 1963 - Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols. *Mémoires ORSTOM n° 30*, 145 p.
- BACHELIER G., 1978 - La faune des sols, son écologie et son action. *I.D.T. ORSTOM*, 392 p.
- BAGNOULS F. et GAUSSEN H., 1957 - Saison sèche et régime xérothermique. *Documents pour les cartes des productions végétales, t. III, vol. 1, art. 8.*

- BALESDENT J., WAGNER G.H. et MARIOTTI A., 1988 - Soil organic matter turnover in long-term field experiments as revealed by Carbon 13 natural abundance. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **52**, 118-124.
- BAROIS I. et LAVELLE P., 1986 - Changes in respiration rate and some physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochæta). *Soil Biol. Biochem.*, **18**, 539-541.
- BENNEMA J., 1974 - Organic carbon in oxisols. *Pédologie*, **24**, 119-146.
- 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.
- BIRCH H.F. et FRIEND M.T., 1956 - The organic matter and nitrogen status of East African soils. *J. Soil Sci.*, **7**, 156-167.
- BLANCHART E., LAVELLE P. et SPAIN A., 1989 - Effects of two tropical earthworms (Oligochæta : Eudrilidae) on the size distribution of aggregates in an African soil. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **26**, 417-425.
- BLANCHART E., LAVELLE P. et SPAIN A., 1990 - Effects of biomass and size of *Millsonia anomala* (Oligochæta : Acanthodrilidae) on particle aggregation in a tropical soil in the presence of *Panicum maximum* (Graminæ). *Biol. fertil. Soils*, **10**, 113-120.
- BLASCO F., 1971 - Montagnes du Sud de l'Inde. Forêts, savanes, écologie. *Thèse Doct. Etat., Toulouse et Inst. Fr. Pondichéry, Trav. Sec. Sci. Tech.*, **X**, **1**, 436 p + 2 cartes bioclim.
- BLASCO F. et TASSY B., 1975 - étude d'un écosystème forestier de montagne du Sud de l'Inde. *Bull. Ecologie*, **6**, 525-539.
- BOHN H.L., 1976 - Estimate of organic carbon in world soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **40**, 468-469.
- BOHN H.L., 1982, - Estimate of organic carbon in world soils: II. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **46**, 1118-1119.
- BOISSEZON P. de, 1970 - Etude du complexe absorbant des sols ferrallitiques forestiers de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, **VIII**, 391-418.
- BOISSEZON P. de, 1973 - Les matières organiques des sols ferrallitiques. *In : Les sols ferrallitiques. 5. La matière organique et la vie dans les sols ferrallitiques. I.D.T. ORSTOM n° 21*, 7-66.
- BONNEAU M., 1979 - Notion de pédoclimat. *In : Pédologie 2. Constituants et propriétés du sol*. M. Bonneau et B. Souchier, Masson (éd), Paris, 329-332.
- BOSE G., 1984 - Termite fauna of southern India. *Rec. Zool. Surv. India (Occas. Paper)*, **49**, 270 p.
- BOTTNER P. et BILLES G., 1987 - La rhizosphère : site d'interactions biologiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **24**, 369-388.

- BOUCHE M.B., 1971 - Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. *In : La vie dans les sols, Aspects nouveaux, Etudes expérimentales*, P. Pesson (ed), Gauthier-Villars, Paris, 187-209.
- BOUDOT J.P., 1992 - Relative efficiency of complexed aluminium, noncrystalline Al hydroxide, allophane and imogolite in retarding the biodegradation of citric acid. *Geoderma*, **52**, 29-39.
- BOUDOT J.P., BEL HADJ BRAHIM A., STEIMAN R. et SEIGLE-MURANDI F., 1989 - Biodegradation of synthetic organo-metallic complexes of iron and aluminium with selected metal to carbon ratios. *Soil Biol. Biochem.*, **21**, 961-966.
- BOURGEON G., 1988 - Esquisse des grandes zones de sols du Sud de l'Inde. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, **XXIV**, 303-328.
- BOURGEON G., 1989 - Reconnaissance soil map of forest area, 1/1 000 000 scale, Western Ghats and Goa. *Trav. Sec. Sci. Tech. de l'Inst. Fr. Pondichéry, Hors série n° 20, Map and explanatory booklet*, 200 pp.
- BOURGEON G., 1991 - Les "sols rouges" de l'Inde péninsulaire méridionale : pédogénèse fersiallitique sur socle cristallin en milieu tropical. *Thèse Doct. Univ., Univ. Paris VI*, 238 p + annexes.
- BOURGEON G. et PASCAL J.P., 1986 - Influence des héritages morphopédologiques dans la répartition des formations forestières : région de Sorab-Siddapur (Inde du Sud). *Bois et forêts des tropiques*, **214**, 3-21.
- BOYER J., 1978 - Le calcium et le magnésium dans les sols des régions tropicales humides et sub-humides. *I.D.T. ORSTOM n° 35*, 119 p.
- BRAVARD S. et RIGHI D., 1991 - Characterization of fulvic and humic acids from an Oxisol-Spodosol toposequence of Amazonia, Brazil. *Geoderma*, **48**, 151-162.
- BRAY et GORHAM, 1964 - Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.*, **2**, 101-157.
- BROADBENT P.E., JACKMAN R.M. et MCNICOLL J., 1964 - Mineralization of carbon and nitrogen in some New Zealand allophanic soils. *Soil Sci.*, **98**, 118-128.
- BROWN S. et LUGO A., 1982 - The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*, **14**, 167-187.
- BUXTON R.D., 1981 - Termite and the turnover of dead wood in an arid environment. *Ecologia*, **51**, 379-384.
- C.P.C.S., 1967 - *Classification des sols*, 87 p.
- CARATINI C., PASCAL J.P., TISSOT C. et RAJAGOPALAN G., 1991 - Palynological reconstruction of a wet evergreen forest in the Western Ghâts (India) from c. 1800 to c. 1400 years BP. *J. of Palynology* **25**
- CARPENTER S.R., 1981 - Decay of heterogeneous detritus : a general model. *J. Theor. Biol.*, **90**, 539-547.

- CERRI C.C. et VOLKOFF B., 1981 - Carbon content in a yellow latosol of central Amazon rain forest. *Acta œcol., Œcol. gener.*, **8**, 29-42.
- CHAUSSOD R., NICOLARDOT B., CATROUX G. et CHRETIEN J., 1986 - Relations entre les caractéristiques physico-chimiques et microbiologiques de quelques sols cultivés. *Sci. Sol*, **2**, 213-226.
- CHAUVEL A., GUILLAUMET J.L. et SCHUBART H.O.R., 1987 - Importance et distribution des racines et des êtres vivants dans un "latossol" argileux sous forêt sempervirente. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **24**, 19-48.
- CHENG W. et COLEMAN D.C., 1990 - Effect of living roots on soil organic matter decomposition. *Soil Biol. Biochem.*, **22**, 781-787.
- CHEN Y., SENESI N. et SCHITZER M., 1977 - Information provided on humic substances by E₄/E₆ ratios. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **41**, 352-358.
- CHESHIRE M.V. et GRIFFITHS B.S., 1989 - The influence of earthworms and cranefly larvæ on the decomposition of uniformly ¹⁴C labelled plant material in soil. *J. Soil Sci.*, **40**, 117-124.
- CHONE T., ANDREUX F., CORREA J.C., VOLKOFF B. et CERRI C.C., 1991 - Changes in organic matter in an oxisol from the central Amazonian forest during eight years as pasture, determined by isotopic composition. *In: : Proc. 8th International Symposium on Environmental Biochemistry (ISEB)*, J. Berthelin (éd), Elsevier, Amsterdam Publ., 387-405.
- CHRISTENSEN et SØRENSEN L.H., 1985 - The distribution of native and labelled carbon between soil particle size fractions isolated from long-term incubation experiments. *J. Soil Sci.*, **36**, 219-229.
- COLLINS N.M., 1980 - The distribution of soil macrofauna on the west ridge of Gunung (Mount) Mulu, Sarawak. *Œcologia*, **44**, 263-275.
- COLLINS N.M., 1981 - The role of termite in the decomposition of wood and leaf litter in the Southern Guinea of Nigeria. *Œcologia*, **51**, 389-399.
- COLLINS N.M., 1983 - Termite population and their role in litter removal in Malaysian rain forests. *In: : Tropical Rain Forest: Ecology and Management*, S.L. Sutton, T.C. Whitmore et A.C. Chadwick (eds), Blackwell, Oxford, 311-325.
- CORNFORTH I.S., 1970 - Leaf-fall in a tropical rain forest. *J. Appl. Ecol.*, **7**, 603-608.
- CORTEZ J., 1989 - Effect of drying and rewetting on mineralization and distribution of bacterial constituents in soil fractions. *Biol. Fertil. Soils*, **7**, 142-151.
- CUEVAS E. et MEDINA E. 1983 - Root production and organic matter decomposition in a tierra firme forest of the upper Rio Negro basin. *In : Wurzelökologie und ihre Nutzenanwendung / Root Ecology and its Practical Application*. Int. Symp. Gumpenstein, 1982, 653-666.
- CUEVAS E. et MEDINA E. 1986 - Nutrient dynamics within Amazonian forests. 1. Nutrient flux in fine litter fall and efficiency of nutrient utilization. *Œcologia*, **68**, 468-472.

- CUEVAS E. et MEDINA E. 1988 - Nutrient dynamics within Amazonian forests. 2. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Æcologia*, **76**, 222-235.
- DABIN B., 1980/1981 - Les matières organiques dans les sols normalement drainés. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, **XVIII**, 197-215.
- DABIN B., 1984/1985 - Les sols tropicaux acides. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, **XXI**, 7-19.
- DARICI C., SCHAEFER R. et ZAIDI Z., 1986 - Effets du type d'argile sur les activités microbiennes de divers sols tropicaux. *In* : **111^e Cong. Nat. Soc. Savantes, Poitiers, 1986, Sciences, II**, 105-126.
- DESJARDINS T., 1991 - Variations de la distribution de la matière organique (carbone total et ¹³C) dans les sols ferrallitiques du Brésil. Modifications consécutives à la déforestation et à la mise en culture en Amazonie orientale. *Thèse Doct. Univ., Univ. Nancy I*, 144 p + annexes.
- DETWILER R.P., 1986 - Land use change and the global carbon cycle : the role of tropical soils. *Biogeochem.*, **2**, 67-93.
- DETWILER R.P. et HALL C.A.S., 1986 - Tropical forests and the global carbon cycle. *Science.*, **239**, 42-47.
- DEVINEAU J.L., 1976 - Données préliminaires sur la litière et la chute des feuilles dans quelques formations forestières semi-décidues de moyenne Côte d'Ivoire. *Æcol. plant.*, **11**, 375-395.
- DOIRISSE, M., 1986 - Note technique concernant le prélèvement, l'imprégnation et la confection de lames minces de sols au Centre de Pédologie Biologique. Note technique CPB no 31. 4 p.
- DUCHAUFOR Ph., 1979 - **Pédologie. 1. Pédogénèse et classification.** Masson (éd), Paris, 477 p.
- DUGGER K.R., 1978 - Observaciones en tres bosques de climas distintos en Puerto Rico. *In* : **Quinto Simposio de los Recursos Naturales**, Dpto. de Recursos Naturales, San Juan, Puerto Rico, 27-41.
- DYER M.L., MEENTEMEYER V. et BERG B., 1990 - Apparent control of mass loss rate of leaf litter on a regional scale. *Scand. J. For. Res.*, **5**, 311-323.
- EDWARDS P.J., 1977 - Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. 2. The production and disappearance of litter. *J. Ecol.*, **65**, 971-992.
- ESCHENBRENNER V., 1986 - Contribution des termites à la microagrégation des sols tropicaux. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, **XXII**, 397-408.
- ESCUDEIRO A., GARRIDO M.V. et MATHIAS M.D., 1987 - Decay curves of leaf litter from evergreen and deciduous tree species. *Acta. æcol., Æcol. plant.*, **8**, 81-90.
- ESSER G., 1991 - Modelling global terrestrial sources and sinks of CO₂ with special reference to soil organic matter. *In* : **Soils and the greenhouse effect**, A.F. Bouwman (éd), John Wiley and Sons, Chichester, 247-261.

- FELLER C., BURTIN G., GERARD B. et BALESSENT J., 1989 - Application des méthodes de fractionnement à l'étude des matières organiques des sols. "**Journées-laboratoire**" de l'ORSTOM, sept 1989, 19-21.
- FELLER C., FRITSCH E., POSS R. et VALENTIN C., 1991 - Effet de la texture sur le stockage des matières organiques dans quelques sols ferrugineux et ferrallitiques (Afrique de l'Ouest en particulier). **Cah. ORSTOM, sér. Pédol.**, 26, 25-36.
- FERRY B., 1992 - Distribution of the important litter decomposing termites (Isoptera) in the Western Ghats forests of Karnataka (India). **Pedobiologia**, 36, 193-211.
- FOGEL R., 1985 - Roots as primary producers in below-ground ecosystems. *In* : **Ecological Interactions in Soil**, A.H. Fitter (ed), Blackwell, Oxford, 23-36.
- FRAGOSO C. et LAVELLE P., 1987 - The earthworm community of a mexican tropical rain forest (Chajul, Chiapas). *In* : **On Earthworms**, A.M. Bonvicini et P. Omodeo (éds), Selected Symposia and Monographs, UZI, 2, Mucchi, Modena.
- GARNIER SILLAM E., 1987 - Biologie et rôle des termites dans les processus d'humification des sols forestiers tropicaux du Congo. **Thèse Doct. Etat, Univ. Paris - Val de Marne**, 276 p.
- GARNIER SILLAM E., RENOUX J. et TOUTAIN F. 1989 - Les composés humiques des termitières de *Thoracotermes macrothorax* (humivore) et de *Macrotermes mulleri* (champignoniste). **Soil. Biol. Bioch.**, 21, 499-505.
- GARNIER SILLAM E., TOUTAIN F. et RENOUX J., 1988 - Comparaison de l'influence de deux termites (humivore et champignoniste) sur la stabilité structurale des sols tropicaux. **Pedobiologia**, 32, 89-97.
- GODEFROY J. et JACQUIN F., 1975 - Influence de la végétation sur l'humification en sol ferrallitique. **Cah. ORSTOM, sér. Pédol.**, XIII, 279-298.
- GREGORICH E., KACHANOSKI R.G. et VORONEY R.P., 1989 - Carbon mineralisation in soil size fractions after various amounts of aggregate disruption. **J. Soil Sci.**, 40, 649-659.
- GREGORICH E., VORONEY R.P. et KACHANOSKI R.G., 1991 - Turnover of carbon through the microbial biomass in soils with different textures. **Soil Biol. Biochem.**, 23, 799-805.
- HILLEL D., 1980 - **Fundamentals of soil physics**. Acad. Press, London, 413 p.
- HOPKINS, 1966 - Vegetation of the Olokomeji Forest Reserve, Nigeria. 4. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. **J. Ecol.**, 54, 687-703.
- HUANG P.M., WANG T.S.C., WANG M.K., WU M.H. et HSU N.W., 1977 - Retention of phenolic acids by non-crystalline hydroxy-aluminium and Fe compounds and clay minerals of soils. **Soil Sci.**, 123, 213-219.
- HUMBEL F.X., MULLER J.P. et RIEFFEL J.M., 1977 - Quantités de matières organiques associées aux sols du domaine ferrallitique au Cameroun. **Cah. ORSTOM, sér. Pédol.**, XV, 259-274.

- HUNTINGTON T.G., JOHNSON C.E., JOHNSON A.H., SICCAMI T.G. et RYAN D.F., 1989 - Carbon, organic matter and bulk density relationships in a forested spodosol. *Soil Sci.*, **148**, 380-386.
- HUTTEL C. 1975 - Root distribution and biomass in three Ivory Coast rain forest plots. *In : Tropical Ecological Systems. Trends in Terrestrial and Aquatic Research.* F.B. Golley et E. Medina (éds), Ecological Studies 11, Springer Verlag, Berlin, Chap 10, 123-130.
- JENKINSON D.S., 1977 - Studies on the decomposition of plant material in soil. 5. The effects of plant cover and soil type on the loss of carbon from ^{14}C labelled ryegrass decomposing under field conditions. *J. Soil Sci.*, **28**, 424-434.
- JENKINSON D.S., ADAMS D.E. et WILD A., 1991 - Model estimates of CO_2 emission from soil in response to global warming. *Nature*, **351**, 304-306.
- JENKINSON D.S. et AYANABA A., 1977 - Decomposition of carbon-14 plant material under tropical conditions. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **41**, 912-915.
- JENKINSON D.S., HART P.B.S., RAYNER J.H. et PARRY L.C., 1987 - Modelling the turnover of organic matter in long-term experiments at Rothamsted. *Intecol. Bull.*, **15**, 1-8.
- JENNY H., 1948 - Great soil groups in the equatorial regions of Colombia. *Soil Sci.*, **66**, 5-28.
- JENNY H., 1950 - Causes of the high nitrogen and organic matter content of certain tropical forest soils. *Soil Sci.*, **69**, 63-69.
- JENNY H., GESSEL S.P. et BINGHAM F.T., 1949 - Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.*, **68**, 419-432.
- JOCTEUR-MONROZIER L. et DUCHAUFOR Ph., 1986 - Données récentes sur l'humification. *Science du sol*, **25**, 377-388.
- JOHN D.M., 1973 - Accumulation and decay of litter and net production of forest in tropical West Africa. *Oikos*, **24**, 430-435.
- JONES J.A., 1990 - Termites, soil fertility and carbon cycling in dry tropical Africa : a hypothesis. *J. Trop. Ecol.*, **6**, 291-305.
- JONES M.J., 1973 - The organic matter content of the savanna soils of West Africa. *J. Soil Science*, **24**, 42-53.
- JORDAN C.F. et ESCALANTE G., 1980 - Root productivity in an amazonian rain forest. *Ecology*, **61**, 14-18.
- KAUFFMAN J.B., TILL K.M. et SHEA R.W., 1991 - Biogeochemistry of deforestation and biomass burning. *In : The science of global change : the impact of human activities on the environment.*, D.A. Dunnette et R.J. Obrien (éds), American Chemical Society Symposium series no 483, American Chemical Society, Washington, 426-456.

- KIMBLE J.M., ESWARAN H. et COOK T., 1990 - Organic carbon on a volume basis in tropical and temperate soils. *In : Trans. 14th Int. Cong. Soil Sci., Kyoto, Japan, Vol. V, 248-253.*
- KING H.G.C. ET HEATH G.W., 1967 - The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. *Pedobiologia, 7, 192-197.*
- KIRA T., 1978 - community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of Southwest Asia with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. *In : Tropical trees as living systems*, P.B. Tomlinson et M.H. Zimmerman (éds), Cambridge University Press, New York, 561-590.
- KLINGE H., 1973 - Root mass estimation in lowland tropical forest of Central Amazonia, Brazil. *Trop. Ecol., 14, 29-38.*
- KONONOVA M.M., 1966 - *Soil organic matter*. Pergamon Press, Oxford, London, Paris.
- LA CARO F. et RUDD R.L., 1985 - Leaf litter disappearance rates in Puerto Rican montane rain forest. *Biotropica, 17, 269-276.*
- LADD J.N., OADES J.M. et AMATO M., 1981 - Microbial biomass formed from ¹⁴C, ¹⁵N-labelled plant material decomposing in the field. *Soil Biol. Biochem., 13, 119-126.*
- LAISHRAM J.D. et YADAVA P.S., 1988 - Lignin and nitrogen in the decomposition of leaf litter in a subtropical forest ecosystem at Shiroy hills in north-eastern India. *Pl. Soil, 106, 59-64.*
- LAL R., 1979 - Physical characteristics of the soils of the tropics : determination and management. *In : Soil Physical Properties and Crop Production in the Tropics*. R. Lal et D.J. Greenland (éds), John Wiley and Sons Ltd., Chichester, § 1.2, 7-44.
- LAUDELOUT H. et MEYER J., 1954 - Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. *Act. comptes rendus V Congr. Int. Sci. du Sol, 2, 267-272.*
- LAUDELOUT H., MEYER J. et PEETERS A., 1960 - Les relations quantitatives entre la teneur en matière organique du sol et le climat. *Agricoltura, 8, 103-140.*
- LAVELLE P., 1978 - Les Vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : Peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. *Thèse Doctorat, Univ. Paris VI, Publ. Lab. Zool. ENS, 12, 301 p.*
- LAVELLE P., 1981 - Stratégies de reproduction chez les Vers de terre. *Acta Œcol. Gen., 2, 117-133.*
- LAVELLE P., 1983 - The structure of earthworm communities. *In : Earthworm Ecology : from Darwin to vermiculture*. J.E. Satchell (éd), Chapman and Hall, London, 449-465.
- LAVELLE P., 1988 - Earthworm activities and the soil system. *Biol. Fertil. Soils, 6, 237-251.*

- LAVELLE P., BLANCHART E., MARTIN A., MARTIN S., BAROIS I., TOUTAIN F., SPAIN A. et SCHAEFER R., 1991 - A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems : Application to soils in the humid tropics. **Biotropica**
- LAVELLE P. et KOHLMAN B., 1984 - Etude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale humide du Mexique (Bonampak, Chiapas). **Pedobiologia**, **27**, 377-393.
- LAVELLE P. et PASHANASI B., 1989 - Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). **Pedobiologia**, **33**, 283-291.
- LEE K.E., 1985 - **Earthworms: Their ecology and relationship with soils and land use**. Acad. Press, London, New York, 400 p.
- LEE K.E., 1990 - The soil biota : a key factor in the maintenance of sustainable production in tropical soil ecosystems. *In* : **Trans. 14th Int. Cong. Soil Sci., Kyoto, Japan, Vol. VII**, 306-311.
- LEE K.E. et WOOD T.G., 1971 - **Termites and soils**. Acad. Press, London, 251 pp.
- LEGAY B. et SCHAEFER R., 1984 - Modalities of the energy-flow in different tropical soils, as related to their mineralization capacity of organic carbon and to the type of clay. 2. The degradation of various substrats. **Zbl. Mikrob.**, **139**, 389-400.
- LEGRIS P., 1963 - La végétation de l'Inde : Ecologie et flore. **Trav. Sec. Sci. Tech. de l'Inst. Fr. Pondichéry**, **VI**, 596 p.
- LEPRUN J.C., 1988 - Matière organique et conservation des sols. Exemples brésiliens. **Cah. ORSTOM, sér. Pédol.**, **XXIV**, 333-334.
- LEVEQUE A., 1988 - L'influence de paramètres physiques sur la matière organique des sols ferrallitiques du nord de la Côte d'Ivoire. **Cah. ORSTOM, sér. Pédol.**, **XXIV**, 363-365.
- LOUSIER J.D. et PARKINSON D., 1976 - Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest. **Can. J. Bot.**, **54**, 419-436.
- MADGE D.S., 1965 - Leaf litter and leaf disappearance in a tropical forest. **Pedobiologia**, **5**, 273-288.
- MALAISSÉ F. FRESON R., GOFFINET G. et MALAISSÉ-MOUSSET M., 1975 - Litterfall and litter breakdown in Miombo. *In* : **Tropical Ecological Systems. Trends in Terrestrial and Aquatic Research**. F.B. Golley et E. Medina (éds), Ecological Studies 11, Springer Verlag, Berlin, 137-152.
- MALDAGUE M.E., 1964 - Importance des populations de termites dans les sols équatoriaux. **C.R. 8^e Congr. Int. Soil Sci. Bucarest**, **III**, 743-752.
- MARRS R.H., PROCTOR J., HEANEY A. ET MONTFORD M.D., 1988 - Changes in soil nitrogen-mineralisation and nitrification along an altitudinal transect in tropical rain forest in Costa Rica. **J. Ecol.**, **76**, 466-482.

- MARTIN A., MARIOTTI A., BALESDENT J. et VUATTOUX R., 1990 - Estimate of organic matter turnover rate in a savanna soil by ^{13}C natural abundance measurements. **Soil Biol. Biochem.**, **22**, 517-523.
- MARTIN A., 1991 - Short- and long-term effects of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of tropical savannas, on soil organic matter. **Biol. Fertil. Soils**, **11**,
- MARTIN D., 1973 - Les horizons supérieurs des sols ferrallitiques sous forêt et sous savane du Centre Cameroun. **Cah. ORSTOM, sér. Pédol.**, **V**, 155-179.
- MARTIN J.K., 1977 - Effects of plants on the decomposition of ^{14}C labelled soil organic matter. **Soil. Biol. Biochem.**, **19**, 473-474.
- MATSUMOTO T. et ABE T., 1979 - The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem of West Malaysia. 2. Leaf litter consumption of the forest floor. **Oecologia**, **38**, 261-274.
- MCCLAUGHERTY C.A., PASTOR J., ABER J.D. et MELILLO J.M., 1985 - Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. **Ecology**, **66**, 266-275.
- MCKEAGUE J.A., CHESHIRE M.V., ANDREUX F. et BERTHELIN J., 1986 - Organo-mineral complexes in relation to pedogenesis. In : **Interactions of Soil Minerals with Natural Organics and Microbes**, P.M. Huang et M. Schnitzer (éds), Soil Sci. Soc. Am., Madison, Wisconsin, 549-592.
- MEENTEMEYER V., BOX E.O. et THOMPSON R., 1982 - World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. **Bioscience**, **32**, 125-128.
- MEENTEMEYER V., GARDNER J. et BOX E.O., 1985 - World patterns and amounts of detrital soil carbon. **Earth Surface Processes and Landforms**, **10**, 557-567.
- MELILLO J.M., ABER J.D., LINKINS A.E., RICCA A., FRY B. et NADELHOFFER K.J., 1989 - Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum : plant litter to soil organic matter. **Pl. Soil**, **115**, 189-198.
- MERCKX R., DEN HARTOG A., VAN VEEN J.A., 1985 - Turnover of root-derived material and related microbial biomass formation in soils of different texture. **Soil Biol. Biochem.**, **17**, 565-569.
- MERIAUX S., 1979 - Le sol et l'eau. In : **Pédologie 2. Constituants et propriétés du sol**. M. Bonneau et B. Souchier, Masson (éd), Paris, 266-312.
- MINDERMAN G., 1968 - Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. **J. Ecol.**, **56**, 355-367.
- MOUREAUX C. et BOQUEL G., 1973 - Microbiologie des sols ferrallitiques. In : **Les sols ferrallitiques. 5. La matière organique et la vie dans les sols ferrallitiques**. I.D.T. ORSTOM n° 21, 67-98.
- NEMETH A., 1982 - Estudio ecologico de las Lombrices de tierra (Oligochaeta) en ecosistemas de bosque humedo tropical en san Carlos de Rio Negro, territorio Federal Amazonas. Thesis, Univ. Cent. Venezuela.

- NEMETH A. et HERRERA R., 1982 - Earthworm populations in a Venezuelan tropical rain forest. *Pedobiologia*, **23**, 437-443.
- NEWMAN E.I., 1985 - The rhizosphere : carbon sources and microbial populations. In : *Ecological Interactions in Soil*, A.H. Fitter (ed), Blackwell, Oxford, 107-121.
- NGUYEN KHA, 1973 - Recherches sur l'évolution des osls à texture argileuse en conditions tempérées et tropicales. *Thèse Doct. Univ., Univ. Nancy I*, 166 p.
- NICOLAI V., 1988 - Phenolic and mineral content of leaves influences decomposition in European forest ecosystems. *Öecologia*, **75**, 575-579.
- OADES, J.M., 1988 - The retention of organic matter in soils, *Biogeochem.*, **5**, 35-70.
- OGAWA H., 1978 - Litter production and carbon cycling in Pasoh forest. *Malay. Nat J.*, **30**, 367-373.
- OLSON J.S., 1963 - Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, **44**, 322-331.
- ORCHARD V.A. et COOK F.J., 1983 - Relationship between soil respiration and soil moisture. *Soil. Biol. Biochem.*, **15**, 447-453.
- PALM C.A. et SANCHEZ P.A., 1990 - Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica*, **22**, 330-338.
- PARTON W.J., SCHIMEL D.S., COLE C.V. et OJIMA D.S., 1987 - Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. *Soil Sci. Am. J.*, **51**, 1173-1179.
- PASCAL J.P., 1982 — Bioclimates of the Western Ghats, 1/500 000 scale. *Trav. Sec. Sci. Tech. de l'Inst. Fr. Pondichéry*, Hors série n° 17, 2 sheets.
- PASCAL J.P., 1984 - Les forêts denses humides sempervirentes des Ghâts occidentaux de l'Inde. *Trav. Sec. Sci. Tech. de l'Inst. Fr. Pondichéry*, XX, 345 p.
- PASCAL J.P., 1986 - Explanatory booklet on the forest map of south India. *Trav. Sec. Sci. Tech. de l'Inst. Fr. Pondichéry*, Hors série n° 18, 88 p.
- PASCAL J.P., SHYAM SUNDER, S. et MEHER HOMJI V.M., 1982 a - **Forest map of south India, 1/250 000 scale**, sheet Mercara-Mysore, the Karnataka Forest Department and the French Institute, Pondicherry (eds).
- PASCAL J.P., SHYAM SUNDER, S. et MEHER HOMJI V.M., 1982 b - **Forest map of south India, 1/250 000 scale**, sheet Shimoga, the Karnataka Forest Department and the French Institute, Pondicherry (eds).
- PASCAL J.P., SHYAM SUNDER, S. et MEHER HOMJI V.M., 1984 - **Forest map of south India, 1/250 000 scale**, sheet Belgaum-Dharwar-Panaji, the Karnataka Forest Department and the French Institute, Pondicherry (eds).
- PASTOR J. ABER J.D., MCCLAUGHERTY C.A. et MELILLO J.M., 1984 - Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology*, **65**, 256-268.

- PAUL E.A., 1984 - Dynamics of organic matter in soils. **Pl. Soil**, **76**, 275-285.
- PECROT A., DELVIGNE J., GASTUCHE M.C., VIELVOYE L. et FRIPIAT J.J., 1962 - L'altération des roches et la formation des sols au Kivu **Publications de l'I.N.E.A.C.**, n° 97,.
- PERRAUD A., 1971 - La matière organique des sols forestiers de la Côte d'Ivoire (Relations sol, végétation, climat). **Thèse Doct. Univ., Univ. Nancy I**, 87 p + annexes.
- PETERSCHMITT E., 1991 - Les couvertures ferrallitiques des Ghâts occidentaux (Inde du Sud) : caractères généraux sur l'escarpement et dégradation par l'hydromorphie sur le revers. **Thèse Doct. Univ., Univ. Nancy I**, 165 p + annexes.
- POST W.M., EMMANUEL W.R., ZINKE P.J. et STANGENBERGER A.G., 1982 - Soil carbon pools and world life zones. **Nature**, **298**, 156-159.
- PROCTOR J., 1983 - Tropical forest litterfall. 1. Problems of data comparison. *In* : **Tropical Rain Forests : Ecology and Management**, S.L. Sutton, T.C. Whitmore et A.C. Chadwick (eds), Blackwell, Oxford, 267-273.
- PROCTOR J. et al, 1983 - Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. 2. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. **J. Ecol.**, **71**, 261-283.
- RAICH J.W., 1983 - Effects of forest conversion on the carbon budget of a tropical soil. **Biotropica**, **15**, 177-184.
- RAI S.N. et PROCTOR J., 1986 a - Ecological studies on four rain forests in Karnataka, India. 1. Environment, structure, floristics and biomass. **J. Ecol.**, **74**, 439-454.
- RAI S.N. et PROCTOR J., 1986 b - Ecological studies on four rain forests in Karnataka, India. 2. Litterfall. **J. Ecol.**, **74**, 455-463.
- RAMESH B.R., 1989 - Evergreen forests of the Biligiri Rangan Hills. Structure an floristic composition. **Ph. D. Thesis, Univ. Madras**, 188 p.
- REISINGER O., TOUTAIN F., MANGENOT F. ET ARNOULD M.F., 1978 - Etude ultrastructurale des processus de biodégradation. 1. Pourriture blanche des feuilles de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). **Can. J. Microbiol.**, **24**, 725-733.
- REYNOLDS E.S., 1963 - The use of lead citrate of high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. **J. Cell. Biol.**, **17**, 208-212.
- ROOSE E.J., 1980/1981 - Dynamique actuelle d'un sol ferrallitique très désaturé sur sédiments sablo-argileux sous culture et sous forêt dense humide subéquatoriale du sud de la Côte d'Ivoire. Adiopodoumé 1964-1976. 2. Les transferts de matière. **Cah. ORSTOM, sér. Pédol.**, **XVIII**, 3-28.
- SALICK J. et THO Y. P., 1984 - An analysis of termite faunae in Malayan rainforests. **J. Appl. Ecol.** **21**, 547-561.
- SANCHEZ P.A. et MILLER R.H., 1986 - Organic matter and soil fertility management in acid soils of the Tropics. *In* : **Trans. 13th Int. Cong. Soil Sci., Hamburg, Germany**, 509-625.

- SARKAR J.M., LEONOWICZ A. et BOLLAG J.M., 1989 - Immobilization of enzymes on clays and soils. *Soil Biol. Biochem.*, **21**, 223-230.
- SCHERRER B., 1984 - *Biostatistique*. Gaëtan Morin (éd), Chicoutimi, Québec, Canada.
- SCHLESINGER W.H., 1977 - Carbon balance in terrestrial detritus. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **8**, 51-58.
- SCHLESINGER W.H. et HASEY M.M., 1981 - Decomposition of chaparral shrub foliage : losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology*, **62**, 762-764.
- SMITH R.M., SAMUELS G. et CERNUDA C.F., 1951 - Organic matter and nitrogen build-ups in some Puerto Rican soil profiles. *Soil Sci.*, **72**, 408-427.
- SØRENSEN L.H., 1975 - The influence of clay on the rate of decay of amino acid metabolites synthesised in soils during decomposition of cellulose. *Soil Biol. Biochem.*, **7**, 171-177.
- SØRENSEN L.H., 1981 - Carbon-nitrogen relationship during the humification of cellulose in soils containing different amounts of clay. *Soil Biol. Biochem.*, **13**, 313-321.
- SØRENSEN L.H., 1983 - Size and persistence of the microbial biomass formed during the humification of glucose, hemi-cellulose, cellulose and straw in soils containing different amounts of clay. *Pl. Soil*, **75**, 121-130.
- SPAIN A., 1984 - Litterfall and the standing crop of litter in three Australian rainforests. *J. Ecol.*, **72**, 947-961.
- SPAIN A., 1990 - Influence of environmental conditions and some soil chemical properties on the carbon contents of some tropical Australian rainforest soils *Aust. J. Soil Res.*, **28**, 825-839.
- SPAIN A. et LE FEUVRE R.P., 1987 - Breakdown of four litters of contrasting quality in a tropical Australian forest. *J. Appl. Ecol.*, **24**, 279-288.
- SPAIN A., ISBELL R.F. et PROBERT M.E., 1983 - Soil organic matter. *In : Soils : an Australian viewpoint*. Division of Soils, C.S.I.R.O., Melbourne, Academic Press, London, 551-563.
- STARK N. et SPRATT M., 1977 - Root biomass and nutrient storage in rain forest oxisols near San Carlos de Rio Negro. *Trop. Ecol.*, **18**, 1-19.
- STOTT D.E., KASSIM G., JARRELL W.M., MARTIN J.P. et HAIDER K., 1983 - Stabilization and incorporation into biomass of specific plant carbons during biodegradation in soil. *Pl. soil*, **70**, 15-26.
- SUHARTA N., 1992 - Etude biodynamique de trois humus forestiers modèles de l'Est de la France. Caractérisation fine des matières organiques par fractionnement granulométrique, datation ^{14}C et observations ultrastructurales. *Thèse Doct. Univ., Univ. Nancy I*, 120 p.

- SWIFT M.J., RUSSEL-SMITH A. et PERFECT T.J., 1981 - Decomposition and mineral nutrient dynamics of plant litter in a regenerating bush-fallow in sub-humid tropical Nigeria. **J. Ecol.**, **69**, 981-995.
- SYS C., 1972 - Caractérisation morphologique et physicochimique de profils types de l'Afrique centrale. **Publications de l'I.N.E.A.C., Hors série**, 497 p.
- TANNER E.V.J., 1981 - The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forest. **J. Ecol.**, **69**, 263-273.
- THOMANN C., 1964 - Les différentes fractions humiques de quelques sols tropicaux de l'Ouest africain. **Cah. ORSTOM, sér. Pédol.**, **II**, 43-79.
- TOUTAIN F., 1974 - Etude écologique de l'humification dans les hêtraies acidiphiles. **Thèse Doct. Etat., Univ. Nancy I**, 114 p.
- TOUTAIN F., 1987 - Les humus forestiers : biodynamique et modes de fonctionnement. C.R.D.P. (éd), Rennes, 49 p.
- TROY J.P., 1979 - Pédogénèse sur roches charnockitiques en région tropicale humide de montagne dans le sud de l'Inde. Rôle du milieu. Essai de reconstitution historique. **Thèse Doct. Etat, Univ. Nancy I**, 342 p + annexes.
- TURENNE J.F., 1975 - Modes d'humification et différenciation podzolique dans deux toposéquences guyanaïses. **Thèse Doct. Etat, Univ. Nancy I**, 342 p.
- TURENNE J.F., 1977 - Culture itinérante et jachère forestière en Guyane : évolution de la matière organique. **Cah. ORSTOM, sér. Pédol.**, **XIV**, 449-461.
- U.N.E.S.C.O., 1979 - Ecosystèmes forestiers tropicaux. Recherches sur les ressources naturelles, XIV.
- UPADHYAY V.P., SINGH J.S. et MEENTEMEYER V., 1989 - Dynamics and weight loss of leaf litter in central himalayan forests : abiotic versus litter quality influences. **J. Ecol.**, **77**, 147-161.
- VAN CAMPO E., 1983 - Paléoclimatologie des bordures de la mer d'Arabie depuis 150 000 ans, analyse pollinique et stratigraphique isotopique. **Thèse U.S.T.L., Montpellier**, 114 p + annexes.
- VAN GESTEL M., LADD J.N. et AMATO M., 1991 - Carbon and nitrogen mineralization from two soils of contrasting texture and micro-aggregate stability : influence of sequential fumigation, drying and storage. **Soil Biol. Biochem.**, **23**, 313-322.
- VAN VEEN J.A., LADD J.N. et AMATO M., 1985 - Turnover of carbon and nitrogen through the microbial biomass in a sandy loam and a clay soil incubated with [$^{14}\text{C}(\text{U})$]glucose and [^{15}N](NH_4) $_2\text{SO}_4$ under different moisture regimes. **Soil Biol. Biochem.**, **17**, 747-756.
- VAN VEEN J.A., MERCKX R. et VAN DE GEIJN S.C., 1989 - Plant- and soil related controls of the flow of carbon from roots through the soil microbial biomass. **Pl. Soil**, **115**, 179-188.

- VILLEMIN G. et TOUTAIN F., 1987 - La préparation des échantillons de sol pour l'observation en microscopie électronique à transmission. Mise au point d'une méthode préservant leur stabilité et l'organisation des éléments organiques et minéraux. *In* : "Micromorphologie des sols" N. Feodoroff, L.M. Bresson et M.A. Courty eds AFES Publ., 43-48.
- VITOUSEK P.M., 1984 - Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, **65**, 285-298.
- VOGT K.A., GRIER C.C. et VOGT D.J., 1986 - Production, turnover and nutrient dynamics of above and belowground detritus of world forests. *Adv. Ecol. Res.*, **15**, 303-377.
- WADA K., 1985 - The distinctive properties of andosols. *In* : **Advances in Soil Science**, B.A. Stewart (éd), Springer Verlag, New York, N. Y., 2, 173-229.
- WATANABE H., 1990 - Comparison of amounts of soil removed by termites and earthworms in the tropics. *In* : **Trans. 14th Int. Cong. Soil Sci., Kyoto, Japan, Vol. VII**, 318-323.
- WIEDER R. et LANG G., 1982 - A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology*, **63**, 1636-1642.
- WITKAMP M. et OLSON J.S., 1963 - Breakdown of confined and non confined oak litter. *Oikos*, **14**, 138-147.
- WOOD T.G., 1988 - Termites and the soil environment. *Biol. Fertil. Soils*, **6**, 228-236.
- WOOD T.G., JOHNSON R.A., BACCHUS S., OSHITTU M. et ANDERSON J.M., 1982 - Abundance and distribution of termites in a riparian forest in the Southern Guinea savanna vegetation zone of Nigeria. *Biotropica*, **14**, 25-39.

Annexes

A-I.	Description générale des sites	189
A-II.	Méthodes	239
A-III	Liste botanique	247
A-IV	Litières	269
A-V	Stocks sur 1 m de profondeur	251
A-VI	Analyses pédologiques des échantillons prélevés avec les gros cylindres	253
A-VII	Fractionnement physique et extraction alcaline	257
A-VIII	Equations de régression	263
A-IX	Températures atmosphériques en Côte d'Ivoire	273

Annexe I

Description générale des sites

Les sites sont classés par ordre alphabétique,
à l'exception des 3 sites du Kérala (Ari, Kap, Mun)
que l'on trouvera à la fin.

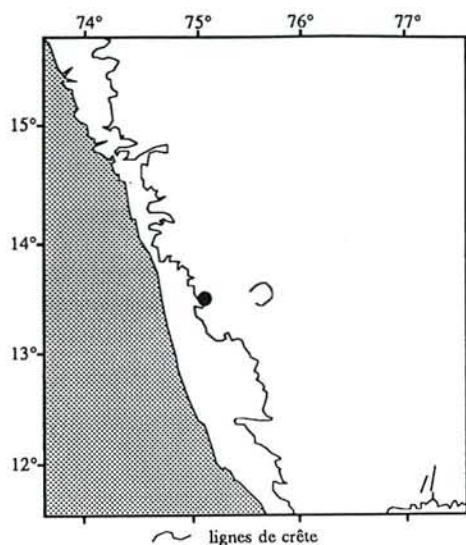
AGU

Localisation

lat : 13° 29' 30" N long : 75° 5' 20" E alt : 630 m

Village : Agumbe

Accès : route d'Agumbe à Udipi, à 1,5 km d'Agumbe (400 m avant la barrière du haut des Ghâts).



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 7400 mm/an

Saison sèche édaphique : 4 - 4,5 mois

Régime thermique : Agumbe

Fort rafraîchissement estival et hivernal (effet de crête)

Température atm. : m = 23,5°C Δ = 4,2°C

Température du sol : m = 21,9°C Δ = 3,8°C

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude (à *Pæciloneuron*)

(fortement dégradée par l'homme : nombreuses ouvertures de l'étage dominant, d'où une régénération abondante)

type *Dipterocarpus indicus* - *Humboldtia brunonis* - *Pæciloneuron indicum*

faciès à *P. indicum* grégaire

Importance des Lauraceae ≈ 15%

Importance de *P. indicum* ≈ 30%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 30 m

Surface terrière 28 m²/ha



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Pæciloneuron indicum</i>	4	4	4	Sm	<i>Dimocarpus longan</i>	-	2	4
Ss	<i>Litsea floribunda</i>	4	4	-	Ss	<i>Knema attenuata</i>	-	1	2
Ss	<i>Dipterocarpus indicus</i>	4	-	2	Ss	<i>Nothopegia racemosa</i>	-	1	2
Ss	<i>Diospyros assimilis</i>	4	-	-	Ss	<i>Chrysophyllum lanceolatum</i>	-	1	-
Sr	<i>Elæocarpus tuberculatus</i>	4	-	-	Ss	<i>Schefflera venulosa</i>	-	1	-
Ss	<i>Garcinia pictorius</i>	4	-	-	Ss	<i>Psychotria nigra</i>	-	-	4
Ss	<i>Myristica dactyloides</i>	1	-	-	Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>	-	-	2
Sm	<i>Persea macrantha</i>	1	-	-	Ss	<i>Meiogyne pannosa</i>	-	-	2
Ss	<i>Nothopegia beddomii</i>	-	4	4	Ss	<i>Actinodaphne malabarica</i>	-	-	1
Ss	<i>Reinwardtiodendron anaimalaiense</i> ..	-	4	4	Ss	<i>Casearia ovata</i>	-	-	1
Ss	<i>Mesua ferrea</i>	-	4	2	Ss	<i>Cryptocarya bourdillonii</i>	-	-	1
Ss	<i>Hopea parviflora</i>	-	4	1	Ss	<i>Diospyros saldanhae</i>	-	-	1
Ss	<i>Eurya japonica</i>	-	4	-	Sh	<i>Nothapodytes foetida</i>	-	-	1
Ss	<i>Symplocos cochinchinensis</i>	-	4	-	Ss	<i>Syzygium densiflorum</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

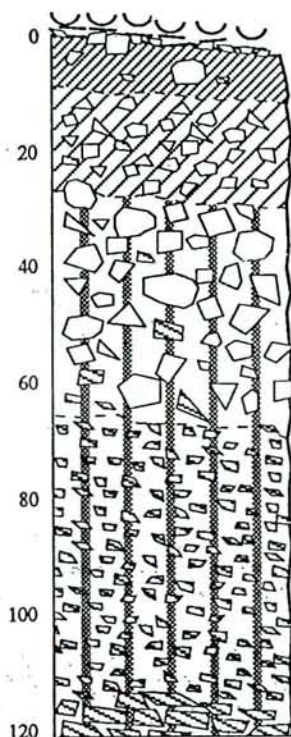
Unité géomorphologique : Revers des ghâts, zone partiellement disséquée.

Roche mère : Grauwacke.

Situation topographique : Partie médiane d'une longue pente douce, à 500 m de la crête des Ghâts. **Pente :** 8 % **Exposition :** ONO

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol ferrallitique moyennement désaturé, appauvri.

Blocs rocheux en surface : Peu nombreux, gneiss fortement altéré, taille 10-50 cm.



- O1** Litière de feuilles très abondante en mars-avril à moyennement abondante en octobre. Feuilles entières et débris foliaires de fragmentation (avec peu de matière organique fine) partiellement collés entre eux et au sol par de nombreux turricules de vers de terre finement moulés ainsi que par des placages de termites et par quelques hyphes mycéliens. Taux élevé de décoloration par les pourritures blanches (particulièrement pour les feuilles de *Poeciloneuron indicum*). Présence occasionnelle de déjections de diplopodes. Bois mort au sol peu abondant, partiellement envahi par les champignons, fréquemment rempli de sol (par les termites champignonnistes) et parfois de structures alvéolaires en carton stercoral (par les termites xylophages).
- A1** De 0 à 8 cm. Brun foncé (7,5YR 3/4) humide. Très humifère et contenant des débris fins de litière. 20 % de cailloux et graviers (quartz principalement et grauwacke fortement altérée), formant à la surface un tapis important mais discontinu. Structure polyédrique subanguleuse fine. Limon argileux. Racines fines extrêmement abondantes.
- AB** De 8 à 26 cm. Brun rougeâtre foncé (5YR 3/4) humide. Humifère. 50 % de graviers (quartz principalement et grauwacke fortement altérée). Faible structure polyédrique subanguleuse fine. Limon argileux. Racines fines abondantes.
- B** De 26 à 65 cm. Rouge jaunâtre sombre (5YR 3/6) humide. Peu humifère. 80 % de cailloux et graviers (quartz principalement et grauwacke fortement altérée). Structure massive. Argile. Racines fines peu abondantes.
- B** De 65 à 115 cm. Rouge jaunâtre (5YR 5/8) humide, marbré de fines veinures jaune rougeâtres (7,5YR 6/8). Non organique. 70 % de graviers (grauwacke fortement altérée). Structure massive. Limon argileux. Peu ou pas de racines fines.
- C** De 115 à 125 cm et plus. Rouge (2,5YR 4/8) humide. Non organique. Altérite (grauwacke). Peu ou pas de racines fines.

Profond. du prélèv cm	Refus tamis %	Granulométrie						Dens. app. tf g/cm ³	pH			Matière organique		
		SG %	SF %	LG %	LF %	A %			eau	KCl	ΔpH	C %	N %	C/N
0 - 8	24,3	27,7	11,0	8,2	21,3	31,8	1,01		5,30	4,64	0,66	4,37	0,36	12,1
8 - 26	51,0	24,2	11,2	8,0	23,8	32,8	1,01		5,34	4,55	0,79	2,67	0,23	11,6
26 - 65	75,6	24,0	8,6	4,8	14,2	48,3	1,01		5,51	4,89	0,62	1,06	0,11	9,6
65 - 120	74,4	35,5	8,6	6,2	15,4	34,4	1,31		5,48	5,42	0,06	0,39	0,03	13,0

(suite)	CEC pH7	Bases échangeables					S/T pH7 %	El. acides éch		CEC effec.
		Ca	Mg	K	Na	S		Al	Mn	
		mé / 100g						mé / 100g		
	17,5	5,6	1,6	0,3	0,0	7,5	43	0,0	0,2	7,7
	13,0	2,6	0,7	0,2	0,0	3,4	26	0,4	0,2	3,9
	7,2	2,0	0,5	0,1	0,0	2,6	37	0,4	0,1	3,1
	8,4	0,9	0,3	0,0	0,0	1,2	14			1,2

Profil : AGU

Horizon de surface (0-10 cm)	Analyse triacide												Σ	Ki = Si/Al ₂
	Perte feu %	Qz&ins %	SiO ₂ %	Al ₂ O ₃ %	Fe ₂ O ₃ %	CaO %	MgO %	K ₂ O %	Na ₂ O %	MnO %	P ₂ O ₅ %	TiO ₂ %		
sol<2mm	13,8	36,4	18,8	13,0	13,5	0,3	0,9	0,6	0,1	0,2	0,2	1,2	99,0	2,46

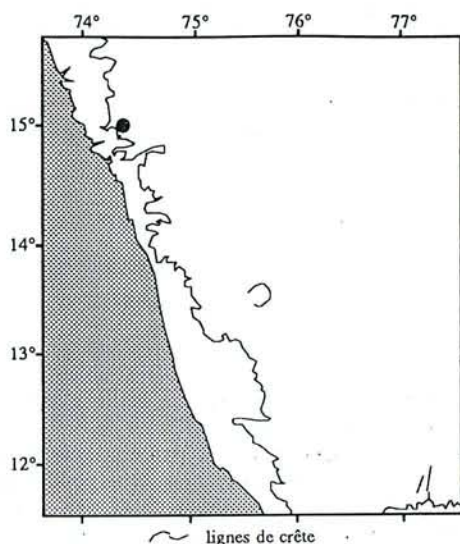
ANS

Localisation

lat : 15° 3' 25" N long : 74° 20' 50" E alt : 600 m

Village : Anshi

Accès : route de Joida à Karwar. Piste à gauche 8,5 km avant Anshi vers un temple (parcourir 100 m).



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 5000 mm/an

Saison sèche édaphique : 5 - 5,5 mois

Régime thermique : Goa/Mangalore

Fort rafraîchissement estival ; moy. mens. id. à celle d'hiver

Température atm. : m = 23,9°C Δ = 4,1°C

Température du sol : m = 22,0°C Δ = 3,8°C

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

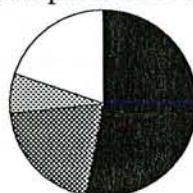
(moyennement dégradée par l'homme)

type *Persea macrantha* - *Diospyros* spp. - *Holigarna* spp.

Importance des Lauraceae ≈ 10%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 25 m
Surface terrière 31 m²/ha



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Flacourtia montana</i>	4	4	-	Ss	<i>Mastixia arborea</i>	-	1	-
Ss	<i>Holigarna beddomei</i>	4	4	-	Sm	<i>Persea macrantha</i>	-	1	-
Sm	<i>Olea dioica</i>	4	4	-	Ss	<i>Aglaia sp</i>	-	-	4
D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	4	-	-	Ss	<i>Diospyros candolleana</i>	-	-	4
D	<i>Terminalia paniculata</i>	4	-	-	Ss	<i>Aphanamixis polystachya</i>	-	-	2
Sm	<i>Syzygium cumini</i>	2	-	1	Sh	<i>Leea indica</i>	-	-	2
D	<i>Vitex altissima</i>	2	-	-	Ss	<i>Beilschmiedia wightii</i>	-	-	1
D	<i>Terminalia bellirica</i>	1	-	-	Sh	<i>Caryota urens</i>	-	-	1
Ss	<i>Memecylon talbotianum</i>	-	4	4	Ss	<i>Diospyros paniculata</i>	-	-	1
Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>	-	1	2	Sh	<i>Macaranga peltata</i>	-	-	1
Ss	<i>Litsea sp</i>	-	1	2	Sm	<i>Mimusops elengi</i>	-	-	1
Sh	<i>Ficus drupacea</i>	-	1	-	Sh	<i>Nothapodytes foetida</i>	-	-	1
Sh	<i>Ficus tsjahela</i>	-	1	-	Ss	<i>Nothopegia beddomii</i>	-	-	1
Ss	<i>Hopea ponga</i>	-	1	-	D	<i>Tabernaemontana heyneana</i>	-	-	1
Sm	<i>Mangifera indica</i>	-	1	-					

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Unité géomorphologique : Revers des ghâts, zone partiellement disséquée.

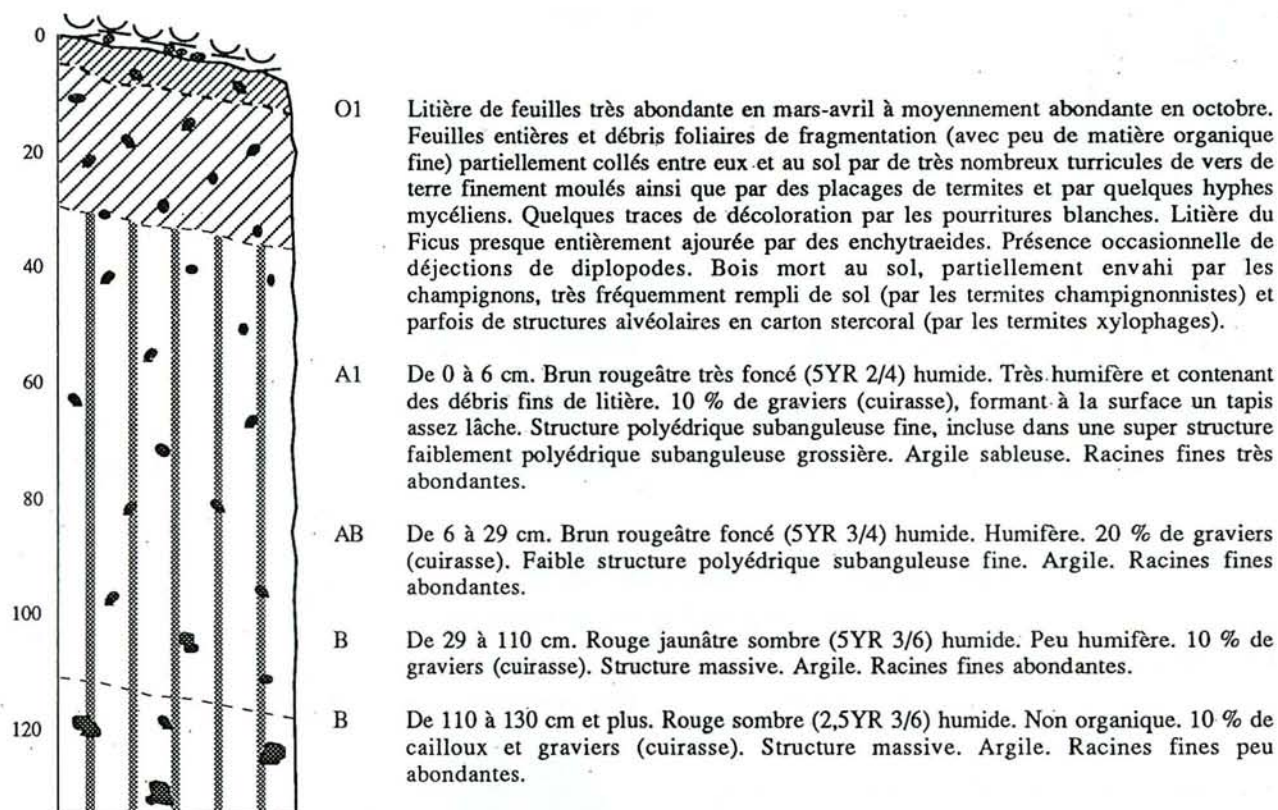
Roche mère : Grauwacke.

Situation topographique : Partie inférieure d'une pente concave raide (éboulis de cuirasse en cours de démantèlement), à 4 km de la crête des Ghâts.

Pente : 20 % Exposition : NO

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol ferrallitique faiblement désaturé, remanié.

Blocs rocheux en surface : Peu nombreux, cuirasse, taille 50-200 cm.



Profond. du prélèvt cm	Refus tamis %	Granulométrie						pH			Matière organique		
		SG %	SF %	LG %	LF %	A %	Dens. app. tf g/cm3	eau	KCl	ΔpH	C %	N %	C/N
0 - 6	14,6	6,4	6,9	2,9	41,2	42,6	0,98	5,92	5,34	0,58	7,18	0,53	13,5
6 - 29	15,9	7,0	5,0	2,7	31,2	54,0	1,04	5,83	5,00	0,83	3,14	0,26	12,1
29 - 110	12,3	5,0	6,1	2,6	28,0	58,3	1,04	5,69	4,98	0,71	1,26	0,10	12,6
110 - 130	12,9	4,5	3,1	2,4	22,8	67,1	1,04	5,58	4,74	0,84	0,71	0,08	8,5

(suite)

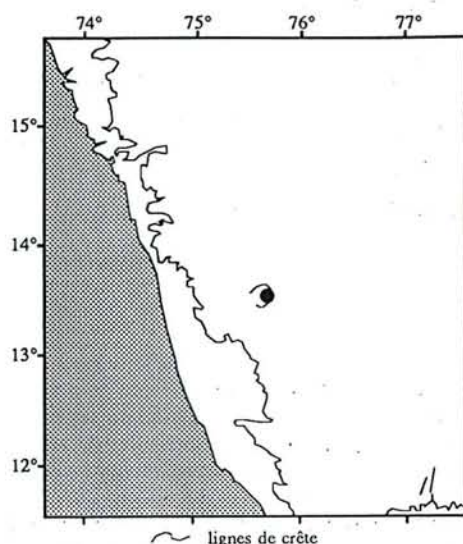
CEC pH7	Bases échangeables						S/T pH7 %
	Ca	Mg	K	Na	S		
	mé / 100g						
26,4	18,8	2,9	1,0	0,0	22,6		86
19,8	8,0	1,4	0,7	0,0	10,1		51
13,7	6,2	1,8	0,5	0,2	8,6		63
16,4	6,2	2,4	0,3	0,0	8,9		54

El. acides éch		CEC effec.
Al	Mn	
mé / 100g		
		22,6
		10,1
0,0	0,2	8,8
0,0	0,2	9,1

Profil : ANS

Horizon de surface (0-10 cm)	Analyse triacide												Σ %	Ki = Si/Al2
	Perte feu %	Qz&ins %	SiO2 %	Al2O3 %	Fe2O3 %	CaO %	MgO %	K2O %	Na2O %	MnO %	P2O5 %	TiO2 %		
sol<2mm	20,8	15,3	23,8	16,6	18,1	0,8	1,1	1,0	0,1	0,3	0,2	1,5	99,7	2,44

BAB



Localisation

lat : 13° 31' 30" N long : 75° 44' 50" E alt : 1470 m

Localité : Bababudangiri

Accès : route de Chikmagalur à Kemmanagundi, à 9,5 km de Kemmanagundi.

Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 1800 mm/an

Saison sèche édaphique : 4 - 4,5 mois

Régime thermique : Ooty

Frais. Rafrâichissement estival modéré

Température atm. : m = 19,6°C Δ = 4,4°C

Température du sol : m = 18,3°C Δ = 4,0°C

Végétation : forêt sempervirente de haute altitude

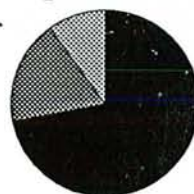
(moyennement dégradée par l'homme)

type "shola" à Lauraceae

Importance des Lauraceae ≈ 55%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 24 m
Surface terrière 39 m²/ha



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>	4	4	-	Ss	<i>Isonandra perrottetiana</i>	-	1	-
Ss	<i>Neolitsea zeylanica</i>	4	4	-	Ss	<i>Litsea sp</i>	-	1	-
Sm	<i>Persea macrantha</i>	4	4	-	Ss	<i>Syzygium sp</i>	-	1	-
Ss	<i>Olea glandulifera</i>	1	-	-	Ss	<i>Meiogyne pannosa</i>	-	-	4
Sm	<i>Prunus ceylanica</i>	1	-	-	Sh	<i>Scolopia crenata</i>	-	-	4
Ss	<i>Actinodaphne malabarica</i>	-	4	4	Ss	<i>Atalantia wightii</i>	-	-	2
Ss	<i>Memecylon lushingtonii</i>	-	4	-	Ss	<i>Litsea floribunda</i>	-	-	2
Ss	<i>Myristica dactyloides</i>	-	4	-	Ss	<i>Ardisia solanacea</i>	(buisson)	-	1
Ss	<i>Microtropis wallichiana</i>	-	2	2	Ss	<i>Canthium dicoccum</i>	-	-	1
Ss	<i>Cryptocarya bourdillonii</i>	-	2	-	Ss	<i>Clausena dentata</i>	-	-	1
Sh	<i>Ficus microcarpa</i>	-	2	-	Ss	<i>Euonymus sp</i>	-	-	1
Sm	<i>Antidesma menasu</i>	-	1	-	Ss	<i>Lasianthus sp</i>	-	-	1
Sm	<i>Artocarpus heterophyllus</i>	-	1	-	Sh	<i>Mæsa indica</i>	(buisson)	-	1
Ss	<i>Calamus gamblei</i>	(liane)	-	1	Sm	<i>Olea dioica</i>	-	-	1
Sh	<i>Callicarpa tomentosa</i>	-	1	-	Ss	<i>Psychotria truncata</i>	-	-	1
Sh	<i>Celtis philippensis</i>	-	1	-					

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Unité géomorphologique : Reliefs humides du plateau, zone fortement disséquée.

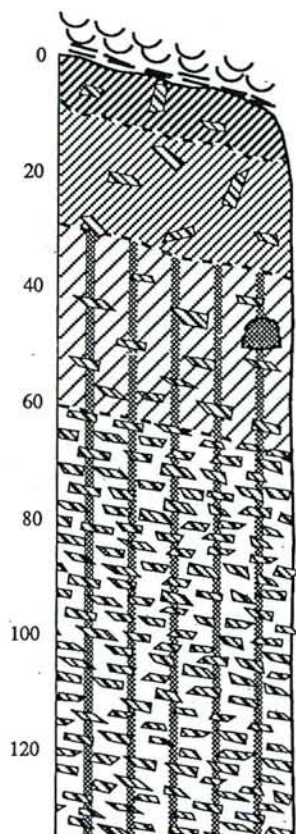
Roche mère : Quartzite ferrugineuse.

Situation topographique : Partie supérieure d'une petite croupe, elle même située le long d'un versant fortement incliné vers l'ouest, à 3 km de la crête.

Pente : 25 % Exposition : SO

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol ferrallitique faiblement désaturé, humifère.

Blocs rocheux en surface : Rares, quartzite ferrugineuse peu altérée, taille 25 cm.



- O1** Litière de feuilles très abondante en mars-avril à abondante en octobre. Feuilles entières et débris foliaires de fragmentation (avec peu de matière organique fine) faiblement collés entre eux et au sol par quelques hyphes mycéliens. Très peu ou pas de décoloration par les pourritures blanches. Très peu ou pas de turricules de vers de terre en surface. Présence régulière de nombreuses déjections de diplopodes. Bois mort au sol particulièrement abondant, presque exclusivement envahi par les champignons et (pulvérisation du bois par des coléoptères xylophages, très rares traces d'activité des termites champignonnistes).
- A1** De 0 à 8 cm. Noir brunâtre (5YR 2/2) humide. Extrêmement humifère et très riche en débris fins de litière. Nombreuses Déjections de diplopode. 10 % de cailloux et graviers (quartzite ferrugineuse peu altérée). Forte structure grumeleuse. Limon. Racines fines extrêmement abondantes.
- AB** De 8 à 28 cm. Brun rougeâtre très foncé (2,5YR 2/3) humide. Très humifère et contenant des débris fins de litière. Quelques Déjections de diplopode. 10 % de cailloux et graviers (quartzite ferrugineuse peu altérée). Forte structure polyédrique subanguleuse. Limon argileux. Racines fines très abondantes.
- B** De 28 à 59 cm. Rouge très sombre (10R 3/3) humide. Très humifère. 20 % de cailloux et graviers (quartzite ferrugineuse peu altérée). Structure massive. Limon. Racines fines peu abondantes.
- B** De 59 à 130 cm et plus. Rouge très sombre (10R 3/4) humide. Peu humifère. 90 % de graviers (quartzite ferrugineuse peu altérée). Structure massive. Argile. Peu ou pas de racines fines.

Profond. du prélèv cm
0 - 8
8 - 28
28 - 59
59 - 120
120 - 130

Refus tamis %	Granulométrie						Dens. app. tf g/cm ³
	SG %	SF %	LG %	LF %	A %		
47,5	3,2	3,6	1,6	73,7	17,9		0,53
67,0	14,5	7,0	5,6	39,2	33,7		0,69
53,4	17,8	12,5	13,7	33,3	22,7		0,76
74,6	34,1	5,0	5,4	14,2	41,4		1,27
83,5	38,1	7,4	6,4	12,7	35,5		1,27

pH		
cau	KCl	ΔpH
5,94	5,52	0,42
6,08	5,32	0,76
6,54	5,03	1,51
6,41	4,64	1,77
5,38	4,36	1,02

Matière organique		
C %	N %	C/N
21,25	1,36	15,6
11,13	0,96	11,5
5,60	0,47	11,9
1,35	0,11	12,4
1,15	0,10	11,6

(suite)

CEC pH7	Bases échangeables					S/T pH7 %
	Ca	Mg	K	Na	S	
	mé / 100g					
73,0	20,0	8,8	0,5	0,5	30,0	41
46,5	32,0	4,0	0,3	0,3	37,2	80
23,4	10,0	1,3	0,0	0,0	11,5	49
10,8	4,5	1,1	0,0	0,0	5,8	54
8,5	2,5	0,9	0,1	0,1	3,6	42

El. acides éch		CEC effec.
Al	Mn	
mé / 100g		
		29,7
		36,6
		11,3
0,2	0,0	5,8
0,6	0,0	4,2

Profil : BAB

Horizon de surface (0-10 cm)
sol<2mm

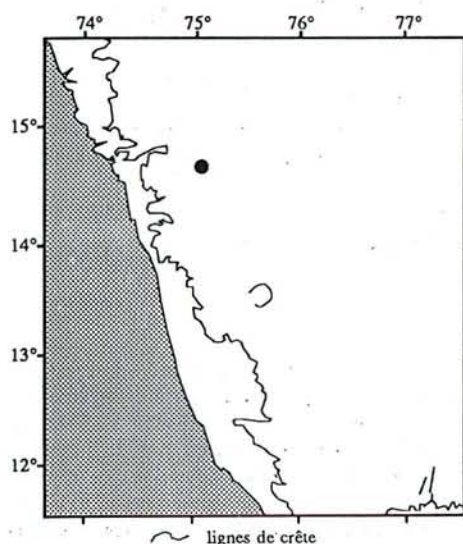
Analyse triacide													
Perte feu %	Qz&ins %	SiO ₂ %	Al ₂ O ₃ %	Fe ₂ O ₃ %	CaO %	MgO %	K ₂ O %	Na ₂ O %	MnO %	P ₂ O ₅ %	TiO ₂ %	Σ %	Ki = Si/Al ₂
33,0	17,5	13,7	7,8	23,1	1,9	1,0	0,5	0,1	0,2	0,2	0,6	99,7	2,98

BAL**Localisation**

lat : 14° 41' 50" N long : 75° 4' 45" E alt : 580 m

Village : Balihalli

Accès : route de Sirsi à Haveri. Chemin à droite 35 km après Sirsi (5,5 km après Samasgi).

**Climat / pédoclimat**

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 1200 mm/an

Saison sèche édaphique : 6 - 8 mois

Régime thermique : Hassan-Belgaum

Rafraîchissement estival modéré, amplitude annuelle élevée

Température atm. : m = 25,7°C Δ = 5,3°C

Température du sol : m = 25,0°C Δ = 5,7°C

Végétation : forêt décidue sèche

(très fortement anthropisée : coupe des arbres au profit des buissons épineux)

type *Anogeissus latifolia* - *Tectona grandis* - *Terminalia alata*

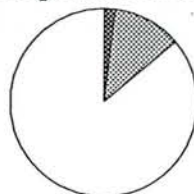
faciès à strate inférieure buissonnante

Période défoliée :

mi décembre - début mai

Comportement écologique des espèces

Hauteur 14 m
Surface terrière 9 m²/ha



Sempervirent ripicole
 Sempervirent sciaphile
 Sempervirent mésophile
 Sempervirent héliophile
 Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	4	-	-	D	<i>Haldina cordifolia</i>	-	4	-
D	<i>Terminalia alata</i>	4	-	-	D	<i>Cordia macleodii</i>	-	2	-
D	<i>Terminalia paniculata</i>	2	2	-	D	<i>Bauhinia racemosa</i>	-	1	-
D	<i>Bombax ceiba</i>	2	-	-	D	<i>Cassia fistula</i>	-	1	-
D	<i>Madhuca longifolia</i> var. <i>latifolia</i>	2	-	-	Sh	<i>Zizyphus xylopyrus</i>	-	1	-
D	<i>Anogeissus latifolia</i>	-	4	-	Sh	<i>Carissa opaca</i>	(buisson)	-	4
D	<i>Careya arborea</i>	-	4	-	Sh	<i>Dendrocalamus</i> sp.	-	-	4
D	<i>Dalbergia latifolia</i>	-	4	-	Sm	<i>Syzygium cumini</i>	-	-	2
D	<i>Emblca officinalis</i>	-	4	-	D	<i>Tectona grandis</i>	-	-	2
D	<i>Grewia tiliifolia</i>	-	4	-	Sh	<i>Mallotus philippensis</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Unité géomorphologique : Transition humide/semi-aride, zone dégradée à relief convexo-concave peu marqué.

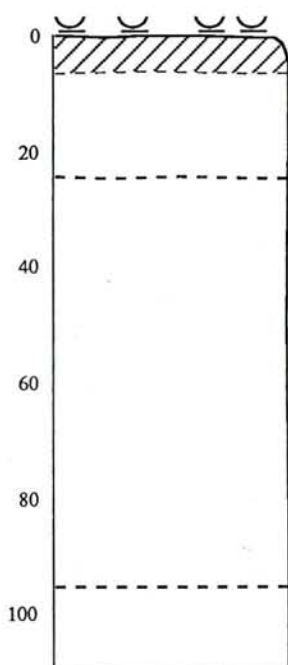
Roche mère : Grauwacke.

Situation topographique : Partie médiane d'une longue pente très douce.

Pente : 5 % Exposition : ENE

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol peu évolué, colluvial.

Blocs rocheux en surface : —



- O1** Litière de feuilles abondante en mars-avril à clairsemée en octobre. Feuilles entières et débris foliaires de fragmentation (sans matière organique fine) partiellement collés entre eux et au sol par de très nombreux turricules de vers de terre d'aspect lisse ainsi que par des placages de termites. Très peu ou pas de décoloration par les pourritures blanches. Bois mort au sol très peu abondant (ramassage ?).
- A1** De 0 à 6 cm. Brun grisâtre très foncé (10YR 3/2) humide. Humifère. Pas d'éléments grossiers. Structure polyédrique subanguleuse fine. Limon sablo-argileux. Racines fines très abondantes.
- AB** De 6 à 34 cm. Brun foncé (7,5YR 3/3) humide. Peu humifère. Pas d'éléments grossiers. Structure massive. Limon argileux. Racines fines abondantes.
- B** De 34 à 95 cm. Brun foncé (7,5YR 4/4) humide. Non organique. Pas d'éléments grossiers. Structure polyédrique anguleuse fine, incluse dans une super structure faiblement polyédrique anguleuse grossière. Présence de cutanes noires. Argile. Racines fines peu abondantes.
- B** De 95 à 106 cm et plus. Brun (7,5YR 4/6) humide. Non organique. Pas d'éléments grossiers. Structure polyédrique anguleuse fine, incluse dans une super structure faiblement polyédrique anguleuse grossière. Présence de cutanes noires. Argile. Peu ou pas de racines fines.

Profond. du prélèvt cm
0 - 6
6 - 34
34 - 95
95 - 106

Refus tamis %	Granulométrie						Dens. app. tf g/cm ³
	SG %	SF %	LG %	LF %	A %		
0,0	16,5	30,9	15,2	12,2	25,3		1,46
0,0	17,8	26,3	14,5	10,4	31,0		1,55
0,0	13,8	18,4	11,5	11,0	45,4		1,54
0,0	11,8	17,2	9,6	13,3	48,0		1,54

pH		
eau	KCl	ΔpH
6,95	6,00	0,95
6,86	5,41	1,45
6,78	5,12	1,66
6,45	5,05	1,40

Matière organique		
C %	N %	C/N
2,66	0,17	15,6
1,05	0,07	15,0
0,67	0,05	13,4
0,47	0,04	13,2

(suite)

CEC pH7	Bases échangeables					S/T pH7 %
	Ca	Mg	K	Na	S	
	mé / 100g					
10,3	19,5	3,0	1,0	0,0	23,4	>100
10,6	10,5	3,1	0,4	0,0	14,0	>100
12,5	9,5	3,3	0,2	1,0	14,0	>100
12,2	8,5	3,3	0,2	0,6	12,5	>100

El. acides éch		CEC effec.
Al	Mn	
mé / 100g		
		23,4
		14,0
		14,0
		12,5

Profil : BAL

Horizon de surface (0-10 cm)
sol<2mm

Analyse triacide													
Perte feu %	Qz&ins %	SiO ₂ %	Al ₂ O ₃ %	Fe ₂ O ₃ %	CaO %	MgO %	K ₂ O %	Na ₂ O %	MnO %	P ₂ O ₅ %	TiO ₂ %	Σ %	Ki = Si/Al ₂
7,6	62,8	13,4	7,6	5,2	0,5	0,4	0,6	0,1	0,1	0,1	0,8	99,0	3,0

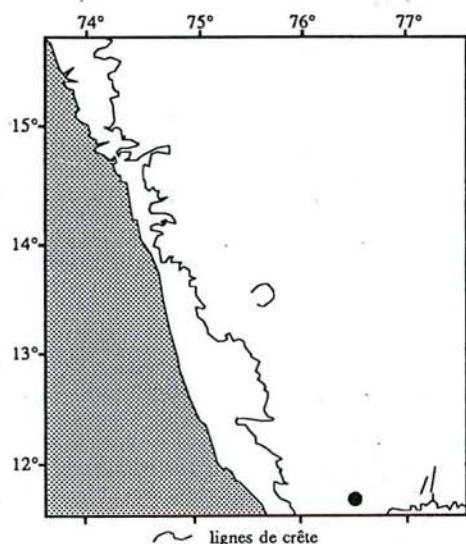
BANI

Localisation

lat : 11° 44' 45" N long : 76° 29' 10" E alt : 850 m

Localité : Heb halla (réserve de Bandipur)

Accès : route de Sultan's battery à Gundlupet, à 25,5 km de Gundlupet.



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mysore

Pluies de convection (printemps et automne)

Pluviosité annuelle moyenne : 1000 mm/an

Saison sèche édaphique : 6 - 8 mois

Régime thermique : Hassan-Belgaum

Rafraîchissement estival modéré, amplitude annuelle élevée

Température atm. : m = 23,8°C Δ = 5,3°C

Température du sol : m = 22,5°C Δ = 3,8°C

Végétation : forêt décidue sèche (à savane)

(fortement anthropisée par le passage fréquent du feu et par quelques coupes)

type *Anogeissus latifolia* - *Tectona grandis* - *Terminalia alata*

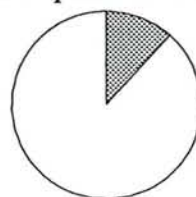
faciès à strate inférieure herbacée

Période défoliée :

début janvier - fin mars

Comportement écologique des espèces

Hauteur 18 m
Surface terrière 18 m²/ha



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

D	<i>Anogeissus latifolia</i>	4	4	4	D	<i>Schrebera swietinioides</i>	-	4	-
D	<i>Terminalia alata</i>	4	4	4	D	<i>Diospyros melanoxylon</i>	-	2	-
D	<i>Tectona grandis</i>	4	4	2	D	<i>Bauhinia racemosa</i>	-	1	-
D	<i>Dalbergia latifolia</i>	4	4	-	D	<i>Casearia elliptica</i>	-	1	-
D	<i>Grewia tiliifolia</i>	4	4	-	D	<i>Eriolæna hookeriana</i>	-	1	-
D	<i>Kydia calcyna</i>	2	2	2	Sh	<i>Cymbopogon sp</i>	(herbe)	-	4
Sh	<i>Semecarpus anacardium</i>	1	4	4	D	<i>Desmodium sp</i>	(buisson)	-	4
D	<i>Pterocarpus marsupium</i>	1	-	-	D	<i>Grewia hirsuta</i>	(buisson)	-	4
D	<i>Emblica officinalis</i>	-	4	-	D	<i>Cordia macleodii</i>	-	-	2

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Unité géomorphologique : Région semi-aride, glacis.

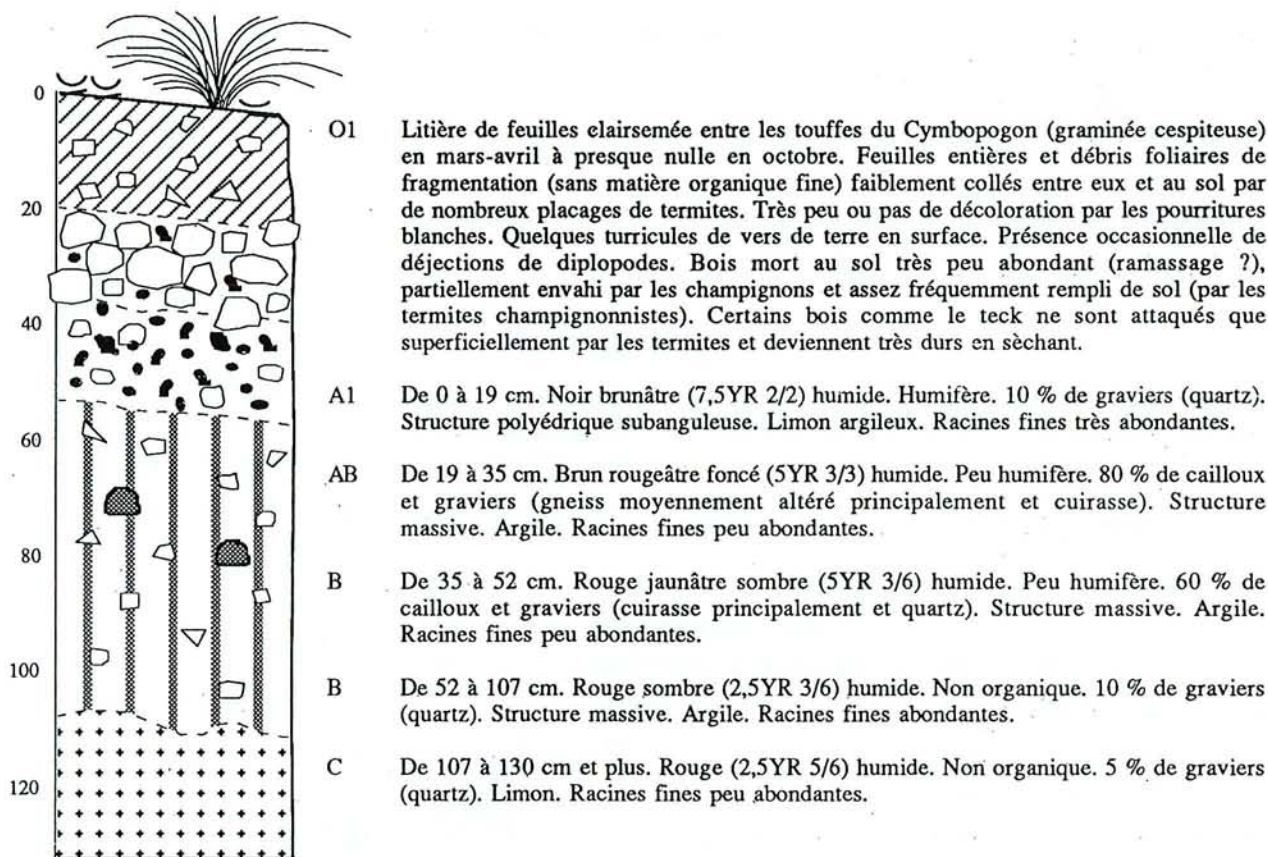
Roche mère : Gneiss.

Situation topographique : Partie médiane d'une longue pente douce.

Pente : 10 % Exposition : NNO

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol fersiallitique.

Blocs rocheux en surface : Rares, cuirasse, taille 25 cm.



Profond. du prélève cm
0 - 19
19 - 35
35 - 52
52 - 107
107 - 130

Refus tamis %	Granulométrie						Dens. app. tf g/cm ³
	SG %	SF %	LG %	LF %	A %		
0 - 19	9,5	27,6	16,8	6,8	14,4	34,3	1,18
19 - 35	79,8	28,6	14,7	5,2	9,3	42,2	1,34
35 - 52	57,9	26,6	12,0	3,5	9,6	48,3	1,52
52 - 107	11,4	17,6	14,1	5,6	17,7	45,1	1,36
107 - 130	4,3	28,1	15,7	7,0	24,0	25,2	1,34

pH		
eau	KCl	ΔpH
6,28	5,35	0,93
6,52	5,31	1,21
6,51	5,12	1,39
6,51	4,96	1,55
6,65	4,93	1,72

Matière organique		
C %	N %	C/N
4,00	0,28	14,3
1,88	0,18	10,7
1,10	0,11	10,4
0,60	0,06	9,4
0,30	0,04	8,6

(suite)

CEC pH7	Bases échangeables					S/T pH7 %
	Ca	Mg	K	Na	S	
	mé / 100g					
23,9	15,5	4,0	1,1	1,1	21,3	89
15,9	11,4	2,6	0,5	0,5	14,7	92
13,7	10,6	3,0	0,4	0,4	14,2	>100
13,3	12,5	3,8	0,0	0,0	16,4	>100
9,3	10,3	3,0	0,2	0,2	13,6	>100

El. acides éch		CEC effec.
Al	Mn	
mé / 100g		
		21,8
		14,9
		14,4
0,0	0,1	16,3
0,0	0,0	13,6

Profil : BANI

Horizon de surface (0-10 cm)
sol<2mm

Analyse triacide													
Perte feu	Qz&ins	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	CaO	MgO	K ₂ O	Na ₂ O	MnO	P ₂ O ₅	TiO ₂	Σ	Ki = Si/Al ₂
%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	
10,7	49,1	17,1	9,2	8,9	0,7	0,6	0,5	0,0	0,2	0,1	1,2	98,2	3,18

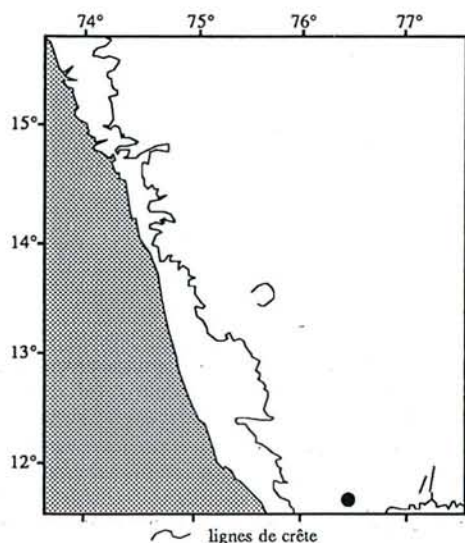
BANK

Localisation

lat : 11° 43' 20" N long : 76° 26' 5" E alt : 830 m

Localité : Mulehole (réserve de Bandipur)

Accès : route de Sultan's battery à Gundlupet, à 24 km de Sultan's Battery.



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Shimoga

Pluies de mousson (été) et de convection (automne)

Pluviosité annuelle moyenne : 1150 mm/an

Saison sèche édaphique : 6 - 8 mois

Régime thermique : Hassan-Belgaum

Rafraîchissement estival modéré, amplitude annuelle élevée

Température atm. : m = 24,0°C Δ = 5,3°C

Température du sol : m = 22,6°C Δ = 3,8°C

Végétation : forêt décidue sèche (à savane)

(fortement anthropisée par le passage fréquent du feu et par quelques coupes)

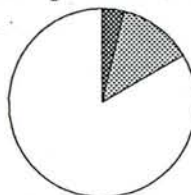
type *Anogeissus latifolia* - *Tectona grandis* - *Terminalia alata*

faciès à strate inférieure herbacée

Période défoliée :

mi janvier - fin mars

Comportement écologique des espèces



Sempervirent ripicole
 Sempervirent sciaphile
 Sempervirent mésophile } et non
 Sempervirent héliophile } ripicole
 Décidu

Hauteur 21 m
 Surface terrière 16 m²/ha

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

D	<i>Anogeissus latifolia</i>	4	4	-	D	<i>Lagerstræmia parviflora</i>	-	4	-
D	<i>Dalbergia latifolia</i>	4	-	-	Sh	<i>Holarrhena antidysenterica</i>	-	2	-
D	<i>Grewia tiliifolia</i>	4	-	-	D	<i>Radermachera xylocarpa</i>	-	2	-
D	<i>Tectona grandis</i>	4	-	-	D	<i>Schrebera swietinioides</i>	-	2	-
D	<i>Terminalia alata</i>	4	-	-	D	<i>Bombax ceiba</i>	-	1	-
D	<i>Terminalia paniculata</i>	4	-	-	D	<i>Haldina cordifolia</i>	-	1	-
Sm	<i>Syzygium cumini</i>	2	-	-	Sh	<i>Cymbopogon sp.</i>	(herbe)	-	4
D	<i>Bauhinia racemosa</i>	1	-	-	Sh	<i>Grewia abutilifolia</i>	(buisson)	-	4
D	<i>Hymenodictyon excelsum</i>	1	-	-	Sh	<i>Zizyphus xylopyrus</i>	-	-	2
D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	1	-	-	D	<i>Cassia fistula</i>	-	-	1
D	<i>Emblica officinalis</i>	-	4	-	D	<i>Schleichera oleosa</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Unité géomorphologique : Transition humide/semi-aride, zone fortement rajeunie à relief convexo-concave bien développé.

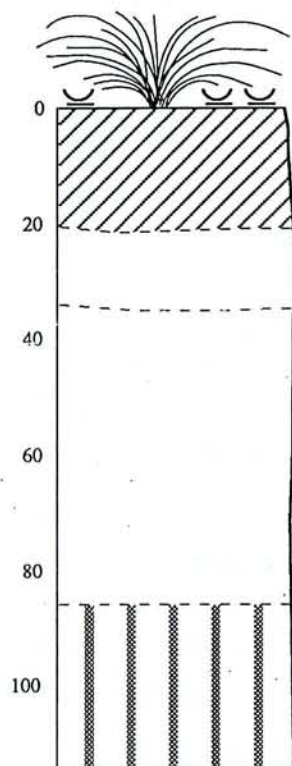
Roche mère : Gneiss.

Situation topographique : Milieu d'un col.

Pente : 3 % **Exposition :** ONO

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol intergrade ferrallitique-fersiallitique, colluvial.

Blocs rocheux en surface : —



O1 Litière de feuilles clairsemée entre les touffes du *Cymbopogon* (graminée cespiteuse) en mars-avril à presque nulle en octobre. Feuilles entières et débris foliaires de fragmentation (sans matière organique fine) faiblement collés entre eux et au sol par de nombreux placages de termites. Très peu ou pas de décoloration par les pourritures blanches. Très peu ou pas de turricules de vers de terre en surface. Présence occasionnelle de déjections de diplopodes. Bois mort au sol très peu abondant (ramassage ?), partiellement envahi par les champignons et assez fréquemment rempli de sol (par les termites champignonnistes). Certains bois comme le teck ne sont attaqués que superficiellement par les termites et deviennent très durs en séchant.

A1 De 0 à 20 cm. Noir (7,5YR 2/1) humide. Humifère. Pas d'éléments grossiers. Faible structure polyédrique subanguleuse fine. Limon sablo-argileux. Racines fines très abondantes.

AB De 20 à 34 cm. Brun très foncé (7,5YR 2/3) humide. Peu humifère. Structure massive. Limon sablo-argileux. Racines fines abondantes.

B De 34 à 85 cm. Brun rougeâtre foncé (5YR 3/4) humide. Non organique. Pas d'éléments grossiers. Structure massive. Argile sableuse. Racines fines peu abondantes.

B De 85 à 115 cm et plus. Rouge sombre (2,5YR 3/6) humide. Non organique. Pas d'éléments grossiers. Structure massive. Argile. Peu ou pas de racines fines.

Profond. du prélève cm
0 - 20
20 - 34
34 - 85
85 - 115

Refus tamis %	Granulométrie						Dens. app. tf g/cm ³
	SG %	SF %	LG %	LF %	A %		
0,0	23,9	28,3	7,3	10,1	30,5		1,41
0,0	23,6	28,1	6,5	8,3	33,4		1,46
0,0	20,9	24,8	5,9	6,9	41,5		1,39
0,0	20,4	21,8	4,7	6,9	46,1		1,26

pH		
eau	KCl	ΔpH
6,20	5,21	0,99
6,16	5,03	1,13
6,11	4,73	1,38
6,13	5,02	1,11

Matière organique		
C %	N %	C/N
3,10	0,17	18,2
1,38	0,10	13,8
0,71	0,06	11,6
0,59	0,05	10,8

(suite)

CEC pH7	Bases échangeables					S/T pH7 %
	Ca	Mg	K	Na	S	
	mé / 100g					
20,2	16,0	2,7	0,4	0,0	19,1	95
13,4	9,0	2,5	0,2	0,0	11,7	87
11,4	6,0	2,6	0,1	0,3	9,0	79
11,3	6,0	2,6	0,7	0,4	9,7	87

El. acides éch.		CEC effec.
Al	Mn	
		mé / 100g
		19,1
		11,7
0,0	0,2	9,2
		9,7

Profil : BANK

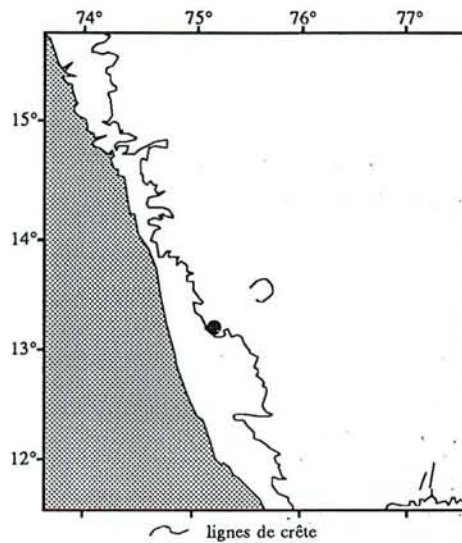
BHA

Localisation

lat : 13° 12' 25" N long : 75° 10' 40" E alt : 990 m

Village : Bhagavati

Accès : route de Karkal à Malleshwaram. Piste à droite 10 km avant Malleshwaram, vers la crête des Ghâts (2,7 km de montée).



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 6900 mm/an

Saison sèche édaphique : 0 mois

Régime thermique : Mangalore

Fort rafraîchissant estival ; moy. mens. inf. à celle d'hiver

Température atm. : m = 21,9°C Δ = 4,1°C

Température du sol : m = 20,3°C Δ = 2,7°C

Végétation : forêt sempervirente de moyenne altitude (à Pœciloneuron)

(faiblement dégradée par l'homme)

type *Mesua ferrea* - *Palaquium ellipticum*

faciès à Pœciloneuron indicum grégaire

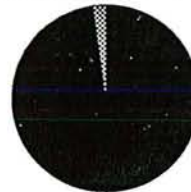
Importance des Lauraceae ≈ 5%

Importance de *P. indicum* ≈ 70%

Hauteur 35 m

Surface terrière 49 m²/ha

Comportement écologique des espèces



- Sempervirent ripicole
 - Sempervirent sciaphile
 - ▨ Sempervirent mésophile
 - ▩ Sempervirent héliophile
 - Décidu
- } et non ripicole

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Pœciloneuron indicum</i>	4	4	4	Sm	<i>Antidesma menasu</i>	-	1	-
Ss	<i>Hopea parviflora</i>	4	-	4	Ss	<i>Artocarpus hirsutus</i>	-	1	-
Ss	<i>Cinnamomum verum</i>	1	-	-	Ss	<i>Diospyros saldanhae</i>	-	1	-
Ss	<i>Euonymus sp</i>	-	4	-	Ss	<i>Actinodaphne malabarica</i>	-	-	4
Ss	<i>Meiogyne pannosa</i>	-	4	-	Ss	<i>Litsea sp</i>	-	-	4
Ss	<i>Psychotria nigra</i>	-	4	-	Ss	<i>Psychotria sp</i>	-	-	4
Ss	<i>Psychotria truncata</i>	-	4	-	Ss	<i>Litsea floribunda</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

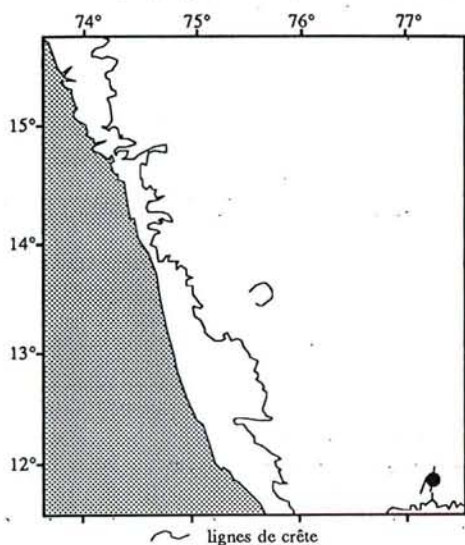
BREV

Localisation

lat : 11° 54' 40" N long : 77° 11' 15" E alt : 1410 m

Localité : Biligirirangan - Gundal valley

Accès : route de Punjur à Bedguli. Piste à suivre avec un forestier de Bedguli.



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Biligiri Rangan

Pluies de mousson (été) et de dépressions (automne)

Pluviosité annuelle moyenne : 1600 mm/an

Saison sèche édaphique : 3 - 3,5 mois

Régime thermique : Ooty

Frais. Rafraîchissement estival modéré

Température atm. : m = 20,0°C Δ = 4,4°C

Température du sol : m = 18,4°C Δ = 4,0°C

Végétation : forêt sempervirente de moyenne altitude

(faiblement dégradée par l'homme)

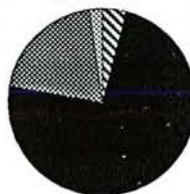
type *Mesua ferrea* - *Palaquium ellipticum*

Importance des Lauraceae ≈ 25%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 41 m

Surface terrière 61 m²/ha



Sempervirent ripicole
 Sempervirent sciaphile
 Sempervirent mésophile } et non
 Sempervirent héliophile } ripicole
 Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Neolitsea zeylanica</i>	4	1	1	Ss	<i>Cryptocarya neilgherrensis</i>	-	1	1
Ss	<i>Myristica dactyloides</i>	4	-	1	Ss	<i>Aglaia jainii</i>	-	1	-
Ss	<i>Palaquium ellipticum</i>	4	-	1	Ss	<i>Beilschmiedia wightii</i>	-	1	-
Sm	<i>Dimocarpus longan</i>	2	-	1	Ss	<i>Meiogyne pannosa</i>	-	-	4
Sr	<i>Elæocarpus tuberculatus</i>	2	-	-	Sm	<i>Neopeltandra longipes</i>	-	-	4
Ss	<i>Epiprinus mallotiformis</i>	2	-	-	Ss	<i>Syzygium hemisphericum</i>	-	-	4
Sm	<i>Alseodaphne semecarpifolia</i>	1	1	1	Ss	<i>Ardisia pauciflora</i>	-	-	1
Ss	<i>Mesua ferrea</i>	1	-	4	Ss	<i>Ficus nervosa</i>	-	-	1
Ss	<i>Phæbe paniculata</i>	1	-	1	Ss	<i>Litsea floribunda</i>	-	-	1
Ss	<i>Diospyros sylvatica</i>	1	-	-	Sh	<i>Mallotus philippensis</i>	-	-	1
Sm	<i>Persea macrantha</i>	1	-	-	Sm	<i>Mangifera indica</i>	-	-	1
Ss	<i>Isonandra lanceolata</i>	-	1	4	Ss	<i>Olea glandulifera</i>	-	-	1
Sm	<i>Artocarpus heterophyllus</i>	-	1	1	Ss	<i>Syzygium densiflorum</i>	-	-	1
Ss	<i>Casearia ovata</i>	-	1	1	Sh	<i>Villebrunea integrifolia</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Analyse triacide													
Perte feu	Qz&ins	SiO2	Al2O3	Fe2O3	CaO	MgO	K2O	Na2O	MnO	P2O5	TiO2	Σ	Ki =
%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	Si/Al2
22.4	40.2	13.6	11.5	8.5	0.9	0.4	0.4	0.1	0.2	0.3	1.1	99.6	2.1

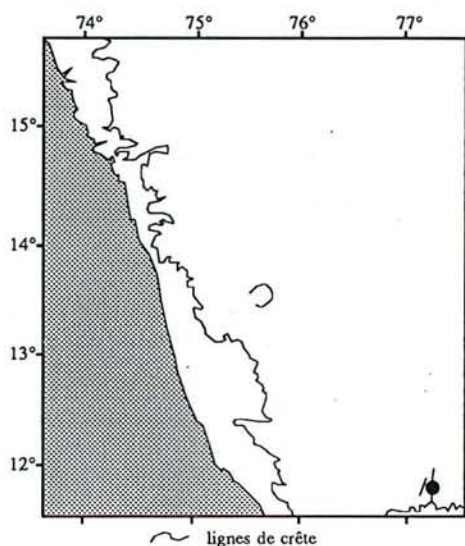
BRSH

Localisation

lat : 11° 51' 25" N long : 77° 11' 10" E alt : 1750 m

Localité : Biligirirangan - Kattari betta

Accès : route de Punjur à Bedguli. Piste, puis chemin à suivre avec un forestier de Bedguli.



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Biligiri Rangan

Pluies de mousson (été) et de dépressions (automne)

Pluviosité annuelle moyenne : 1600 mm/an

Saison sèche édaphique : 3 - 3,5 mois

Régime thermique : Ooty

Frais. Ra fraîchissement estival modéré

Température atm. : m = 17,7°C Δ = 4,4°C

Température du sol : m = 16,9°C Δ = 3,8°C

Végétation : forêt sempervirente de haute altitude

(faiblement dégradée par l'homme ; bas-étage densément colonisé par Nilgiranthus sp.)

type "shola" à Lauraceae

Importance des Lauraceae ≈ 70%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 12 m
Surface terrière 53 m²/ha



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

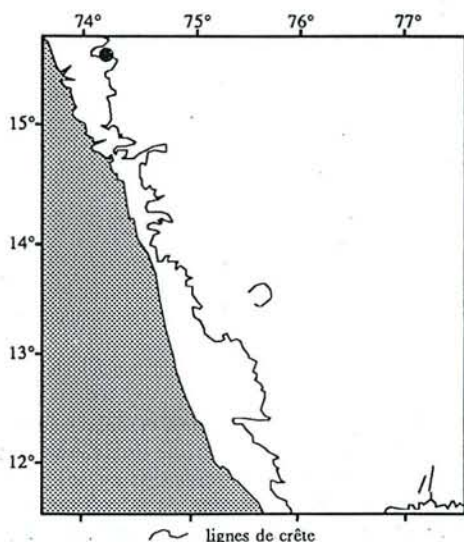
Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Litsea floribunda</i>	4	4	4	Sm	<i>Xantolis tomentosa</i>	1	1	-
Ss	<i>Cinnamomum sulphuratum</i>	4	4	2	Sh	<i>Daphniphyllum neilgherense</i>	1	-	1
Sm	<i>Meliosma simplicifolia</i>	4	4	1	Ss	<i>Actinodaphne lawsonii</i>	1	-	-
Ss	<i>Neolitsea zeylanica</i>	4	4	-	Sh	<i>Mæsa indica</i>	(buisson)	1	-
Ss	<i>Actinodaphne malabarica</i>	1	4	-	Ss	<i>Psychotria elongata</i>	-	2	2
Ss	<i>Cryptocarya neilgherrensis</i>	1	2	4	Ss	<i>Elæocarpus serratus</i>	-	2	-
Ss	<i>Casearia ovata</i>	1	1	4	Ss	<i>Syzygium densiflorum</i>	-	1	1
Ss	<i>Symplocos foliosa</i>	1	1	2	Sh	<i>Mallotus tetracoccus</i>	-	1	-
Ss	<i>Eurya japonica</i>	1	1	1	Sm	<i>Nilgiranthus sp.</i>	-	-	4
Sh	<i>Rapæna wightiana</i>	1	1	1	Sm	<i>Persea macrantha</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Horizon de surface (0-10 cm)	Analyse triacide													
	Perte feu	Qz&ins	SiO2	Al2O3	Fe2O3	CaO	MgO	K2O	Na2O	MnO	P2O5	TiO2	Σ	Ki =
	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	Si/Al2
sol<2mm	37.1	22.4	16.10	10.7	7.5	1.4	1.0	0.6	0.1	0.2	0.4	0.9	99.3	2.69

KAN



Localisation

lat : 15° 41' 35" N long : 74° 11' 55" E alt : 715 m

Village : Kankumbi

Accès : route de Kankumbi à Panaji, à 2,6 km de Kankumbi.

Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 5500 mm/an

Saison sèche édaphique : 6 - 6,5 mois

Régime thermique : Goa

Fort rafraîchissant estival ; moy. mens. sup. à celle d'hiver

Température atm. : m = 23,0°C Δ = 4,6°C

Température du sol : m = 21,4°C Δ = 4,6°C

Végétation : forêt sempervirente de moyenne altitude

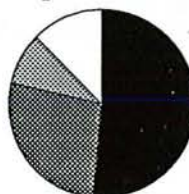
(moyennement dégradée par l'homme)

type *Memecylon umbellatum* - *Syzygium cumini* - *Actinodaphne angustifolia*

Importance des Lauraceae ≈ 5%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 15 m
Surface terrière 33 m²/ha



Sempervirent ripicole
 Sempervirent sciaphile
 Sempervirent mésophile } et non
 Sempervirent héliophile } ripicole
 Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Memecylon umbellatum</i>	4	4	-	Sh	<i>Archidendron monadelphum</i>	-	-	4
Ss	<i>Symplocos cochinchinensis</i>	4	-	-	Ss	<i>Casearia ovata</i>	-	-	4
Sm	<i>Syzygium cumini</i>	4	-	-	Ss	<i>Cinnamomum sulphuratum</i>	-	-	4
D	<i>Terminalia bellirica</i>	4	-	-	Sh	<i>Leea indica</i>	-	-	4
Ss	<i>Holigarna beddomei</i>	2	-	-	Ss	<i>Eugenia macrosepala</i>	-	-	2
D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	2	-	-	Sm	<i>Mangifera indica</i>	-	-	2
Sm	<i>Carallia brachiata</i>	1	-	-	Ss	<i>Aphanamixis polystachya</i>	-	-	1
Sh	<i>Celtis philippensis</i>	1	-	-	Ss	<i>Beilschmiedia wightii</i>	-	-	1
D	<i>Terminalia alata</i>	1	-	-	Ss	<i>Clausena indica</i>	-	-	1
Ss	<i>Diospyros angustifolia</i>	-	4	4	Ss	<i>Glycosmis mauritiana</i>	-	-	1
Sm	<i>Dimocarpus longan</i>	-	4	2	Ss	<i>Litsea sp.</i>	-	-	1
Sm	<i>Olea dioica</i>	-	4	-	Ss	<i>Murraya kænigi</i>	-	-	1
Ss	<i>Diospyros candolleana</i>	-	2	-	Ss	<i>Nothopegia racemosa</i>	-	-	1
Sm	<i>Xantolis tomentosa</i>	-	1	2	Ss	<i>Syzygium zeylanicum</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Unité géomorphologique : Revers des ghâts, zone partiellement disséquée.

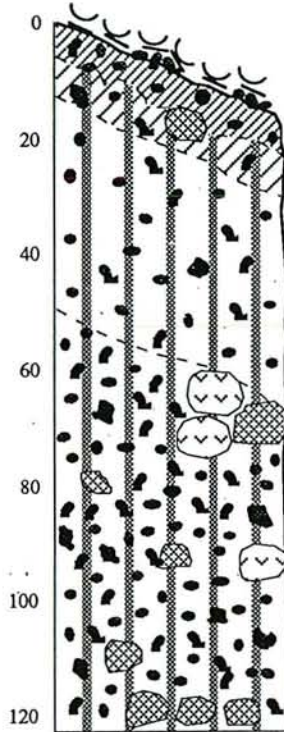
Roche mère : Basalte.

Situation topographique : Partie inférieure d'une pente concave raide (éboulis de cuirasse en cours de démantèlement), à 2 km de la crête des Ghâts.

Pente : 40 % Exposition : OSO

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol ferrallitique faiblement désaturé, remanié.

Blocs rocheux en surface : Assez nombreux, cuirasse, taille 25-200 cm.



O1 Litière de feuilles très abondante en mars-avril à moyennement abondante en octobre. Feuilles entières et débris foliaires de fragmentation (avec peu de matière organique fine) fortement collés entre eux et au sol par de nombreux turricules de vers de terre finement moulés ainsi que par des placages de termites et par quelques hyphes mycéliens. Quelques traces de décoloration par les pourritures blanches. Présence occasionnelle de déjections de diplopodes. Bois mort au sol, partiellement envahi par les champignons et très fréquemment rempli de sol (par les termites champignonnistes).

A1 De 0 à 6 cm. Brun rougeâtre foncé (5YR 3/4) humide. Très humifère et contenant des débris fins de litière. 50 % de cailloux et graviers (cuirasse), formant à la surface un tapis assez lâche. Structure polyédrique subanguleuse de taille moyenne, contenant une sous structure polyédrique anguleuse fine. Argile. Racines fines extrêmement abondantes.

AB De 6 à 13 cm. Rouge jaunâtre sombre (5YR 3/6) humide. Humifère. 30 % de cailloux et graviers (cuirasse). Faible structure polyédrique subanguleuse de taille moyenne, contenant une sous structure polyédrique anguleuse très fine. Argile. Racines fines très abondantes.

B De 13 à 49 cm. Rouge jaunâtre sombre (5YR 3/6) humide. Peu humifère. 20 % de graviers (cuirasse). Faible structure polyédrique anguleuse fine. Argile. Racines fines abondantes.

B De 49 à 112 cm et plus. Rouge sombre (2,5YR 3/6) humide. Peu humifère. 70 % de cailloux et graviers (cuirasse principalement et basalte fortement altéré). Faible structure polyédrique anguleuse fine. Argile. Racines fines peu abondantes.

Profond. du prélèvt cm	Refus tamis %	Granulométrie					Dens. app. tf g/cm3	pH			Matière organique		
		SG %	SF %	LG %	LF %	A %		eau	KCl	ΔpH	C %	N %	C/N
0 - 6	56,4	10,0	6,9	4,4	32,1	46,5	0,76	6,01	5,36	0,65	6,35	0,45	14,1
6 - 13	33,2	9,1	10,8	5,3	23,6	51,3	0,89	6,08	4,91	1,17	3,68	0,28	13,1
13 - 49	22,5	6,4	18,0	9,3	24,6	41,7	1,00	5,78	4,85	0,93	2,07	0,17	12,2
49 - 112	62,6	9,1	6,4	4,7	21,6	58,2	0,98	5,75	5,07	0,68	1,23	0,10	12,3

(suite)

CEC pH7	Bases échangeables					S/T pH7 %
	Ca	Mg	K	Na	S	
	mé / 100g					
20,7	15,5	2,3	0,5	0,4	18,7	90
15,1	8,0	1,3	0,4	0,0	9,6	64
17,5	5,0	1,1	0,1	0,0	6,2	35
8,8	4,5	1,2	0,1	0,0	5,8	66

El. acides éch		CEC effec.
Al	Mn	
mé / 100g		
		18,7
0,0	0,3	9,9
0,0	0,2	6,4
		5,8

Profil : KAN

Horizon de surface (0-10 cm)	Analyse triacide												Σ %	Ki = Si/Al2
	Perte feu %	Qz&ins %	SiO2 %	Al2O3 %	Fe2O3 %	CaO %	MgO %	K2O %	Na2O %	MnO %	P2O5 %	TiO2 %		
sol<2mm	20,1	10,3	21,0	20,0	21,0	0,5	1,0	0,7	0,1	0,3	0,3	4,0	99,2	1,79

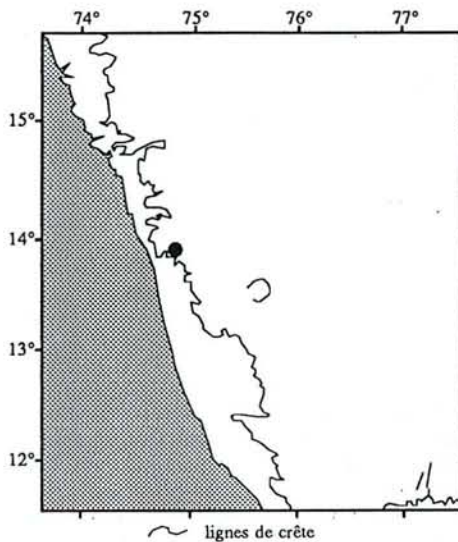
KOEV

Localisation

lat : 13° 53' 25" N long : 74° 50' 55" E alt : 630 m

Localité : Kodachadri

Accès : route de Kollur à Hosanagara. Piste à droite vers le temple de Kodachadri à la crête des Ghâts (2,6 km à parcourir).



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 5100 mm/an

Saison sèche édaphique : 4 - 4,5 mois

Régime thermique : Agumbe

Fort rafraîchissement estival et hivernal (effet de crête)

Température atm. : m = 23,7°C Δ = 4,1°C

Température du sol : m = 21,9°C Δ = 3,2°C

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

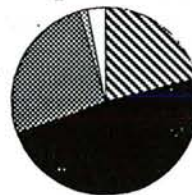
(moyennement dégradée par l'homme)

type *Dipterocarpus indicus* - *Diospyros candolleana* - *Diospyros oocarpa*

Importance des Lauraceae ≈ 25%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 39 m
Surface terrière 38 m²/ha



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Sr	<i>Lophopetalum wightianum</i>	4	4	1	Ss	<i>Garcinia morella</i>	-	1	-
Sm	<i>Persea macrantha</i>	4	4	-	Sh	<i>Mallotus philippensis</i>	-	1	-
Sr	<i>Elæocarpus tuberculatus</i>	4	-	-	D	<i>Sterculia guttata</i>	-	1	-
Sr	<i>Bischofia javanica</i>	1	-	-	Ss	<i>Calamus gamblei</i>	(liane)	-	4
Ss	<i>Holigarna beddomei</i>	1	-	-	Ss	<i>Dichapetalum gelonioides</i>	-	-	4
D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	1	-	-	Ss	<i>Pandanus sp</i>	-	-	4
Sm	<i>Dimocarpus longan</i>	-	4	4	Ss	<i>Psychotria truncata</i>	-	-	4
Ss	<i>Litsea floribunda</i>	-	4	4	Ss	<i>Diospyros candolleana</i>	-	-	2
Ss	<i>Knema attenuata</i>	-	4	2	Ss	<i>Ixora nigricans</i>	-	-	2
Sm	<i>Olea dioica</i>	-	4	-	Ss	<i>Aglaia barberi</i>	-	-	1
Ss	<i>Actinodaphne malabarica</i>	-	2	-	Ss	<i>Diospyros saldanhae</i>	-	-	1
Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>	-	1	1	Ss	<i>Ixora notoniana</i>	-	-	1
Ss	<i>Artocarpus hirsutus</i>	-	1	-	Ss	<i>Litsea sp</i>	-	-	1
Ss	<i>Diospyros paniculata</i>	-	1	-	Ss	<i>Syzygium zeylanicum</i>	-	-	1
Ss	<i>Elæocarpus serratus</i>	-	1	-					

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Analyse triacide													
Perte feu	Qz&ins	SiO2	Al2O3	Fe2O3	CaO	MgO	K2O	Na2O	MnO	P2O5	TiO2	Σ	Ki = Si/Al2
%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	
21,0	20,9	23,1	14,9	13,8	1,1	1,7	0,6	0,1	0,3	0,2	1,2	99,0	2,64

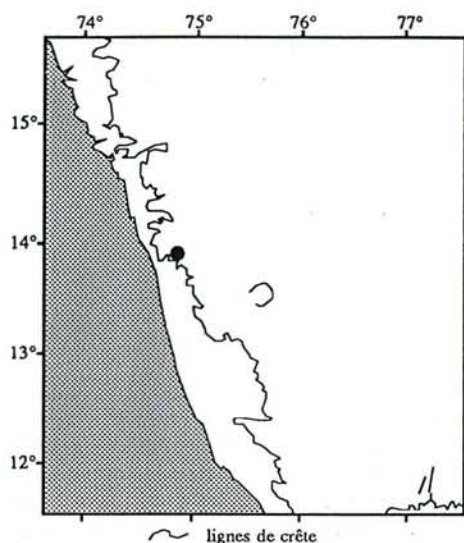
KOSH

Localisation

lat : 13° 53' 5" N long : 74° 51' 20" E alt : 610 m

Localité : Kodachadri

Accès : route de Kollur à Hosanagara. Piste à droite vers le temple de Kodachadri à la crête des Ghâts (1,6 km à parcourir).



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 5100 mm/an

Saison sèche édaphique : 4 - 4,5 mois

Régime thermique : Agumbe

Fort rafraîchissement estival et hivernal (effet de crête)

Température atm. : m = 23,8°C Δ = 4,1°C

Température du sol : m = 22,3°C Δ = 3,3°C

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

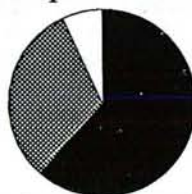
(îlot forestier entouré par de la savane et moyennement dégradé par l'homme ; absence de régénération)

type *Dipterocarpus indicus* - *Diospyros candolleana* - *Diospyros oocarpa*

Importance des Lauraceae ≈ 20%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 22 m
Surface terrière 33 m²/ha



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

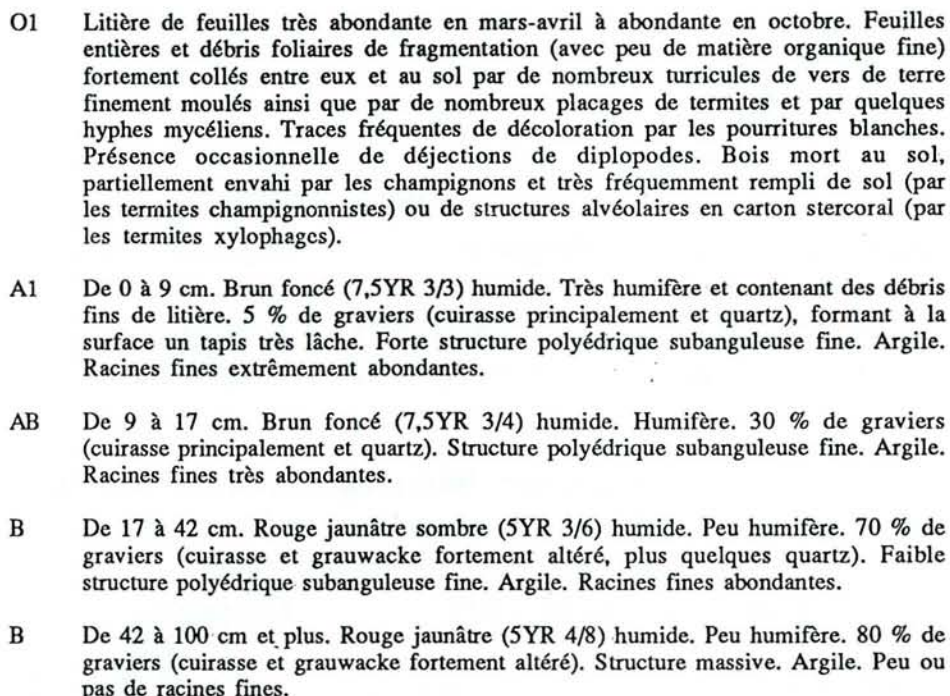
Ss	<i>Actinodaphne malabarica</i>	4	4	-	Ss	<i>Cryptocarya bourdillonii</i>	-	1	1
Ss	<i>Holigarna beddomei</i>	4	4	-	Ss	<i>Beilschmiedia wightii</i>	-	1	-
Sm	<i>Dimocarpus longan</i>	4	-	4	Ss	<i>Euonymus sp</i>	-	1	-
Sm	<i>Carallia brachiata</i>	4	-	-	Ss	<i>Garcinia morella</i>	-	1	-
D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	4	-	-	Ss	<i>Knema attenuata</i>	-	1	-
Sm	<i>Mimusops elengi</i>	4	-	-	Ss	<i>Litsea sp</i>	-	1	-
Sm	<i>Prunus ceylanica</i>	4	-	-	Ss	<i>Symplocos cochinchinensis</i>	-	1	-
D	<i>Sterculia guttata</i>	1	-	-	Ss	<i>Syzygium gardneri</i>	-	1	-
Ss	<i>Memecylon malabaricum</i>	-	4	4	Ss	<i>Calamus gamblei</i>	(liane)	-	3
Ss	<i>Litsea floribunda</i>	-	4	-	Ss	<i>Aglaia indica</i>	-	-	2
Ss	<i>Diospyros candolleana</i>	-	2	4	Ss	<i>Dichapetalum gelonioides</i>	-	-	2
Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>	-	2	1	Ss	<i>Ixora nigricans</i>	-	-	2
Ss	<i>Elæocarpus serratus</i>	-	2	-	Ss	<i>Psychotria truncata</i>	-	-	2
Sm	<i>Holigarna arnottiana</i>	-	2	-	Ss	<i>Diospyros saldanhae</i>	-	-	1
Sm	<i>Mangifera indica</i>	-	2	-	Ss	<i>Hopea ponga</i>	-	-	1
Sm	<i>Olea dioica</i>	-	2	-	Ss	<i>Nothopogia racemosa</i>	-	-	1
Ss	<i>Eugenia macrosepala</i>	-	1	2	Sm	<i>Persea macrantha</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Roche mère : Grauwacke.

Pente : 7 % Exposition : S

Blocs rocheux en surface : —



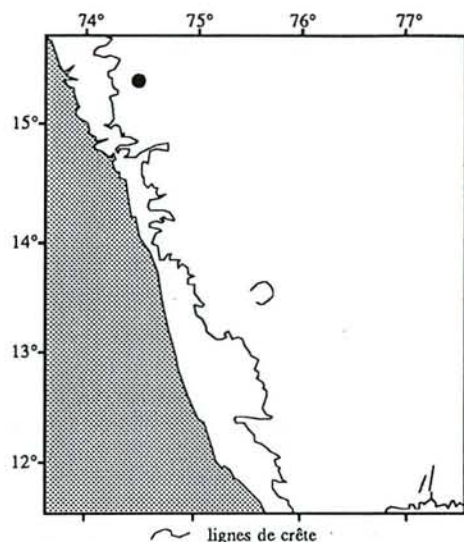
(suite)

El. acides éch.	CEC
Al Mn	effec.
mé / 100g	
	15,5
	9,3
	7,2
	4,8

Profil : KOSH

Horizon de surface (0-10 cm)	Analyse triacide													
	Perte feu	Qz&ins	SiO2	Al2O3	Fe2O3	CaO	MgO	K2O	Na2O	MnO	P2O5	TiO2	Σ	Ki =
	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	Si/Al2
sol<2mm	21.8	21.6	20.7	16.3	14.5	0.7	0.9	0.7	0.1	0.4	0.2	1.4	99.3	2.16

LON



Localisation

lat : 15° 26' 45" N long : 74° 27' 20" E alt : 660 m

Village : Akrali

Accès : route de Londa à Panaji. Piste à droite à 7 km de Londa vers Akrali (900 m). Chemin sur la gauche menant à la forêt (environ 700 m à parcourir).

Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 3000 mm/an

Saison sèche édaphique : 6 - 6,5 mois

Régime thermique : Hassan-Belgaum

Rafraîchissement estival modéré, amplitude annuelle élevée

Température atm. : m = 24,2°C Δ = 4,9°C

Température du sol : m = 22,3°C Δ = 4,4°C

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

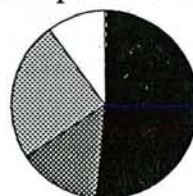
(fortement dégradée par l'homme : étage dominant très ouvert)

type *Diospyros* spp. - *Dysoxylum malabaricum* - *Persea macrantha*

Importance des Lauraceae ≈ 20%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 30 m
Surface terrière 24 m²/ha



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

} et non
ripicole

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Flacourtia montana</i>	4	4	2	Ss	<i>Casearia ovata</i>	-	-	4
Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>	4	4	-	Sh	<i>Leea indica</i>	-	-	4
Ss	<i>Beilschmiedia wightii</i>	4	-	-	Sh	<i>Mallotus philippensis</i>	-	-	4
D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	4	-	-	Sh	<i>Nothapodytes foetida</i>	-	-	4
Sh	<i>Macaranga peltata</i>	2	2	4	Sm	<i>Olea dioica</i>	-	-	4
Sm	<i>Persea macrantha</i>	2	-	-	Sm	<i>Syzygium cumini</i>	-	-	4
Ss	<i>Nothopegia racemosa</i>	-	4	2	D	<i>Zizyphus rugosa</i>	-	-	4
Ss	<i>Holigarna beddomei</i>	-	4	-	Sh	<i>Catunaregam torulosa</i>	-	-	2
Sm	<i>Mangifera indica</i>	-	4	-	Sm	<i>Diospyros montana</i>	-	-	2
Ss	<i>Actinodaphne lawsonii</i>	-	2	-	Ss	<i>Memecylon talbotianum</i>	-	-	2
Ss	<i>Diospyros candolleana</i>	-	2	-	Sh	<i>Meyna laxiflora</i>	-	-	2
Ss	<i>Garcinia morella</i>	-	2	-	D	<i>Tabernaemontana heyneana</i>	-	-	2
Sh	<i>Litsea deccanensis</i>	-	2	-	Ss	<i>Dysoxylum malabaricum</i>	-	-	1
Ss	<i>Aglaia</i> sp.	-	1	-	Sr	<i>Ficus hispida</i>	-	-	1
Sh	<i>Toona ciliata</i>	-	1	-	D	<i>Grewia tiliifolia</i>	-	-	1
Sh	<i>Allophylus serratus</i>	-	-	4	Ss	<i>Syzygium gardneri</i>	-	-	1
Ss	<i>Canthium dicoccum</i>	-	-	4	Sm	<i>Xantolis tomentosa</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Analyse triacide													
Perte feu	Qz&ins	SiO2	Al2O3	Fe2O3	CaO	MgO	K2O	Na2O	MnO	P2O5	TiO2	Σ	Ki =
%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	Si/Al2
18.8	20.6	26.7	18.9	10.8	0.6	0.7	0.7	0.1	0.3	0.2	1.3	99.6	2.40

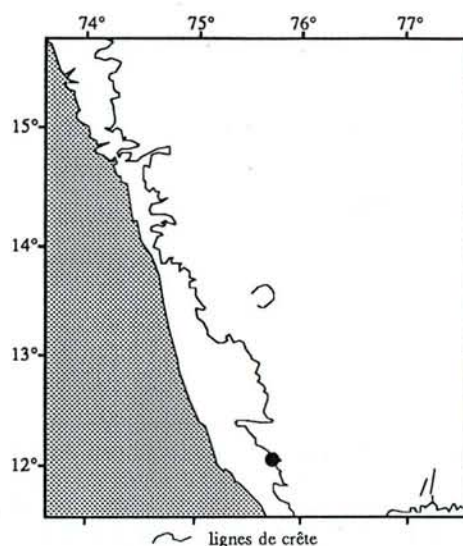
MAK

Localisation

lat : 12° 5' 50" N long : 75° 45' 30" E alt : 250 m

Village : Makut

Accès : route de Virajpet à Makut, 5 km avant Makut.



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 5200 mm/an

Saison sèche édaphique : 3 - 3,5 mois

Régime thermique : Mangalore

Fort rafraîchissement estival ; moy. mens. inf. à celle d'hiver

Température atm. : m = 26,1°C Δ = 4,1°C

Température du sol : m = 23,9°C Δ = 2,9°C

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

(moyennement dégradée par l'homme; quelques gros chablis)

type *Dipterocarpus indicus* - *Kingiodendron pinnatum* - *Humboldtia brunonis*

Importance des Lauraceae ≈ 10%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 33 m
Surface terrière 33 m²/ha

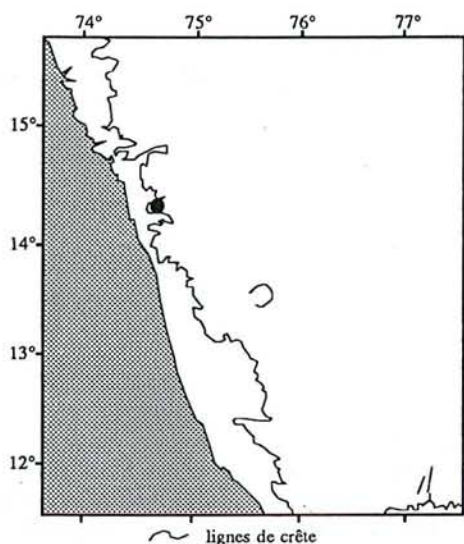


☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Drypetes elata</i>	4	4	-	Ss	<i>Syzygium densiflorum</i>	-	2	-
Ss	<i>Kingiodendron pinnatum</i>	4	4	-	Ss	<i>Cryptocarya bourdillonii</i>	-	1	-
Ss	<i>Calophyllum polyanthum</i>	4	-	-	Ss	<i>Diospyros sylvatica</i>	-	1	-
Ss	<i>Dipterocarpus indicus</i>	4	-	-	Sh	<i>Ficus drupacea</i>	-	1	-
Ss	<i>Ficus nervosa</i>	4	-	-	Ss	<i>Garcinia gummi-gutta</i>	-	1	-
Ss	<i>Dysoxylum malabaricum</i>	2	2	-	Ss	<i>Hydnocarpus alpina</i>	-	1	-
Ss	<i>Hopea parviflora</i>	1	1	-	Ss	<i>Knema attenuata</i>	-	1	-
Ss	<i>Antiaris toxicaria</i>	1	-	-	Sm	<i>Mangifera indica</i>	-	1	-
Ss	<i>Chukrasia tabularis</i>	1	-	-	Ss	<i>Myristica dactyloides</i>	-	1	-
Ss	<i>Holigarna grahamii</i>	1	-	-	Sm	<i>Olea dioica</i>	-	1	-
Ss	<i>Homalium zeylanicum</i>	1	-	-	Ss	<i>Artocarpus hirsutus</i>	-	-	1
Ss	<i>Leptonychia moacurroides</i>	1	-	-	Ss	<i>Atalantia wightii</i>	-	-	1
Ss	<i>Cinnamomum heyneanum</i>	-	4	2	Ss	<i>Diospyros assimilis</i>	-	-	1
Ss	<i>Memecylon malabaricum</i>	-	4	-	Ss	<i>Litsea floribunda</i>	-	-	1
Ss	<i>Reinwardtiadendron anaimalaiense</i> ..	-	4	-	Ss	<i>Meiogyne ramarowii</i>	-	-	1
Ss	<i>Aglaiia sp.</i>	-	2	1	Ss	<i>Mesua ferrea</i>	-	-	1
Ss	<i>Aglaiia lawii</i>	-	2	-	Ss	<i>Nothopegia travancoria</i>	-	-	1
Sm	<i>Canarium strictum</i>	-	2	-	Ss	<i>Psychotria sp.</i>	-	-	1
Sm	<i>Polyalthia fragrans</i>	-	2	-	Sh	<i>Pterygota alata</i>	-	-	1

NIR



Localisation

lat : 14° 20' 40" N long : 74° 37' 55" E alt : 420 m

Village : Niragod

Accès : route de Siddapur à Kumta. Piste sur la gauche à 22,5 km de Siddapur, vers Niragod (9,5 km à parcourir).

Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 4600 mm/an

Saison sèche édaphique : 4 - 4,5 mois

Régime thermique : Mangalore

Fort rafraîchissant estival ; moy. mens. inf. à celle d'hiver

Température atm. : m = 25,1°C Δ = 4,1°C

Température du sol : m = 22,8°C Δ = 2,8°C

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

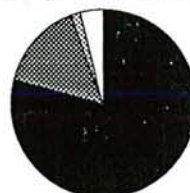
(moyennement dégradée par l'homme)

type *Persea macrantha* - *Diospyros* spp. - *Holigarna* spp.

Importance des Lauraceae ≈ 10%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 34 m
Surface terrière 45 m²/ha



Sempervirent ripicole
 Sempervirent sciaphile
 Sempervirent mésophile
 Sempervirent héliophile
 Décidu

et non
ripicole

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Diospyros sylvatica</i>	4	4	2	Ss	<i>Calophyllum polyanthum</i>	-	1	1
Ss	<i>Knema attenuata</i>	4	4	2	Sh	<i>Eugenia thwaitesii</i>	-	1	-
Ss	<i>Hopea ponga</i>	2	2	2	Ss	<i>Flacourtia montana</i>	-	1	-
Sm	<i>Persea macrantha</i>	2	2	-	Sm	<i>Syzygium cumini</i>	-	1	-
Ss	<i>Cassine glauca</i>	1	-	-	Ss	<i>Ixora nigricans</i>	-	-	4
D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	1	-	-	Ss	<i>Microtropis wallichiana</i>	-	-	4
Ss	<i>Myristica dactyloides</i>	1	-	-	Ss	<i>Miliusa wightiana</i>	-	-	4
D	<i>Terminalia alata</i>	1	-	-	Ss	<i>Dichapetalum gelonioides</i>	-	-	2
D	<i>Vitex altissima</i>	1	-	-	Ss	<i>Garcinia morella</i>	-	-	2
Ss	<i>Cryptocarya bourdillonii</i>	-	4	2	Ss	<i>Dysoxylum malabaricum</i>	-	-	1
Ss	<i>Memecylon malabaricum</i>	-	4	2	Ss	<i>Goniothalamus cardiopetalus</i>	-	-	1
Sm	<i>Olea dioica</i>	-	4	2	Ss	<i>Harpullia arborea</i>	-	-	1
Ss	<i>Reinwardtiodendron anaimalaiense</i> ..	-	4	2	Ss	<i>Ixora notoniana</i>	-	-	1
Ss	<i>Diospyros buxifolia</i>	-	4	1	Ss	<i>Litsea</i> sp.	-	-	1
Ss	<i>Aglaia barberi</i>	-	4	-	Sm	<i>Mangifera indica</i>	-	-	1
Ss	<i>Aglaia simplicifolia</i>	-	4	-	Sh	<i>Nothapodytes foetida</i>	-	-	1
Sm	<i>Dimocarpus longan</i>	-	2	2	Ss	<i>Nothopegia racemosa</i>	-	-	1
Ss	<i>Diospyros candolleana</i>	-	2	2	Sm	<i>Polyalthia fragans</i>	-	-	1
Ss	<i>Syzygium densiflorum</i>	-	2	-	Ss	<i>Walsura trifolia</i>	-	-	1

Unité géomorphologique : Revers des ghâts, zone fortement disséquée.

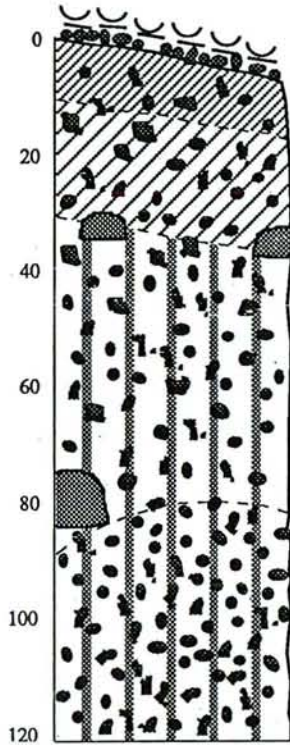
Roche mère : Grauwacke.

Situation topographique : Partie médiane d'une faible convexité, à 500 m de la crête.

Pente : 18 % Exposition : ESE

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol ferrallitique faiblement désaturé, remanié.

Blocs rocheux en surface : Peu nombreux, cuirasse, taille 50 cm.



- O1** Litière de feuilles très abondante en mars-avril à moyennement abondante en octobre. Feuilles entières et débris foliaires de fragmentation (avec peu de matière organique fine) partiellement collés entre eux et au sol par de très nombreux turricules de vers de terre finement moulés ainsi que par des placages de termites et par quelques hyphes mycéliens. Traces fréquentes de décoloration par les pourritures blanches. Présence occasionnelle de déjections de diplopodes. Bois mort au sol, partiellement envahi par les champignons et très fréquemment rempli de sol (par les termites champignonnistes) ou de structures alvéolaires en carton stercoral (par les termites xylophages).
- A1** De 0 à 10 cm. Brun très foncé (7,5YR 2/3) humide. Très humifère et contenant des débris fins de litière. 70 % de cailloux et graviers (cuirasse), formant à la surface un tapis fin mais presque continu. Forte structure polyédrique subanguleuse fine. Limon argileux. Racines fines extrêmement abondantes.
- AB** De 10 à 30 cm. Brun foncé (7,5YR 3/4) humide. Humifère. 70 % de cailloux et graviers (cuirasse). Faible structure polyédrique subanguleuse fine. Limon argileux. Racines fines très abondantes.
- B** De 30 à 74 cm. Rouge jaunâtre sombre (5YR 3/6) humide. Peu humifère. 70 % de cailloux et graviers (cuirasse). Structure polyédrique anguleuse très fine. Limon argileux. Racines fines abondantes.
- B** De 74 à 115 cm et plus. Rouge sombre (2,5YR 3/6) humide. Non organique. 80 % de graviers (cuirasse). Structure massive. Argile. Peu ou pas de racines fines.

Profond. du prélève cm	Refus tamis %	Granulométrie						pH			Matière organique		
		SG %	SF %	LG %	LF %	A %	Dens. app. tf g/cm3	eau	KCl	ΔpH	C %	N %	C/N
0 - 10	67,5	22,5	21,3	6,3	19,3	30,7	0,96	5,78	4,91	0,87	7,34	0,48	15,3
10 - 30	66,6	17,8	18,8	6,8	21,4	35,2	0,96	5,88	5,01	0,87	2,94	0,25	11,8
30 - 74	65,1	13,0	17,3	7,7	23,1	39,0	0,96	6,21	5,42	0,79	1,74	0,16	10,9
74 - 115	76,9	14,2	12,6	5,0	12,3	55,9	1,53	6,10	5,51	0,59	0,59	0,07	8,4

(suite)

CEC pH7	Bases échangeables					S/T pH7 %
	Ca	Mg	K	Na	S	
	mé / 100g					
23,6	14,5	2,9	0,3	0,5	18,1	77
11,7	5,0	1,2	0,4	0,2	6,7	58
7,8	2,0	0,9	0,2	0,0	3,1	40
6,8	3,0	1,1	0,2	0,0	4,3	63

El. acides éch.	CEC	
Al	Mn	effic.
mé / 100g		
0,0	0,4	18,6
		6,7
		3,1
		4,3

El. acides éch.		CEC effec.
Al	Mn	
mé / 100g		
0,0	0,4	18,6
		6,7
		3,1
		4,3

Profil : NIR

Horizon de surface (0-10 cm)	Analyse triacide												
	Perte feu %	Qz&ins %	SiO2 %	Al2O3 %	Fe2O3 %	CaO %	MgO %	K2O %	Na2O %	MnO %	P2O5 %	TiO2 %	Ki = Si/Al2
sol<2mm	15,2	43,7	16,7	11,1	8,6	0,4	0,7	1,0	0,1	0,2	0,2	1,4	99,2 2,55

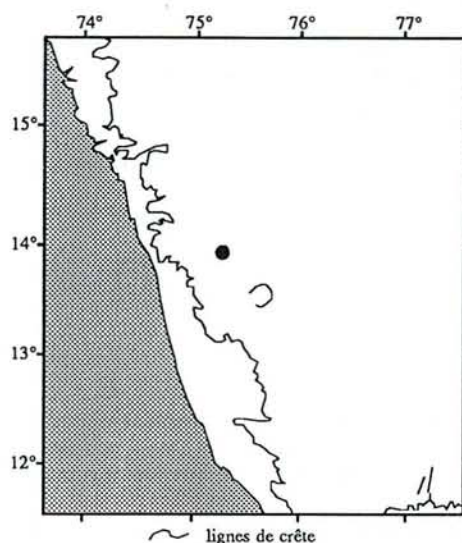
RIP

Localisation

lat : 13° 55' 55" N long : 75° 19' 10" E alt : 720 m

Village : Talale

Accès : route de Ripponpet à Humachadakatte sur 4,5 km, puis à gauche vers Talale (6,7 km à parcourir).



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 1950 mm/an

Saison sèche édaphique : 5 - 5,5 mois

Régime thermique : Hassan-Belgaum

Rafrâchissement estival modéré, amplitude annuelle élevée

Température atm. : m = 24,1°C Δ = 4,5°C

Température du sol : m = 22,9°C Δ = 4,0°C

Végétation : forêt décidue humide

(fortement anthropisée par des coupes excessives)

type forêt secondaire

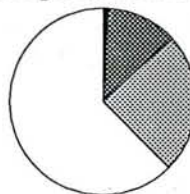
Période défoliée :

début janvier - mi mars

Hauteur 26 m

Surface terrière 26 m²/ha

Comportement écologique des espèces



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

D	<i>Terminalia alata</i>	4	4	-	Sh	<i>Callicarpa tomentosa</i>	-	2	-
D	<i>Terminalia paniculata</i>	4	4	-	D	<i>Emblica officinalis</i>	-	2	-
Sm	<i>Syzygium cumini</i>	4	-	-	Sh	<i>Macaranga peltata</i>	-	2	-
D	<i>Terminalia bellirica</i>	2	-	-	D	<i>Cassia fistula</i>	-	1	-
Sm	<i>Alseodaphne semecarpifolia</i>	1	-	-	Sh	<i>Ficus tsjahela</i>	-	1	-
Sm	<i>Carallia brachiata</i>	1	-	-	Sh	<i>Mallotus philippensis</i>	-	1	-
D	<i>Dalbergia latifolia</i>	1	-	-	Sh	<i>Catunaregam torulosa</i>	-	-	4
D	<i>Pterocarpus marsupium</i>	1	-	-	Sh	<i>Dendrocalamus sp</i>	-	-	4
D	<i>Trema orientalis</i>	1	-	-	Sh	<i>Zizyphus ænoplia</i>	-	-	4
D	<i>Tabernaemontana heyneana</i>	-	4	4	Sh	<i>Holarrhena antidysenterica</i>	-	-	2
D	<i>Xylia xylocarpa</i>	-	4	-	Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Unité géomorphologique : Collines humides du plateau, zone partiellement disséquée.

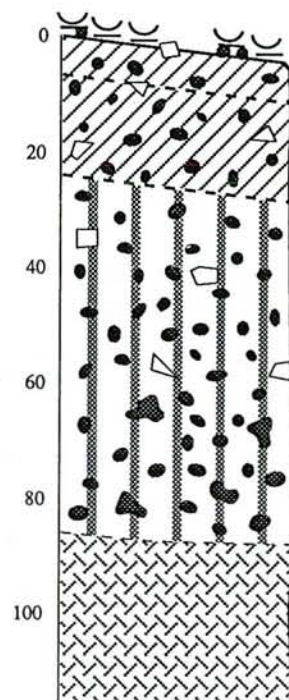
Roche mère : Grauwacke.

Situation topographique : Partie inférieure d'une longue pente moyennement raide.

Pente : 12 % Exposition : NE

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol ferrallitique moyennement désaturé, remanié, induré.

Blocs rocheux en surface : —



O1 Litière de feuilles très abondante en mars-avril à moyennement abondante en octobre. Feuilles entières et débris foliaires de fragmentation (sans matière organique fine) partiellement collés entre eux et au sol par de très nombreux turricules de vers de terre plus ou moins moulés ainsi que par des placages de termites et par quelques hyphes mycéliens. Très peu ou pas de décoloration par les pourritures blanches. Présence occasionnelle de déjections de diplopodes. Bois mort au sol peu abondant, partiellement envahi par les champignons et assez fréquemment rempli de sol (par les termites champignonnistes). Certains bois comme le teck ne sont attaqués que superficiellement par les termites et deviennent très durs en séchant.

A1 De 0 à 7 cm. Noir brunâtre (7,5YR 2/2) humide. Très humifère. 20 % de graviers (cuirasse et quartz), formant à la surface un tapis très lâche. Structure polyédrique subanguleuse de taille moyenne, contenant une sous structure polyédrique anguleuse fine. Limon sablo-argileux. Racines fines très abondantes.

AB De 7 à 24 cm. Brun très foncé (7,5YR 2/3) humide. Humifère. 30 % de graviers (cuirasse principalement et quartz). Faible structure polyédrique subanguleuse fine. Limon argileux. Racines fines abondantes.

B De 24 à 85 cm. Rouge jaunâtre (5YR 4/6) humide. Peu humifère. 50 % de cailloux et graviers (cuirasse principalement et quartz). Structure grossière. Nombreuses marbrures d'origine biologique (vers de terre). Limon argileux. Racines fines peu abondantes.

BC De 85 à 110 cm et plus. Rouge jaunâtre (5YR 4/8) humide. Non organique. Plinthite. Peu ou pas de racines fines.

Profond. du prélèvt cm	Refus tamis %	Granulométrie						Dens. app. tf g/cm3
		SG %	SF %	LG %	LF %	A %		
0 - 7	16,7	19,7	29,6	10,7	10,7	29,5	1,16	
7 - 24	31,7	18,0	26,4	10,3	9,5	35,9	1,34	
24 - 85	48,3	20,0	21,7	9,4	9,4	39,5	1,25	
85 - 110	70,1	26,5	16,6	7,7	11,7	37,5	1,40	

pH		
eau	KCl	ΔpH
5,78	4,76	1,02
5,68	4,45	1,23
5,60	4,40	1,20
5,78	5,14	0,64

Matière organique		
C %	N %	C/N
4,58	0,29	15,8
2,58	0,17	15,2
1,24	0,09	13,8
0,41	0,04	10,8

(suite)

CEC pH7	Bases échangeables					S/T pH7 %
	Ca	Mg	K	Na	S	
	mé / 100g					
17,2	5,5	3,8	0,7	0,0	10,0	58
11,4	1,8	2,3	0,5	0,0	4,5	40
6,7	0,5	1,5	0,2	0,0	2,2	32
5,0	0,5	1,9	0,3	0,0	2,7	53

El. acides éch.		CEC effec.
Al	Mn	
mé / 100g		
0,0	0,4	10,4
0,2	0,2	4,9
0,3	0,1	2,6
		2,7

Profil : RIP

Horizon de surface (0-10 cm)
sol<2mm

Analyse triacide													
Perte feu %	Qz&ins %	SiO2 %	Al2O3 %	Fe2O3 %	CaO %	MgO %	K2O %	Na2O %	MnO %	P2O5 %	TiO2 %	Σ %	Ki = Si/Al2
15,2	46,7	17,1	9,6	8,6	0,4	0,4	0,3	0,1	0,2	0,1	0,9	99,5	3,5

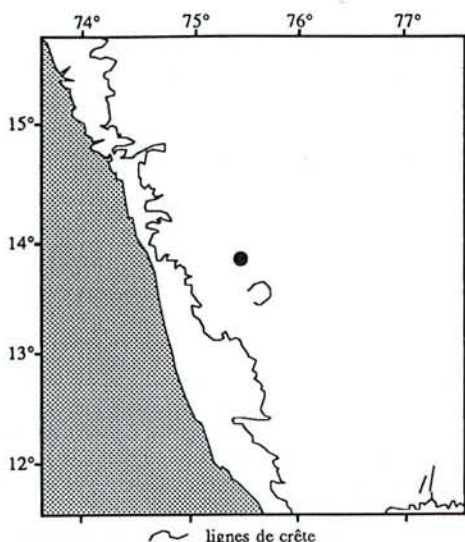
SHA

Localisation

lat : 13° 53' 20" N long : 75° 27' 30" E alt : 660 m

Village : Settihalli

Accès : route de Shimoga à Settihalli. Parcourir 13,5 km après le canal à la sortie de Shimoga.



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 1250 mm/an

Saison sèche édaphique : 5 - 5,5 mois

Régime thermique : Mangalore/Hass-Belgaum

Rafraîchissement estival moyen (régime intermédiaire)

Température atm. : m = 24,4°C Δ = 4,5°C

Température du sol : m = 23,9°C Δ = 4,7°C

Végétation : forêt décidue sèche

(très fortement anthropisée : coupes excessives, feu, plantation d'eucalyptus)

type *Anogeissus latifolia* - *Tectona grandis* - *Terminalia alata*

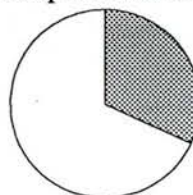
faciès à strate inférieure buissonnante

Période défoliée :

fin décembre - fin avril

Comportement écologique des espèces

Hauteur 19 m
Surface terrière 17 m²/ha



Sempervirent ripicole
 Sempervirent sciaphile
 Sempervirent mésophile } et non
 Sempervirent héliophile } ripicole
 Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

D	<i>Dalbergia latifolia</i>	4	4	-	D	<i>Grewia tiliifolia</i>	1	-	-
Sh	<i>Eucalyptus sp</i>	4	4	-	D	<i>Terminalia paniculata</i>	-	2	-
D	<i>Tectona grandis</i>	4	4	-	Sh	<i>Dendrocalamus sp</i>	-	-	4
D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	4	-	-	Sh	<i>Eupatorium sp</i>	-	-	4
D	<i>Albizia marginata</i>	2	-	-	Sh	<i>Grewia abutilifolia</i>	(buisson)	-	1
D	<i>Emblica officinalis</i>	1	1	-					

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Unité géomorphologique : Région semi-aride, zone de reliefs résiduels.

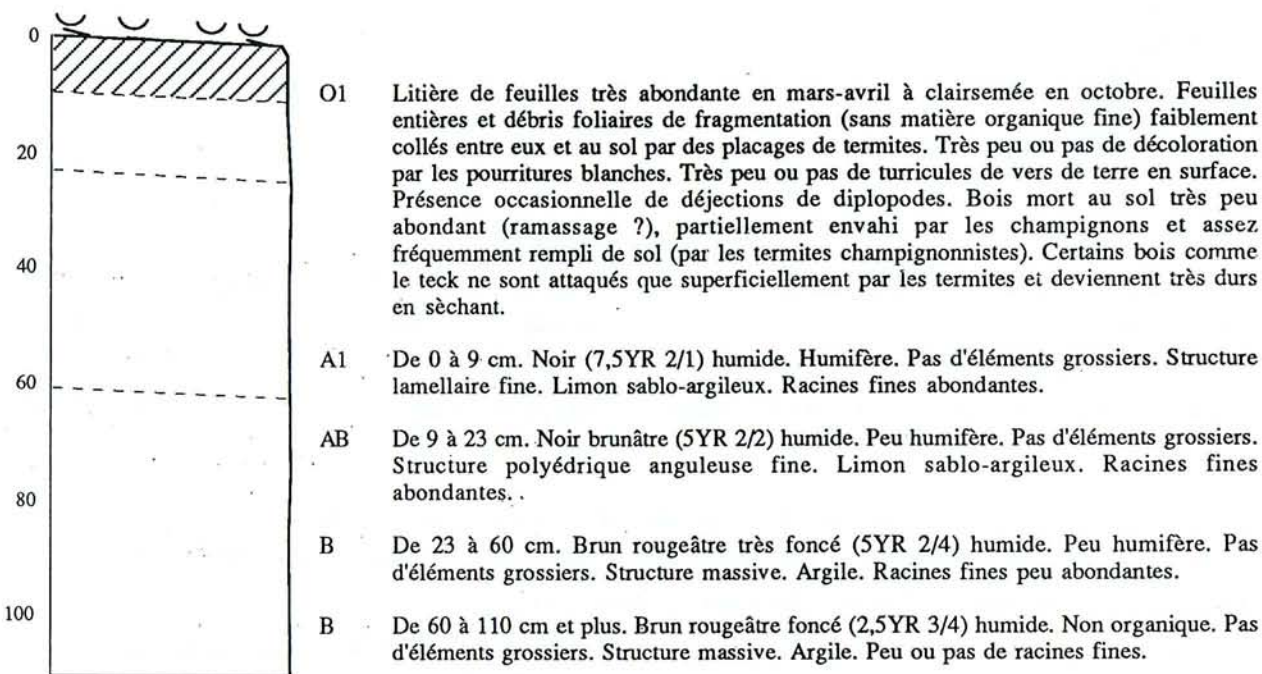
Roche mère : Gneiss.

Situation topographique : Partie inférieure d'une pente concave douce.

Pente : 5 % Exposition : SE

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol fersiallitique, colluvial.

Blocs rocheux en surface : —



Profond. du prélèvt cm
0 - 9
9 - 23
23 - 60
60 - 110

Refus tamis %	Granulométrie						Dens. app. tf g/cm3
	SG %	SF %	LG %	LF %	A %		
0 - 9	1,7	21,9	26,4	10,2	15,7	25,8	1,25
9 - 23	0,7	20,4	27,1	8,0	10,0	34,6	1,45
23 - 60	0,4	20,8	23,9	6,4	8,5	40,4	1,54
60 - 110	0,0	18,4	22,4	6,5	7,2	45,5	1,59

pH		
eau	KCl	ΔpH
6,13	5,15	0,98
6,04	4,70	1,34
5,96	4,91	1,05
6,25	5,14	1,11

Matière organique		
C %	N %	C/N
4,02	0,20	20,1
2,36	0,13	18,2
1,38	0,10	13,8
0,61	0,06	10,2

(suite)

CEC pH7	Bases échangeables					S/T pH7 %
	Ca	Mg	K	Na	S	
	mé / 100g					
23,4	23,0	4,2	0,5	0,0	27,7	>100
19,3	18,5	1,9	0,2	0,3	20,8	>100
16,3	17,5	1,2	0,2	0,0	18,8	>100
12,9	12,0	2,0	0,1	0,5	14,6	>100

El. acides éch.		CEC effec.
Al	Mn	
		mé / 100g
		27,7
0,0	0,2	21,0
0,0	0,1	19,0
		14,6

Profil : SHA

Horizon de surface (0-10 cm)
sol<2mm

Analyse triacide													
Perte feu %	Qz&ins %	SiO2 %	Al2O3 %	Fe2O3 %	CaO %	MgO %	K2O %	Na2O %	MnO %	P2O5 %	TiO2 %	Σ %	Ki = Si/Al2
12,8	50,1	17,1	7,6	8,9	0,8	0,5	0,2	0,1	0,2	0,1	1,7	100,0	3,83

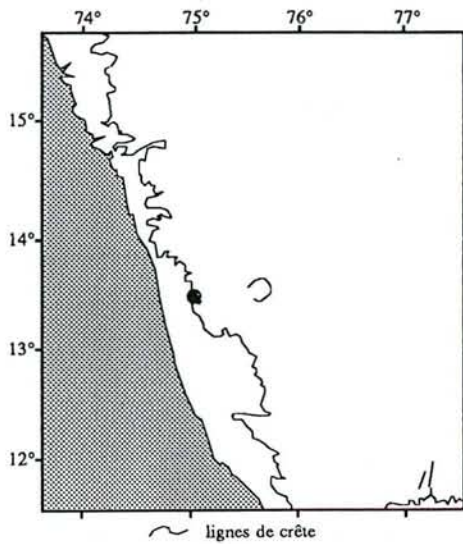
SOM

Localisation

lat : 13° 28' 15" N long : 75° 2' 40" E alt : 80 m

Village : Bandimata

Accès : route d'Agumbe à Udupi. Route à gauche 500 m après le pont sur la Sita Nadi (300 m à parcourir).



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 5700 mm/an

Saison sèche édaphique : 4 - 4,5 mois

Régime thermique : Mangalore

Fort rafraîchissant estival ; moy. mens. inf. à celle d'hiver

Température atm. : m = 27,0°C Δ = 4,1°C

Température du sol : m = 24,6°C Δ = 2,9°C

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

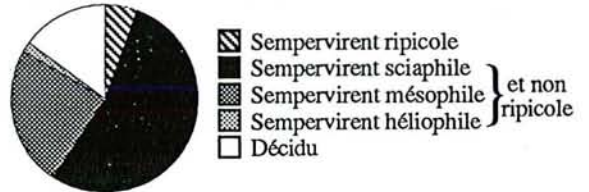
(fortement dégradée par l'homme : coupe presque totale du sous étage, au profit d'une régénération abondante)

type *Dipterocarpus indicus* - *Diospyros candolleana* - *Diospyros oocarpa*

Importance des Lauraceae ≈ 5%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 34 m
Surface terrière 36 m²/ha



Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Diospyros buxifolia</i>	4	4	4	Ss	<i>Hydnocarpus alpina</i>	-	4	-
Ss	<i>Hopea parviflora</i>	4	4	4	Ss	<i>Ixora notoniana</i>	-	4	-
Sm	<i>Olea dioica</i>	4	4	-	Ss	<i>Actinodaphne malabarica</i>	-	1	4
Sm	<i>Carallia brachiata</i>	4	-	-	D	<i>Vitex altissima</i>	-	1	-
Sr	<i>Lophopetalum wightianum</i>	4	-	-	Ss	<i>Memecylon umbellatum</i>	-	-	4
D	<i>Strychnos nux-vomica</i>	4	-	-	Ss	<i>Calophyllum polyanthum</i>	-	-	2
D	<i>Terminalia alata</i>	4	-	-	Sm	<i>Dimocarpus longan</i>	-	-	2
Sm	<i>Holigarna arnotiana</i>	2	2	-	Sm	<i>Mangifera indica</i>	-	-	2
Ss	<i>Dipterocarpus indicus</i>	2	-	-	Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>	-	-	1
Sh	<i>Ficus virens</i>	1	-	-	Ss	<i>Psychotria sp.</i>	-	-	1
D	<i>Terminalia bellirica</i>	1	-	-	D	<i>Tabernamontana heyneana</i>	-	-	1
Ss	<i>Aglaia simplicifolia</i>	-	4	-					

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

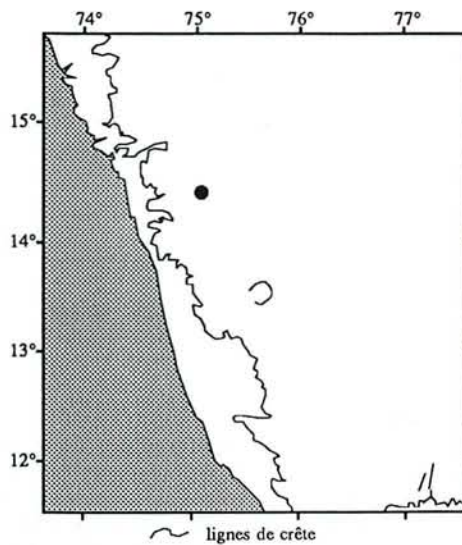
SOR

Localisation

lat : 14° 25' 45" N long : 75° 4' 45" E alt : 600 m

Ville proche : Sorab

Accès : route de Sorab à Sirsi, à 7 km de Sorab.



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 1700 mm/an

Saison sèche édaphique : 5 - 5,5 mois

Régime thermique : Hassan-Belgaum

Rafrâchissant estival modéré, amplitude annuelle élevée

Température atm. : m = 25,5°C Δ = 5,3°C

Température du sol : m = 22,9°C Δ = 3,9°C

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

(moyennement dégradée par l'homme)

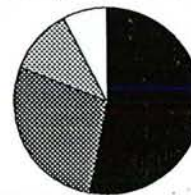
type *Diospyros* spp. - *Dysoxylum malabaricum* - *Persea macrantha*

Importance des Lauraceae ≈ 10%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 32 m

Surface terrière 30 m²/ha



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

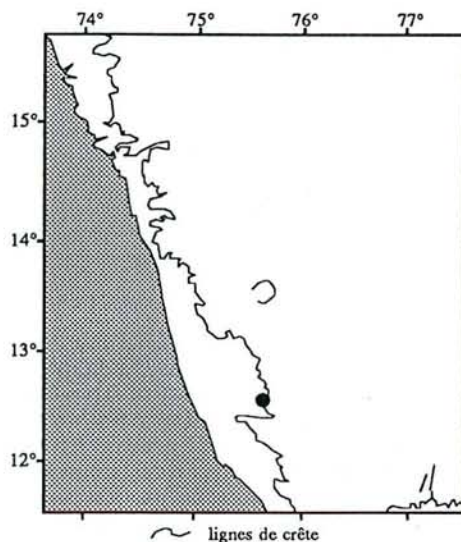
Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Sm	<i>Diospyros oocarpa</i>	4	-	-	Sh	<i>Leea indica</i>	-	-	2
Ss	<i>Dysoxylum malabaricum</i>	4	-	-	Sh	<i>Macaranga peltata</i>	-	-	2
Ss	<i>Holigarna beddomei</i>	4	-	-	D	<i>Pterospermum diversifolium</i>	-	-	2
Sm	<i>Mangifera indica</i>	2	-	-	Ss	<i>Syzygium densiflorum</i>	-	-	2
Sm	<i>Carallia brachiata</i>	1	-	-	Ss	<i>Artocarpus hirsutus</i>	-	-	1
Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>	-	4	-	Ss	<i>Chionanthus malabaricus</i>	-	-	1
Ss	<i>Knema attenuata</i>	-	2	-	Ss	<i>Diospyros sylvatica</i>	-	-	1
Sm	<i>Mimusops elengi</i>	-	2	-	Ss	<i>Flacourtia montana</i>	-	-	1
D	<i>Vitex altissima</i>	-	2	-	Ss	<i>Holigarna grahamii</i>	-	-	1
Ss	<i>Gnetum ula</i>	(liane)	-	1	Ss	<i>Ixora</i> sp.	-	-	1
Sh	<i>Sarcostigma kleinii</i>	(liane)	-	1	Sh	<i>Mallotus philippensis</i>	-	-	1
Sh	<i>Uvaria narum</i>	(liane)	-	1	Sm	<i>Mammea suriga</i>	-	-	1
Sm	<i>Actinodaphne angustifolia</i>	-	-	2	Ss	<i>Symplocos racemosa</i>	-	-	1
Ss	<i>Aglaia barberi</i>	-	-	2					

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Analyse triacide													
Perte feu	Qz&ins	SiO2	Al2O3	Fe2O3	CaO	MgO	K2O	Na2O	MnO	P2O5	TiO2	Σ	Ki =
%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	Si/Al2
14.7	43.0	18.2	11.10	8.6	0.6	0.3	0.3	0.1	0.2	0.1	1.0	99.1	2.59

UPB



Localisation

lat : 12° 33' 10" N long : 75° 40' 50" E alt : 500 m

Village : Uppugala

Accès : piste, puis chemin, à suivre avec un guide d'Uppugala.

Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 5100 mm/an

Saison sèche édaphique : 4 - 4,5 mois

Régime thermique : Mangalore

Fort rafraîchissement estival ; moy. mens. inf. à celle d'hiver

Température atm. : m = 24,7°C Δ = 4,1°C

Température du sol : m = 22,5°C Δ = 2,8°C

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

(forêt primaire)

type *Dipterocarpus indicus* - *Kingiodendron pinnatum* - *Humboldtia brunonis*

Importance des Lauraceae ≈ 0%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 40 m
Surface terrière 68 m²/ha



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

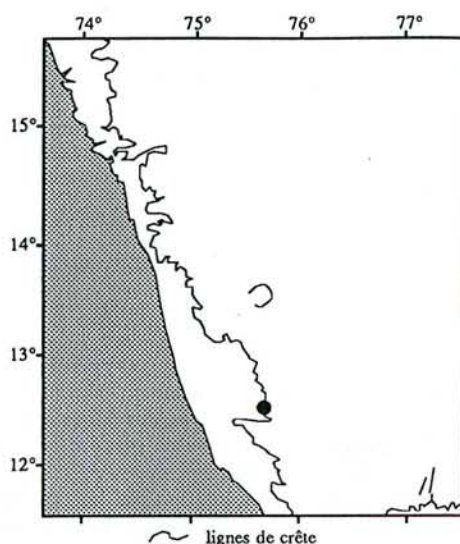
Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Diospyros sylvatica</i>	2	-	-	Ss	<i>Fahrenheitia zeylanica</i>	-	1	-
Ss	<i>Kingiodendron pinnatum</i>	2	-	-	Ss	<i>Microtropis wallichiana</i>	-	1	-
Ss	<i>Vateria indica</i>	1	2	4	Ss	<i>Nothopegia beddomii</i>	-	-	4
Ss	<i>Isonandra montana</i>	1	1	-	Ss	<i>Aglaia sp</i>	-	-	2
Ss	<i>Dipterocarpus indicus</i>	1	-	4	Ss	<i>Calamus gamblei</i>	-	-	2
Ss	<i>Hopea ponga</i>	1	-	1	Ss	<i>Diospyros pruriens</i>	-	-	2
Ss	<i>Mesua ferrea</i>	1	-	1	Ss	<i>Garcinia talbotii</i>	-	-	2
Sm	<i>Syzygium cumini</i>	1	-	1	Ss	<i>Atalantia wightii</i>	-	-	1
Ss	<i>Diospyros assimilis</i>	1	-	-	Sm	<i>Canarium strictum</i>	-	-	1
Ss	<i>Garcinia morella</i>	1	-	-	Ss	<i>Garcinia gummi-gutta</i>	-	-	1
Ss	<i>Humboldtia brunonis</i>	-	4	4	Ss	<i>Gnetum ula</i>	-	-	1
Ss	<i>Knema attenuata</i>	-	2	-	Ss	<i>Goniothalamus cardiopetalus</i>	-	-	1
Ss	<i>Myristica dactyloides</i>	-	2	-	Ss	<i>Memecylon gracile</i>	-	-	1
Ss	<i>Hydnocarpus alpina</i>	-	1	2	Ss	<i>Miliusa sp</i>	-	-	1
Ss	<i>Palaquium ellipticum</i>	-	1	2	Ss	<i>Syzygium lätum</i>	-	-	1
Ss	<i>Calophyllum polyanthum</i>	-	1	-					

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Analyse triacide													
Perte feu	Qz&ins	SiO2	Al2O3	Fe2O3	CaO	MgO	K2O	Na2O	MnO	P2O5	TiO2	Σ	Ki = Si/Al2
%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	
9.7	61.2	9.2	8.10	6.4	0.2	0.3	0.1	0.0	0.1	0.2	1.8	98.1	1.75

UPH



Localisation

lat : 12° 33' 0" N long : 75° 41' 35" E alt : 850 m

Village : Uppugala

Accès : piste, puis chemin, à suivre avec un guide d'Uppugala.

Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 5100 mm/an

Saison sèche édaphique : 4 - 4,5 mois

Régime thermique : Mangalore

Fort rafraîchissant estival ; moy. mens. inf. à celle d'hiver

Température atm. : m = 22,7°C Δ = 4,1°C

Température du sol : m = 21,1°C Δ = 2,8°C

Végétation : forêt sempervirente de moyenne altitude

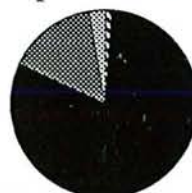
(forêt primaire)

type *Mesua ferrea* - *Palaquium ellipticum*

Importance des Lauraceae ≈ 5%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 32 m
Surface terrière 32 m²/ha



Sempervirent ripicole
 Sempervirent sciaphile
 Sempervirent mésophile } et non
 Sempervirent héliophile } ripicole
 Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Calophyllum polyanthum</i>	4	-	-	Ss	<i>Calamus gamblei</i>	(liane)	-	-	1
Ss	<i>Knema attenuata</i>	4	-	-	Ss	<i>Clausena dentata</i>		-	-	1
Ss	<i>Vateria indica</i>	4	-	-	Ss	<i>Diospyros sp</i>		-	-	1
Ss	<i>Mesua ferrea</i>	2	-	-	Sh	<i>Eugenia thwaitesii</i>		-	-	1
Sm	<i>Dimocarpus longan</i>	-	4	-	Ss	<i>Euonymus sp</i>		-	-	1
Ss	<i>Kingiodendron pinnatum</i>	-	4	-	Ss	<i>Garcinia talbotii</i>		-	-	1
Ss	<i>Nothopegia beddomii</i>	-	4	-	Ss	<i>Litsea floribunda</i>		-	-	1
Sm	<i>Holigarna arnotiana</i>	-	2	-	Ss	<i>Litsea laevigata</i>		-	-	1
Ss	<i>Reinwardtiadendron anaimalaiense</i> ..	-	2	-	Sh	<i>Mallotus philippensis</i>		-	-	1
Ss	<i>Cinnamomum verum</i>	-	1	-	Sm	<i>Mangifera indica</i>		-	-	1
Ss	<i>Drypetes elata</i>	-	1	-	Ss	<i>Memecylon deccanense</i>		-	-	1
Ss	<i>Garcinia gummi-gutta</i>	-	1	-	Ss	<i>Memecylon gracile</i>		-	-	1
Sm	<i>Heritiera papilio</i>	-	1	-	Ss	<i>Miliusa sp</i>		-	-	1
Ss	<i>Isonandra montana</i>	-	1	-	Sr	<i>Neonauclea sp</i>		-	-	1
Ss	<i>Aglaia simplicifolia</i>	-	-	1	Ss	<i>Nothopegia travancoria</i>		-	-	1
Ss	<i>Atalantia wightii</i>	-	-	1	Ss	<i>Walsura trifolia</i>		-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Unité géomorphologique : Escarpement des Ghâts.

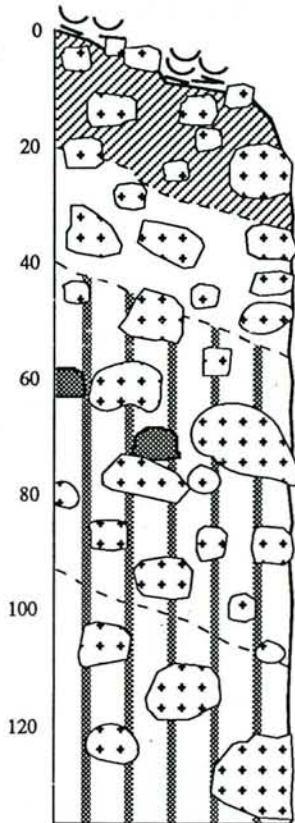
Roche mère : Gneiss ou charnockite.

Situation topographique : Partie supérieure de la pente des Ghâts, dont le dénivelé total est de 800 m depuis la crête, située à 1000 m d'altitude.

Pente : 40 % Exposition : OSO

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol ferrallitique moyennement désaturé, rajeuni.

Blocs rocheux en surface : Très nombreux, charnockite peu altérée, taille 25-150 cm.



O1 Litière de feuilles très abondante en mars-avril à moyennement abondante en octobre, très irrégulièrement répartie en raison de la pente et des blocs rocheux. Feuilles entières et débris foliaires de fragmentation (avec peu de matière organique fine (existence d'une couche "F" discontinue) faiblement collés entre eux et au sol par des placages de termites et par quelques hyphes mycéliens. Traces fréquentes de décoloration par les pourritures blanches. Très peu ou pas de turricules de vers de terre en surface. Présence fréquente de déjections de diplopodes. Bois mort au sol, partiellement envahi par les champignons et parfois rempli de sol (par les termites champignonnistes) très fréquemment rempli de structures alvéolaires en carton stercoral (par les termites xylophages).

A1 De 0 à 19 cm. Brun très foncé (7,5YR 2/3) humide. Humifère et contenant des débris fins de litière. 50 % de cailloux (gneiss / charnockite moyennement altéré), formant à la surface un tapis assez lâche. Structure polyédrique subanguleuse fine. Limon sablo-argileux. Racines fines très abondantes.

AB De 19 à 39 cm. Brun rougeâtre foncé (5YR 3/3) humide. Peu humifère. 70 % de cailloux (gneiss / charnockite moyennement altéré). Faible structure polyédrique subanguleuse très fine. Limon sablo-argileux. Racines fines abondantes.

B De 39 à 92 cm. Rouge jaunâtre (5YR 4/6) humide. Peu humifère. 50 % de cailloux (gneiss / charnockite moyennement altéré). Structure massive. Limon sablo-argileux. Racines fines peu abondantes.

B De 92 à 125 cm et plus. Rouge jaunâtre (5YR 4/8) humide. Non organique. 20 % de cailloux (gneiss / charnockite fortement altéré). Structure massive. Limon sableux. Peu ou pas de racines fines.

Profond. du prélèvement cm	Refus tamis %	Granulométrie						pH			Matière organique		
		SG %	SF %	LG %	LF %	A %	Dens. app. tf g/cm3	eau	KCl	ΔpH	C %	N %	C/N
0 - 19	49,6	36,4	20,5	5,2	15,7	22,3	1,11	5,66	4,70	0,96	3,75	0,27	13,9
19 - 39	70,7	34,7	21,5	5,4	12,2	26,2	1,13	5,70	4,48	1,22	1,87	0,13	14,4
39 - 92	52,0	30,4	22,0	7,2	12,5	27,9	1,14	5,55	4,44	1,11	0,95	0,08	11,9
92 - 125	13,4	33,6	28,5	8,9	13,3	15,7	1,27	5,19	4,22	0,97	0,31	0,02	12,4

(suite)

CEC pH7	Bases échangeables					S/T pH7 %	El. acides éch.		CEC effec.
	Ca	Mg	K	Na	S		Al	Mn	
	mé / 100g						mé / 100g		
14,9	5,8	1,5	0,2	0,2	7,7	52	0,0	0,2	7,9
9,7	2,4	0,5	0,1	0,0	2,9	30	0,4	0,1	3,4
7,5	1,8	0,5	0,0	0,0	2,3	31	0,4	0,1	2,8
6,6	1,0	0,4	0,0	0,0	1,4	22	0,8	0,0	2,2

Profil : UPH

Horizon de surface (0-10 cm)	Analyse triacide												
	Perte feu %	Qz&ins %	SiO2 %	Al2O3 %	Fe2O3 %	CaO %	MgO %	K2O %	Na2O %	MnO %	P2O5 %	TiO2 %	Σ %
sol<2mm	13,1	58,9	11,2	8,2	5,4	0,4	0,8	0,4	0,0	0,1	0,2	1,0	99,6

Ki =
Si/Al2

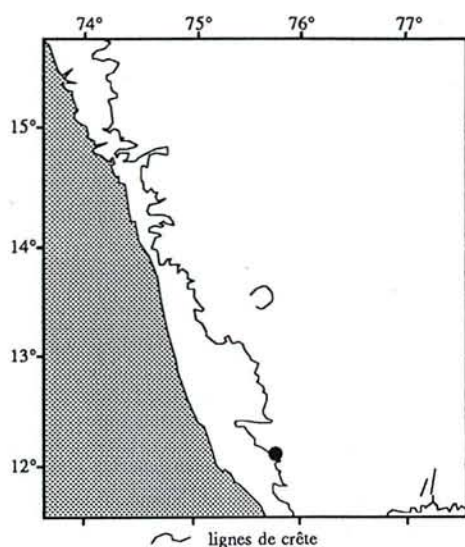
VIR

Localisation

lat : 12° 8' 5" N long : 75° 47' 50" E alt : 830 m

Village : Perimbadi

Accès : route de Virarajendrapet à Makut, à 9 km de Virarajendrapet (1,7 km après la barrière du haut des Ghâts de Perimbadi).



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 5000 mm/an

Saison sèche édaphique : 3 - 3,5 mois

Régime thermique : Mangalore

Fort rafraîchissement estival ; moy. mens. inf. à celle d'hiver

Température atm. : m = 22,8°C Δ = 4,1°C

Température du sol : m = 21,2°C Δ = 2,8°C

Végétation : forêt sempervirente de moyenne altitude

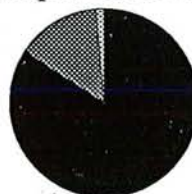
(moyennement dégradée par l'homme)

type *Mesua ferrea* - *Palaquium ellipticum*

Importance des Lauraceae ≈ 15%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 27 m
Surface terrière 33 m²/ha



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Mesua ferrea</i>	4	-	4	Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>	-	1	2
Ss	<i>Myristica dactyloides</i>	4	-	2	Ss	<i>Actinodaphne malabarica</i>	-	1	-
Ss	<i>Cryptocarya bourdillonii</i>	1	1	-	Sm	<i>Antidesma menasu</i>	-	1	-
Ss	<i>Apodytes beddomei</i>	1	-	-	Sm	<i>Artocarpus heterophyllus</i>	-	1	-
Ss	<i>Cassine glauca</i>	1	-	-	Sh	<i>Celtis philippensis</i>	-	1	-
Ss	<i>Cinnamomum verum</i>	1	-	-	Ss	<i>Clausena indica</i>	-	1	-
Ss	<i>Dipterocarpus indicus</i>	1	-	-	Sm	<i>Persea macrantha</i>	-	1	-
Ss	<i>Elaeocarpus serratus</i>	1	-	-	Ss	<i>Syzygium densiflorum</i>	-	1	-
Ss	<i>Ficus beddomei</i>	1	-	-	Ss	<i>Aglaia simplicifolia</i>	-	-	4
Ss	<i>Schefflera racemosa</i>	1	-	-	Ss	<i>Psychotria flavida</i>	-	-	4
Ss	<i>Symplocos</i> sp	1	-	-	Ss	<i>Syzygium zeylanicum</i>	-	-	2
Sm	<i>Dimocarpus longan</i>	-	4	4	Ss	<i>Dichapetalum gelonioides</i>	-	-	1
Ss	<i>Garcinia gummi-gutta</i>	-	4	-	Ss	<i>Dysoxylum malabaricum</i>	-	-	1
Ss	<i>Otonephelium stipulaceum</i>	-	4	-	Sm	<i>Holigarna arnottiana</i>	-	-	1
Ss	<i>Palaquium ellipticum</i>	-	4	-	Sm	<i>Mangifera indica</i>	-	-	1
Ss	<i>Syzygium munronii</i>	-	4	-	Ss	<i>Memecylon malabaricum</i>	-	-	1
Ss	<i>Holigarna beddomei</i>	-	2	4	Ss	<i>Symplocos cochinchinensis</i>	-	-	1
Ss	<i>Litsea floribunda</i>	-	2	-					

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Unité géomorphologique : Escarpement des Ghâts.

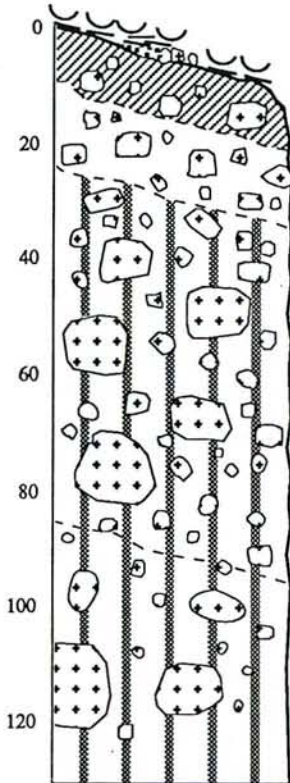
Roche mère : Gneiss ou charnockite.

Situation topographique : Partie supérieure de la pente des Ghâts, dont le dénivelé total est de 900 m depuis la crête, située à 1000 m d'altitude.

Pente : 30 % Exposition : N

Sol (C.P.C.S., 1967) : Sol ferrallitique moyennement désaturé, rajeuni.

Blocs rocheux en surface : Peu nombreux, gneiss altéré, taille 10-50 cm.



O1 Litière de feuilles très abondante en mars-avril à moyennement abondante en octobre. Feuilles entières et débris foliaires de fragmentation avec par endroits de petites accumulations de matière organique fine (existence d'une couche "F" discontinue) faiblement collés entre eux et au sol par de nombreux placages de termites et par quelques hyphes mycéliens. Traces fréquentes de décoloration par les pourritures blanches. Très peu ou pas de turrucules de vers de terre en surface. Présence fréquente de déjections de diplopodes. Bois mort au sol, partiellement envahi par les champignons et très fréquemment rempli de sol (par les termites champignonnistes) ou de structures alvéolaires en carton stercoral (par les termites xylophages).

A1 De 0 à 10 cm. Brun très foncé (7,5YR 2/3) humide. Humifère et contenant des débris fins de litière. 10 % de graviers (gneiss / charnockite moyennement altéré), formant à la surface un tapis très lâche. Faible structure grumeleuse fine. Limon sableux. Racines fines très abondantes.

AB De 10 à 23 cm. Brun rougeâtre foncé (5YR 3/3) humide. Peu humifère. 50 % de cailloux et graviers (gneiss / charnockite fortement altéré). Faible structure. Limon sableux. Racines fines abondantes.

B De 23 à 84 cm. Rouge jaunâtre sombre (5YR 3/6) humide. Non organique. 60 % de cailloux et graviers (gneiss / charnockite fortement altéré). Structure massive. Limon sableux. Racines fines peu abondantes.

B De 84 à 123 cm et plus. Rouge sombre (2,5YR 3/6) humide. Non organique. 20 % de cailloux et graviers (gneiss / charnockite très fortement altéré). Structure massive. Limon sableux. Racines fines peu abondantes.

Profond. du prélèvt cm	Refus tamis %	Granulométrie					Dens. app. tf g/cm ³	pH			Matière organique		
		SG %	SF %	LG %	LF %	A %		eau	KCl	ΔpH	C %	N %	C/N
0 - 10	12,5	43,9	29,4	6,3	7,3	13,0	1,10	5,52	4,96	0,56	3,41	0,21	16,2
10 - 23	49,8	43,7	29,2	6,3	7,4	13,4	1,27	5,55	4,75	0,80	1,72	0,12	14,3
23 - 84	63,8	46,0	26,9	7,3	7,4	12,3	1,46	5,58	5,12	0,46	0,56	0,04	15,9
84 - 123	19,8	44,3	24,5	7,5	9,3	14,5	1,52	5,53	5,63	-1,90	0,30	0,01	22,5

(suite)

CEC pH7	Bases échangeables					S/T pH7 %
	Ca	Mg	K	Na	S	
	mé / 100g					
11,7	6,0	1,7	0,2	0,0	7,9	68
6,1	1,3	0,5	0,1	0,0	1,9	31
1,4	0,2	0,2	0,0	0,0	0,3	23
2,1	0,1	0,1	0,0	0,0	0,2	10

El. acides éch.		CEC effec.
Al	Mn	
mé / 100g		
0,0	0,2	8,1
0,1	0,1	2,0
		0,3
		0,2

Profil : VIR

Horizon de surface (0-10 cm)	Analyse triacide												Σ	Ki = Si/Al ₂
	Perte feu %	Qz&ins %	SiO ₂ %	Al ₂ O ₃ %	Fe ₂ O ₃ %	CaO %	MgO %	K ₂ O %	Na ₂ O %	MnO %	P ₂ O ₅ %	TiO ₂ %		
sol<2mm	10,5	67,6	5,3	9,7	5,4	0,2	0,3	0,1	0,1	0,1	0,1	0,5	99,9	0,93

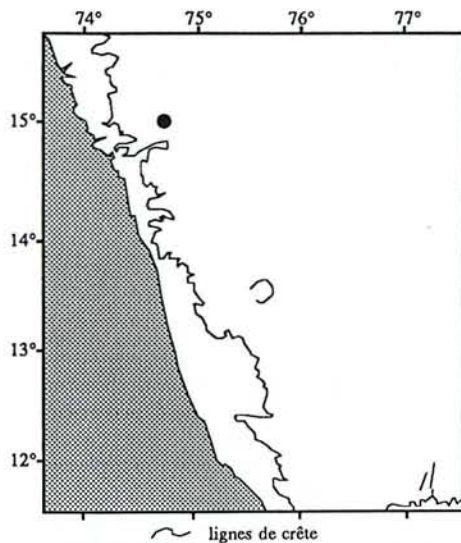
YEL

Localisation

lat : 15° 3' 10" N long : 74° 43' 55" E alt : 560 m

Ville proche : Yellapur

Accès : route de Yellapur à Haliyal, à 12 km de Yellapur (soit 6,5 km après l'abandon de la route de Hubli).



Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 1750 mm/an

Saison sèche édaphique : 6 - 8 mois

Régime thermique : Goa/Manglore/Hass-Belg.

Rafraîchissement estival moyen (régime intermédiaire)

Température atm. : m = 25,0°C Δ = 4,7°C

Température du sol : m = 23,9°C Δ = 4,8°C

Végétation : forêt décidue humide

(fortement anthropisée par la plantation du teck et par le feu)

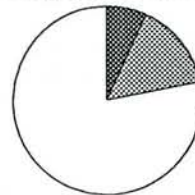
type *Lagerstræmia microcarpa* - *Tectona grandis* - *Dillenia pentagyna*

Période défoliée :

mi décembre - début mai

Hauteur 29 m
Surface terrière 31 m²/ha

Comportement écologique des espèces



☒ Sempervirent ripicole
☒ Sempervirent sciaphile
☒ Sempervirent mésophile
☒ Sempervirent héliophile
☐ Décidu

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

D	<i>Careya arborea</i>	4	4	-	D	<i>Schleichera oleosa</i>	-	2	-
D	<i>Grewia tiliifolia</i>	4	4	-	Sm	<i>Syzygium cumini</i>	-	2	-
D	<i>Dalbergia latifolia</i>	4	-	-	D	<i>Buchanania lanzan</i>	-	1	-
D	<i>Dillenia pentagyna</i>	4	-	-	D	<i>Cordia macleodii</i>	-	1	-
D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	4	-	-	D	<i>Terminalia paniculata</i>	-	1	-
D	<i>Tectona grandis</i>	4	-	-	D	<i>Diospyros melanoxylon</i>	-	-	4
D	<i>Terminalia alata</i>	4	-	-	Sh	<i>Eupatorium sp</i>	-	-	4
D	<i>Mitragyna parviflora</i>	1	1	-	Sh	<i>Toona ciliata</i>	-	-	4
Sh	<i>Catunaregam torulosa</i>	-	4	-	D	<i>Zizyphus rugosa</i>	-	-	4
Sm	<i>Alangium salvifolium</i>	-	2	2	Sh	<i>Dendrocalamus sp</i>	-	-	2
D	<i>Bauhinia racemosa</i>	-	2	-	Sh	<i>Flacourtia indica</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Blocs rocheux en surface : —

Localisation

lat : 8° 50' 10" N long : 77° 1' 50" E alt : 140 m

Village : Arippal

Accès : route de Kolattupuzha à Nedumangad, à 10 km de Kolattupuzha, entrée du hameau Arippal.

Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 3000 mm/an

Saison sèche édaphique : 2 - 2,5 mois

Régime thermique : Mangalore

Fort rafraîchissant estival ; moy. mens. inf. à celle d'hiver

Température atm. : m = 27,5°C $\Delta = ^\circ\text{C}$ Température du sol : m = 25,2°C $\Delta = ^\circ\text{C}$

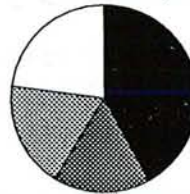
Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

(fortement dégradée par l'homme ; soutirage intensif de la litière)

type *Dipterocarpus bourdillonii* - *Dipterocarpus indicus* - *Anacolosa densiflora*Importance des Lauraceae $\approx$ 5%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 35 m

Surface terrière 33 m²/ha

Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Harpullia arborea</i>	4	4	4	Ss	<i>Diospyros buxifolia</i>	-	-	2
Sh	<i>Swietenia mahagoni</i>	4	4	-	Ss	<i>Knema attenuata</i>	-	-	2
D	<i>Terminalia paniculata</i>	4	4	-	Sh	<i>Mallotus philippensis</i>	-	-	2
D	<i>Terminalia alata</i>	4	-	-	Ss	<i>Symplocos cochinchinensis</i>	-	-	2
Sm	<i>Olea dioica</i>	-	4	4	Ss	<i>Syzygium mundagam</i>	-	-	2
Ss	<i>Hopea parviflora</i>	-	4	-	Sm	<i>Antidesma menasu</i>	-	-	1
Sh	<i>Alstonia scholaris</i>	-	2	-	Sh	<i>Aporosa lindleyana</i>	-	-	1
D	<i>Pterocarpus marsupium</i>	-	1	-	Sm	<i>Dimocarpus longan</i>	-	-	1
Sm	<i>Actinodaphne tadulingami</i>	-	-	4	Sm	<i>Ixora brachiata</i>	-	-	1
Ss	<i>Cinnamomum malabathrum</i>	-	-	4	Ss	<i>Syzygium gardneri</i>	-	-	1
Ss	<i>Epiprinus mallotiformis</i>	-	-	4	Sm	<i>Turpinia malabarica</i>	-	-	1
Ss	<i>Calamus gamblei</i>	-	-	2	D	<i>Vitex altissima</i>	-	-	1
Ss	<i>Casearia ovata</i>	-	-	2	Ss	<i>Xanthophyllum flavescens</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

KAP

Localisation

lat : 8° 55' 25" N long : 77° 12' 5" E alt : 540 m

Village : Kannupulimettu

Accès : route de Shencottah à Kannupulimettu (5,4 km), puis piste qui monte (5,4 km) ; poursuivre à pied 500 m au delà du col.

Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 2500 mm/an

Saison sèche édaphique : 0 ? mois

Régime thermique : Mangalore

Fort rafraîchissement estival ; moy. mens. inf. à celle d'hiver

Température atm. : m = 24°C $\Delta = ^\circ\text{C}$

Température du sol : m = 23°C $\Delta = ^\circ\text{C}$

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

(moyennement dégradée par l'homme)

type *Dipterocarpus bourdillonii* - *Dipterocarpus indicus* - *Anacolosa densiflora*

Importance des Lauraceae $\approx$ 20%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 34 m
Surface terrière 29 m²/ha



Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Ss	<i>Reinwardtiodendron anaimalaiense</i> ..	4	4	-	Ss	<i>Palaquium ellipticum</i>	-	1	-
Ss	<i>Actinodaphne malabarica</i>	4	-	1	Ss	<i>Syzygium mundagam</i>	-	1	-
Ss	<i>Knema attenuata</i>	4	-	1	Ss	<i>Calamus gamblei</i>	(liane)	-	4
Ss	<i>Apollonias arnottii</i>	4	-	-	Ss	<i>Pandanus sp</i>	-	-	4
Ss	<i>Cullenia exarillata</i>	1	-	-	Ss	<i>Psychotria sp</i>	-	-	4
Sh	<i>Ficus sp.</i>	1	-	-	Sh	<i>Nothapodytes foetida</i>	-	-	2
Ss	<i>Pæciloneuron indicum</i>	1	-	-	Ss	<i>Aglaia maiæ</i>	-	-	1
Ss	<i>Drypetus oblongifolia</i>	-	4	4	Ss	<i>Aglaia simplicifolia</i>	-	-	1
Ss	<i>Xanthophyllum flavescens</i>	-	4	1	Ss	<i>Cinnamomum sp.</i>	-	-	1
Ss	<i>Vateria indica</i>	-	4	-	Sm	<i>Dimocarpus longan</i>	-	-	1
Sm	<i>Baccaurea courtallensis</i>	-	2	-	Ss	<i>Garcinia sp.</i>	-	-	1
Ss	<i>Cryptocarya bourdillonii</i>	-	2	-	Ss	<i>Gymnacranthera canarica</i>	-	-	1
Ss	<i>Semecarpus auriculata</i>	-	1	1	Ss	<i>Litsea floribunda</i>	-	-	1
Sm	<i>Antidesma menasu</i>	-	1	-	Sm	<i>Mallotus stenanthus</i>	-	-	1
Sm	<i>Canarium strictum</i>	-	1	-	Ss	<i>Meiogyne ramarowii</i>	-	-	1
Ss	<i>Diospyros paniculata</i>	-	1	-	Ss	<i>Otonephelium stipulaceum</i>	-	-	1
Sh	<i>Mallotus tetracoccus</i>	-	1	-	Sm	<i>Turpinia malabarica</i>	-	-	1

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

MUN

Localisation

lat : 10° 3' 0" N long : 76° 51' 0" E alt : 460 m

Village :

Accès : route de Kothamangalam à Munnar : à 50 km de Munnar, piste à gauche vers Permankut, à suivre 5,5 km.

Climat / pédoclimat

Régime pluviométrique : Mangalore

Pluies de mousson (été)

Pluviosité annuelle moyenne : 5000 mm/an

Saison sèche édaphique : 2 - 2,5 mois

Régime thermique : Mangalore

Fort rafraîchissant estival ; moy. mens. inf. à celle d'hiver

Température atm. : m = 25,4°C $\Delta = ^\circ\text{C}$

Température du sol : m = 24°C $\Delta = ^\circ\text{C}$

Végétation : forêt sempervirente de basse altitude

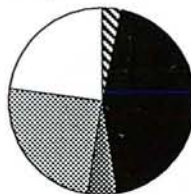
(très fortement anthropisée : bouquet sempervirent entouré de forêt décidue secondaire)

type *Dipterocarpus bourdillonii* - *Dipterocarpus indicus* - *Anacolosia densiflora*

Importance des Lauraceae $\approx$ 0%

Comportement écologique des espèces

Hauteur 25 m
Surface terrière 26 m²/ha



Liste botanique avec mention de l'écologie et de l'abondance / absence dans les trois étages

Sh	<i>Vernonia monosis</i>	4	4	2	Sr	<i>Hydnocarpus pentandra</i>	-	2	-
Ss	<i>Drypetes elata</i>	4	4	-	Ss	<i>Canthium dicoccum</i>	-	1	-
Ss	<i>Myristica dactyloides</i>	4	-	4	Ss	<i>Mastixia arborea</i>	-	1	-
D	<i>Terminalia alata</i>	2	2	-	Sm	<i>Turpinia malabarica</i>	-	1	-
D	<i>Terminalia paniculata</i>	2	2	-	Sh	<i>Ochlandra scriptoria</i>	-	-	4
D	<i>Terminalia bellirica</i>	2	-	-	Ss	<i>Calamus gamblei</i>	-	-	2
Ss	<i>Dysoxylum malabaricum</i>	1	-	-	Sh	<i>Mallotus tetracoccus</i>	-	-	2
D	<i>Lagerstræmia microcarpa</i>	1	-	-	Sm	<i>Olea dioica</i>	-	-	1
Sm	<i>Persea macrantha</i>	1	-	-	Ss	<i>Xanthophyllum flavescens</i>	-	-	1
Ss	<i>Hopea parviflora</i>	-	2	2					

Etage I : arbres dominants — Etage II : arbres du sous bois de hauteur > 3 m — Etage III : hauteur < 3 m

Annexe II

Methodes

1 Choix des sites de prélèvement

Les zones d'échantillonnage ont été sélectionnées de façon à couvrir le mieux possible la diversité des bioclimats et des types forestiers. Une fois sur place, le choix précis des sites d'étude a été réalisé en fonction du couvert végétal (le plus fermé possible), de l'éloignement des habitations et de la topographie (en évitant les bas fonds et les sommets).

2 Caractérisation de la végétation

La hauteur et la surface terrière des peuplements forestiers ont été mesurées au relascope de Bitterlich (par respectivement 1 et 5 mesures).

La composition botanique a été établie de façon semi-quantitative dans un rayon d'environ 30 m. Trois étages arborescents ont été distingués : les arbres dominants (étage I), les arbres du sous-étage dont la hauteur dépasse 3 m (étage II) et les arbres et arbustes de hauteur inférieure à 3 m (étage III). Un coefficient d'abondance dans chaque étage a été attribué à chaque espèce présente : 1 pour un seul individu rencontré, 2 pour deux individus, 4 au delà.

Chaque espèce végétale a été classée selon son écologie (avec l'aide de RAMESH, botaniste à l'I.F.P.), dans l'une des 5 catégories :

- sempervirente, ripicole,
- sempervirente, non ripicole, sciaphile,
- sempervirente, non ripicole, mésophile,
- sempervirente, non ripicole, héliophile,
- décidue.

L'abondance globale de chaque catégorie a été estimée grossièrement en faisant la somme des coefficients d'abondance, pondérés par un facteur 3 pour l'étage I, 2 pour l'étage II et 1 pour l'étage III. Des correctifs ont été ajoutés dans certains sites où une espèce était manifestement très dominante.

3 Observations des humus à diverses échelles

3.1 Observations de terrain

Un profil pédologique a été décrit dans chaque site (cf annexe I).

L'état de la litière et les traces d'activité des organismes décomposeurs ont été observés à chacune des principales saisons de l'année (saison sèche, mousson, fin de mousson).

3.2 Observations micromorphologiques

Le prélèvement, l'imprégnation et la confection des lames minces ont été réalisés selon la méthode décrite par DOIRISSE (1986). Des lames épaisses de 3 mm ont été préparées selon le même principe, permettant d'avoir une vue tridimensionnelle des structures.

Les lames ont été observées à la loupe binoculaire et au microscope (pour les lames minces).

3.3 Observations ultrastructurales

Des agrégats de sol (2-3 mm) ont été prélevés à environ 3 cm de profondeur, et fixés dans les heures suivantes par imprégnation avec une solution d'acide osmique à 1%. Après un délai de 16 h, les échantillons ont été rincés au tampon phosphate à pH 7,2, puis inclus dans de la gélose, et enfin progressivement déshydratés dans l'acétone. Les échantillons ont été conservés ainsi jusqu'au laboratoire du Centre de Pédologie Biologique, Nancy, pour y être inclus dans la résine, colorés à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb (REYNOLDS, 1963) et observés au microscope électronique à transmission. Les détails du protocole sont décrits par VILLEMIN et TOUTAIN (1986).

4 Quantification de la litière et de certains organismes

4.1 Prélèvements de litière

Ce protocole a été établi en fonction de contraintes spécifiques en temps de travail et en volume transportable.

La litière a été prélevée sur 20 carrés de 0,5 m², dont l'emplacement a été défini par un maillage rectangulaire de 10 m de côté, comportant 5 lignes et 4 colonnes. Un tamis de 2 mm (à mailles carrées) a été utilisé pour séparer la litière de la matière organique du sol.

Cette litière a été séparée sur place en feuilles entières, débris fins, branches de diamètre < 2 cm et branches de diamètre > 2 cm. Un tamis de 1,25 cm a permis de séparer rapidement (mais arbitrairement) les feuilles "entières" des débris ; un grand nombre de branchettes passées au travers de ce tamis ont été récupérées et mises avec les petites branches. Toutes ces fractions ont été enfermées dans des sacs en plastique, numérotées et pesées. Un quart seulement des échantillons a été conservé ainsi jusqu'au laboratoire, provenant de 5 carrés de prélèvements désignés par tirage aléatoire (mais de façon à ce que chaque ligne et chaque colonne soit

représentées au moins une fois). Les feuilles entières des 15 sacs restants ont été séchées à l'air (en 1 ou 2 nuits) et brassées ensemble, et un sous-échantillon de 25 à 100% a été conservé, selon le volume total (pour obtenir environ 600 g de matière sèche). Tout le matériel végétal restant a été jeté.

Au laboratoire, les échantillons ont été séchés 24 h à 60°C et repesés. Un taux d'humidité moyen pour chaque fraction de chaque site a été calculé, puis utilisé pour estimer les poids secs des 15 autres échantillons abandonnés sur le terrain. Les débris ont été ensuite séparés en fonction de leur origine foliaire ou non jusqu'à une taille d'environ 5 mm, la moyenne de ces proportions mesurées étant utilisée pour les débris des 15 échantillons abandonnés sur le terrain. En dessous de cette taille (et au dessus de 2 mm, qui reste la limite inférieure de référence), 10 échantillons seulement ont été triés complètement, et la proportion moyenne des débris d'origine foliaire qui en a été déduite a été appliquée à tous les sites.

La litière foliaire est constituée de la somme des feuilles entières et des débris d'origine foliaire de toutes tailles. La petite litière totale est la somme du reste, exceptées les branches de diamètre > 2 cm.

4.2 Estimation de l'envahissement des feuilles par les champignons de pourriture blanche

Les échantillons de feuilles entières séchées à l'air sur le terrain (cf ci-dessus) ont été triés selon les espèces végétales et selon la présence/absence de blanchiment attribuable aux champignons (la zone décolorée est limitée par un fin liséré noir). Pour chaque espèce végétale, un taux de blanchiment a été estimé par la proportion (en poids sec à 60°C) des feuilles infectées (même très partiellement).

4.3 Biomasse des vers de terre

Dans 10 sites d'étude, les vers de terre ont été collectés par excavation et tri manuel de deux fosses de 0,5 m² x 0,4 m, en distinguant les couches de sol 0-10, 10-20, 20-40 cm. Puis, 10 l d'eau + 25 ml de formol ont été versés dans chaque trou (mais cela n'a jamais permis de collecter des vers de terre supplémentaires).

Dans toutes les autres stations, les vers de terre ont été inventoriés en creusant trois trous de 25x25x25 cm.

Les vers ont été tués dans de l'alcool faiblement concentré, puis conservés dans une solution de formol à 4,5%. Les vers ont été rapidement séchés sur du papier ouaté avant d'être pesés, puis mesurés et décrits morphologiquement. Les poids ont été multipliés par 4/3 pour obtenir un équivalent en poids frais.

Les identifications taxonomiques ont été faites par R. D. KALE et KUBRA BANO, du département de zoologie de l'Université des Sciences Agricoles (U.A.S.) de Bangalore.

Ensuite, une vingtaine d'espèces parmi les plus communes ont été emmenées en France pour être identifiées par P. LAVELLE selon la typologie écologique présentée dans le texte.

5 Caractérisation des sols

5.1 Prélèvements de sol

Les profils pédologiques décrits dans l'annexe I ont été échantillonnés en continu sur toute la hauteur ; les coupures respectent en général les horizons pédologiques, mais la limite supérieure de l'horizon le plus profond est parfois arbitraire. En outre, quatre cylindres (en général), de 100 ou 1000 cm³, ont été prélevés aux diverses profondeurs pour les estimations de densité apparente.

Les quatre profils de 44 cm des sites AGU, BRSH, UPB, YEL ont été échantillonnés avec des gros cylindres (11 cm x 91 cm² = 1000 cm³). Un cylindre est enfoncé dans l'horizon de surface, puis est dégagé d'un côté jusqu'à obtention d'une surface plane horizontale au niveau de la limite inférieure du cylindre. Un second cylindre est alors enfoncé dans cette surface plane, jusqu'à ce que son bord supérieur soit en face du bord inférieur du premier cylindre. Ce dernier est alors complètement dégagé et enlevé, et une série semblable d'opérations est effectuée pour les cylindres suivants.

Les horizons de surface d'épaisseur homogène (0-11 cm) des 26 sites ont été échantillonnés avec les mêmes gros cylindres (4 prélèvements mélangés, sauf pour ceux des sites ANS, BAB, YEL qui ont été analysés séparément).

Les cylindres utilisés pour les mesures saisonnières d'humidité et de densité apparente dans les horizons de surface sont de plus petite taille (5 cm x 20 cm² = 100 cm³). Deux répétitions par site et par saison ont été faites.

Les horizons de surface des sites BAL, KOSH, NIR, UPP, utilisés pour les fractionnements physico-chimiques saisonniers sont le mélange de 5 prélèvements de l'horizon 0-6 cm, à l'intérieur d'une même aire de 100 m².

5.2 Caractérisations physiques des sols

1 Température

Les températures du sol à diverses profondeurs sont toujours mesurées dans des fosses fraîchement creusées.

Les mesures de mai 1988, octobre 1988 et février 1989 ont été faites avec un thermomètre à mercure, le sol étant préalablement perforé par une tige métallique de même diamètre que le

thermomètre pour assurer un bon contact et éviter les échanges thermiques avec l'air extérieur. En mai, il n'y a pas eu de répétition, mais 6 mesures ont été faites dans le profil à 1, 5, 10, 25, 50 et 100 cm de profondeur, permettant de rectifier une éventuelle donnée aberrante ; au moins 2 répétitions ont été faites pour les autres séries de mesure.

Les mesures d'octobre 1988 et février 1989 ont été faites avec un thermomètre digital à thermocouple, étalonné sur le thermomètre à mercure. Chaque valeur est la moyenne de 4 emplacements x 2 répétitions.

2 Densité et humidité

La densité apparente et l'humidité des échantillons globaux ont été mesurées sur des échantillons prélevés au cylindre ; la densité apparente des éléments grossiers a été mesurée au pycnomètre, après enrobage dans la paraffine (2 déterminations pour chaque horizon de chaque profil).

Le calcul de l'humidité pondérale de la terre fine a été effectué en supposant que les éléments grossiers retenaient une quantité d'eau équivalente à 6,5% de leur poids, cette valeur étant en fait une estimation de leur teneur en eau au pF 4,2 (BOA, 1983, cité par PETERSCHMITT, 1991).

Tous les calculs d'interpolation de la densité apparente ont été faits avec la densité apparente de la terre fine par rapport au *volume utile* (que nous définissons comme le volume total moins le volume apparent des éléments grossiers). Cette grandeur présente l'avantage de ne pas dépendre de la quantité et de la densité des éléments grossiers.

La densité réelle de la terre fine a été calculée en supposant la densité réelle du support minéral égale à 2,7 et celle de la matière organique à 1,05, et en appliquant la formule :

$$dr(Tf) = \frac{2,7}{1 + 0,0172.\%C.(\frac{2,7}{1,05} - 1)}$$

où %C est la teneur en carbone de la terre fine (Tf) en pourcentage, et où 1,72 est le facteur de proportionnalité entre le carbone et la matière organique.

3 Potentiel matriciel (pF) (méthode standard de l'Institut français de Pondichéry)

L'humidité au pF 4,2 est mesurée à la presse à membrane sur la terre tamisée à 2 mm.

4 Granulométrie (méthode standard de l'Institut français de Pondichéry)

La matière organique est détruite par H₂O₂, puis l'échantillon est dispersé par l'hexamétaphosphate de sodium. Après sédimentation, les classes argile et limon fin sont prélevées à la pipette de Robinson, puis complètement éliminées par siphonnage. Les classes restantes sont séparées par tamisage.

5.3 Caractérisations chimiques des sols

(méthodes standard de l'Institut français de Pondichéry)

Le pH (eau et KCl) est mesuré au pH mètre à électrode de verre, en utilisant un rapport sol/solution de 2/5.

Les bases échangeables sont extraites par l'acétate d'ammonium à pH 7 et dosées par spectrophotométrie d'absorption atomique (Ca, Mg, K, Na).

La capacité d'échange cationique est déterminée à la suite des bases échangeables, par percolation d'une solution de NaCl.

L'aluminium et le manganèse échangeables sont extraits par une solution normale de KCl (100 ml pour 10 g de sol). Al est dosé par spectrophotométrie d'absorption atomique, Mn par colorimétrie.

Les éléments totaux sont extraits par la **méthode triacide** (acides sulfurique, nitrique et chlorhydrique concentrés, bouillants) : les insolubles sont pesés et les éléments solubles sont dosés par gravimétrie (Si), spectrophotométrie d'absorption atomique (Ca, Mg, K, Na, Al, Fe) ou colorimétrie (Mn, P, Ti).

5.4 Caractérisations de la matière organique

1 Carbone, Azote

Pour une partie des échantillons, le carbone et l'azote ont été dosés simultanément au CHNO Carlo Erba. Pour les autres échantillons, le carbone seul a été dosé, au Carmhograf Wosthoff.

2 Fractionnement physique de la matière organique

Deux protocoles différents ont été employés selon les séries d'échantillons (voir le texte).

A Séparation à 10 et 50 μm , après agitation du sol dans l'eau (16 h) avec des billes d'agate. La fraction $> 50 \mu\text{m}$ est séparée par tamisage, et celle $< 20 \mu\text{m}$ par sédimentation et siphonnage jusqu'à épuisement, permettant de collecter finalement la fraction 20-50 μm .

B Séparation à 2, 20, 50, et 200 μm , après agitation du sol dans l'hexamétophosphate de sodium pendant 16 h, plus 2 h avec des billes d'agate, plus 4 h supplémentaires pour les sols argileux après avoir retiré les billes. Les fractions 50-200 μm et 200-2000 μm sont séparées par tamisage. La suspension est soumise à une ultrasonification de 10 mn, puis mise à sédimenter et deux prélèvements à la pipette de Robinson sont effectués pour obtenir une première mesure des poids des fractions 0-2 μm et 2-20 μm ; la seconde mesure est obtenue par

sédimentation et siphonnage jusqu'à épuisement, permettant de collecter finalement la fraction 20-50 μm .

3 Extraction alcaline

Deux protocoles légèrement différents ont été employés selon les séries d'échantillons (voir le texte).

A La première est une méthode standard du Centre de Pédologie Biologique :

i) sur 1 g de sol broyé : 3 extractions successives avec 20 ml de pyrophosphate de sodium 0,1 N à pH 9,7 (agitation pendant 1 heure puis centrifugation à 8000 trs/mn pendant 10 mn),

ii) sur le culot : un rinçage avec 10 ml de HCl N/10,

iii) sur 25 ml de solution d'extraction : une précipitation des AH par ajout de HCl 2N jusqu'à pH 1,5, suivie d'une agitation et d'un repos d'une nuit à 4°C, puis d'une centrifugation à 12000 trs/mn pendant 20 mn et de la collecte du surnageant (contenant les AF), d'un rinçage avec 10 ml de HCl N/10 et d'une seconde centrifugation à 12000 trs/mn pendant 20 mn, le nouveau surnageant étant ajouté au premier,

iv) un dosage du carbone des AF+AH au Carmhograf Wosthoff et des AF au TCM Carlo Erba.

B La méthode modifiée est semblable à la précédente, mais comporte 4 extractions avec 100 ml de pyrophosphate de sodium, pour un poids de sol variant de 0,7 à 3 g, tel que la quantité de carbone contenue soit proche de 0,1 g.

Annexe III

Liste botanique

Identification taxonomique des espèces végétales dont la sensibilité aux champignons de pourriture blanche est présentée dans le tableau 3-IV.

<i>Carallia brachiata</i> (Lour.) Merr.	Rhizophoraceae
<i>Cinnamomum malabathrum</i> (Burm.f.) Bl.	Lauraceae
<i>Dimocarpus longan</i> Lour.	Sapindaceae
<i>Hopea parviflora</i> Bedd.	Dipterocarpaceae
<i>Lagerstræmia microcarpa</i> Wt.	Lythraceae
<i>Neolitsea zeylanica</i> (Nees) Merr.	Lauraceae
<i>Persea macrantha</i> (Nees) Kosterm.	Lauraceae
<i>Pæciloneuron indicum</i> Bedd.	Clusiaceae
<i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeeis	Myrtaceae
<i>Terminalia alata</i> Roth	Combretaceae
<i>Terminalia bellirica</i> (Gaertn.) Roxb.	Combretaceae

Annexe IV

Litières

Station	Litière séchée à 60°C (g/m ²)									
	F	Df	Ddf	B	Db	Ddb	Dfr	Ddfr	ΣF	ΣF,B,Fr
AGU	337	47	60	265	39	49	0	1	444	796
ANS	245	46	31	436	86	59	1	1	322	904
BAB	450	114	167	540	131	192	13	17	730	1593
BAL	89	36	38	131	38	41	0	0	164	374
BANI	38	4	22	91	8	45	3	12	64	208
BHA	298	17	22	247	25	34	0	0	337	644
BREV	332	156	120	499	166	127	7	5	608	1400
BRSH	516	157	185	763	174	205	4	5	858	2001
KAN	235	107	98	436	69	64	8	6	440	1009
KOEV	184	15	12	331	35	28	0	0	211	605
KOSH	202	62	37	477	109	66	5	3	301	953
LON	292	53	73	338	57	79	12	13	418	892
MAK	367	21	35	288	68	112	5	7	423	891
NIR	147	43	20	415	74	34	5	2	210	733
RIP	237	55	105	276	49	93	1	1	397	814
SHA	66	7	7	244	23	24	0	0	80	370
SOM	121	16	16	261	46	46	0	0	153	506
SOR	158	34	45	290	53	68	2	3	237	648
UPB	320	89	75	375	133	112	3	2	485	1104
UPH	280	67	85	358	113	142	2	3	432	1045
VIR	183	48	78	325	101	163	4	6	310	899
YEL	93	16	26	206	38	60	1	1	136	440

F feuilles et débris foliaires retenus par un tamis de maille 12,5 mm
Df débris foliaires de taille 5-12,5 mm
Ddf débris foliaires de taille 2-5 mm

B, Db, Ddb id. à F, Df, Ddf, mais pour les branchettes de diamètre < 2 cm
Dfr, Ddfr id. à Df, Ddf, mais pour les fruits

ΣF = F + Df + Ddf

ΣF,B,Fr = F + Df + Ddf + B + Db + Ddb + Dfr + Ddfr

Annexe V

Stocks sur 1 m de profondeur

Station	VU %vol	%ALf %tm105°	QALf kg(105°)/m2/m	QC
AGU	45,6	57,4	249	8,2
ANS	94,4	87,8	765	18,5
BAB	77,1	66,1	305	33,7
BAL	100,0	51,9	750	13,1
BANI	79,1	59,3	575	15,1
BANK	100,0	47,1	606	17,2
BHA	50,5	58,8	291	6,6
BREV	87,2	53,7	446	12,8
BRSH	65,9	61,0	296	16,8
KAN	74,1	74,8	461	13,8
KOEV	53,2	69,9	297	11,6
KOSH	59,0	80,7	348	12,6
LON	87,6	83,2	804	18,4
MAK	51,0	51,2	271	9,2
NIR	51,5	62,7	298	11,7
RIP	72,5	48,3	369	13,7
SHA	99,8	50,2	651	18,7
SOM	67,8	55,2	359	13,0
SOR	53,5	57,2	343	7,5
UPB	80,5	43,4	376	11,9
UPH	61,5	38,7	249	10,2
VIR	65,5	21,1	163	7,5
YEL	85,1	45,5	554	12,0

VU Volume utile
 ALf Argile plus limon fin
 C Carbone
 %vol % du volume total
 %tm105° % du poids de terre fine minérale

Annexe VI

Analyses pédologiques des échantillons prélevés avec les gros cylindres

Station	Série	Profondeur cm		Occupation du volume total %vol			Granulométrie %<105°					Mat. org. %<105°		Racines g60°/dm ³ (<2mm)
		sup	inf	Eg>2mm	Tf<2mm	Porosité	SG	SF	LG	LF	A	C	N	
AGU	P1	0	11	19,6	31,6	48,8	23,8	16,9	9,3	22,9	27,0	3,70	0,31	1,38
AGU	P1	11	22	39,3	22,0	38,8	23,9	16,4	10,2	19,9	29,6	2,50	0,23	0,43
AGU	P1	22	33	45,6	16,1	38,3	20,4	15,3	10,1	18,7	35,5	1,68	0,16	0,23
AGU	P1	33	44	40,0	18,8	41,1	23,6	12,8	8,3	17,2	38,1	1,66	0,16	0,37
AGU	P2	0	11	18,7	28,5	52,8	29,3	13,5	10,3	20,5	26,4	4,10	0,33	3,88
AGU	P2	11	22	17,7	32,3	50,0	26,7	16,0	11,8	19,4	26,0	2,21	0,18	0,54
AGU	P2	22	33	10,0	35,2	54,7	29,9	15,8	11,6	18,0	24,6	1,24	0,11	0,08
AGU	P2	33	44	7,5	35,6	56,9	31,6	15,3	12,4	20,0	20,7	0,84	0,07	0,17
AGU	P3	0	11	32,6	19,0	48,4	24,7	6,8	6,7	24,2	37,5	5,81	0,47	1,65
AGU	P3	11	22	38,4	21,3	40,4	26,6	6,9	6,7	25,2	34,6	2,74	0,26	0,30
AGU	P3	22	33	30,5	28,2	41,4	33,6	12,7	11,0	16,3	26,5	1,18	0,11	0,19
AGU	P3	33	44	32,9	29,5	37,6	34,6	13,1	10,1	13,7	28,5	0,61	0,05	0,00
AGU	P4	0	11	22,5	21,8	55,7	21,9	8,0	7,7	19,1	43,3	6,66	0,51	2,03
AGU	P4	11	22	43,3	18,2	38,6	22,1	7,5	7,9	26,1	36,3	3,65	0,32	0,55
AGU	P4	22	33	42,2	18,2	39,6	21,0	8,2	7,6	22,5	40,8	2,23	0,22	1,24
AGU	P4	33	44	44,5	19,0	36,4	20,4	6,1	5,9	18,3	49,4	1,42	0,16	0,15
BRSH	P1	0	11	20,3	14,5	65,2	10,8	5,8	7,2	36,6	39,5	15,08	1,37	3,33
BRSH	P1	11	22	26,0	18,1	56,0	15,4	6,4	7,9	35,1	35,1	8,41	0,89	1,72
BRSH	P1	22	33	26,3	21,5	52,2	17,8	7,1	9,5	37,4	28,2	6,62	0,71	0,86
BRSH	P1	33	44	20,8	24,0	55,2	17,3	7,3	11,3	40,2	23,9	4,93	0,51	0,31
BRSH	P2	0	11	27,9	18,4	53,6	21,9	5,4	11,2	21,0	40,5	12,13	1,02	0,52
BRSH	P2	11	22	35,1	19,4	45,6	20,6	7,1	8,2	36,9	27,2	6,71	0,66	1,14
BRSH	P2	22	33	32,6	22,3	45,0	20,4	9,2	9,2	38,1	23,1	4,82	0,49	0,62
BRSH	P2	33	44	36,9	15,8	47,3	23,0	12,8	13,6	31,2	19,4	2,92	0,29	0,34
BRSH	P3	0	11	13,6	21,1	65,4	23,8	5,7	6,2	21,6	42,7	13,62	1,16	1,79
BRSH	P3	11	22	24,2	22,7	53,1	26,4	6,4	5,7	25,3	36,2	8,22	0,81	0,85
BRSH	P3	22	33	27,1	25,3	47,6	23,0	6,5	6,2	35,2	29,1	5,80	0,58	0,88
BRSH	P3	33	44	26,4	27,8	45,7	24,4	7,4	11,4	35,3	21,4	4,02	0,40	0,55
BRSH	P4	0	11	8,1	21,3	70,6	14,1	5,6	6,7	34,0	39,6	14,80	1,35	3,13
BRSH	P4	11	22	21,4	26,9	51,7	35,2	12,5	8,3	22,3	21,7	5,95	0,58	0,72
BRSH	P4	22	33	45,7	14,3	40,0	23,2	9,4	8,3	33,5	25,6	5,87	0,60	0,47
BRSH	P4	33	44	9,0	34,4	56,6	25,2	11,7	10,9	31,7	20,4	3,97	0,41	0,80
UPB	P1	0	11	9,0	40,7	50,3	40,2	24,7	6,1	10,2	18,8	2,25	0,16	4,54
UPB	P1	11	22	24,7	34,4	40,8	41,1	20,5	6,0	9,1	23,3	1,14	0,09	0,60
UPB	P1	22	33	22,4	39,3	38,3	44,1	16,5	4,7	7,7	27,0	0,84	0,07	0,31
UPB	P1	33	44	17,4	40,8	41,8	38,4	17,4	5,5	10,0	28,7	0,55	0,04	0,08
UPB	P2	0	11	19,8	24,6	55,7	38,5	23,6	6,0	11,1	20,8	3,17	0,23	4,18
UPB	P2	11	22	18,6	33,0	48,5	27,6	21,4	6,4	11,8	32,7	1,57	0,13	0,79
UPB	P2	22	33	25,7	26,2	48,1	27,6	16,7	5,3	11,2	39,2	1,41	0,12	0,45
UPB	P2	33	44	13,4	31,1	55,5	26,7	15,1	4,7	10,4	43,0	1,13	0,10	0,03
UPB	P3	0	11	10,1	39,6	50,3	45,8	23,0	5,9	9,0	16,3	1,73	0,13	3,34
UPB	P3	11	22	5,3	44,9	49,9	38,9	20,7	6,7	10,0	23,7	1,04	0,09	0,99
UPB	P3	22	33	6,2	38,9	54,9	32,7	17,8	6,3	9,5	33,7	0,98	0,09	0,52
UPB	P3	33	44	4,5	41,0	54,5	38,5	16,5	5,9	8,5	30,6	0,77	0,07	0,39
UPB	P4	0	11	3,5	39,3	57,2	36,8	21,7	5,6	10,0	26,0	3,39	0,25	2,79
UPB	P4	11	22	15,6	34,9	49,5	37,4	21,0	6,6	10,3	24,7	1,45	0,12	0,19
UPB	P4	22	33	15,3	36,1	48,6	30,4	21,0	6,4	11,0	31,3	1,46	0,13	0,52
UPB	P4	33	44	7,4	39,3	53,3	25,0	17,6	5,3	10,4	41,7	1,38	0,12	0,16
YEL	P1	0	11	1,0	48,9	50,1	7,2	19,4	22,4	18,9	32,1	3,45	0,23	1,69
YEL	P1	11	22	3,1	49,6	47,3	8,5	19,0	22,2	18,9	31,4	1,96	0,16	0,95
YEL	P1	22	33	0,5	53,1	46,4	5,9	16,4	18,5	18,8	40,5	1,21	0,10	0,37
YEL	P1	33	44	19,4	35,9	44,7	6,7	15,1	16,2	19,8	42,3	1,01	0,09	0,30
YEL	P2	0	11	0,5	52,2	47,3	8,9	22,2	23,7	18,5	26,7	2,28	0,16	1,18
YEL	P2	11	22	1,3	48,5	50,2	8,9	19,3	21,3	19,6	30,9	1,52	0,12	0,31
YEL	P2	22	33	0,3	54,4	45,3	7,5	18,1	19,1	20,4	35,0	1,11	0,09	0,23
YEL	P2	33	44	0,3	52,9	46,8	6,6	17,3	18,7	20,3	37,0	0,85	0,08	0,34
YEL	P3	0	11	1,0	52,6	46,5	9,5	24,0	24,8	17,0	24,7	2,39	0,16	1,26
YEL	P3	11	22	1,7	54,3	44,0	9,6	23,9	23,1	17,7	25,7	1,34	0,11	0,61
YEL	P3	22	33	1,4	56,6	42,0	9,2	24,2	22,0	17,5	27,1	1,01	0,08	0,53
YEL	P3	33	44	1,2	51,5	47,3	9,3	21,7	21,1	18,6	29,3	0,80	0,07	0,03
YEL	P4	0	11	0,2	51,1	48,7	7,3	18,2	25,1	21,1	28,3	2,58	0,20	0,54
YEL	P4	11	22	0,5	50,7	48,8	8,4	18,4	23,9	20,1	29,2	1,74	0,14	1,02
YEL	P4	22	33	0,6	54,8	44,6	7,1	20,3	23,0	19,9	29,7	1,31	0,10	0,30
YEL	P4	33	44	0,5	55,3	44,2	6,2	19,2	21,6	19,6	33,4	1,12	0,09	0,25

Station Série	Profondeur cm		pH		Bases échangeables et C.E.C. me/100g-tf105°				
	sup	inf	eau	KCl	Ca	Mg	K	Na	TPH7
AGU P1	0	11	5,21	4,69	4,30	1,06	0,01	0,21	12,65
AGU P1	11	22	5,04	4,57	1,56	0,53	0,01	0,12	10,28
AGU P1	22	33	5,00	4,65	1,18	0,59	0,00	0,11	7,18
AGU P1	33	44	4,95	4,64	1,43	0,52	0,28	0,12	8,31
AGU P2	0	11	5,16	4,75	3,23	1,07	0,18	0,25	13,39
AGU P2	11	22	5,02	4,70	0,59	0,40	0,00	0,12	8,71
AGU P2	22	33	5,13	4,85	0,62	0,51	0,04	0,09	6,24
AGU P2	33	44	5,32	5,29	0,39	0,21	0,00	0,06	5,51
AGU P3	0	11	5,35	4,84	7,49	2,50	0,03	0,31	19,69
AGU P3	11	22	5,14	4,61	2,61	0,95	0,57	0,23	12,50
AGU P3	22	33	5,22	5,22	1,24	0,42	0,35	0,09	6,65
AGU P3	33	44	5,65	5,54	0,94	0,46	0,11	0,09	5,94
AGU P4	0	11	5,52	5,04	21,95	3,10	0,07	0,33	24,51
AGU P4	11	22	5,31	4,69	3,71	1,09	0,04	0,24	14,75
AGU P4	22	33	5,33	4,82	2,47	0,89	0,07	0,21	11,09
AGU P4	33	44	5,37	4,97	2,22	0,82	0,14	0,16	8,38
BRSH P1	0	11	5,83	5,36	33,95	5,55	0,14	1,01	54,43
BRSH P1	11	22	5,91	5,30	15,49	2,68	0,27	0,47	32,04
BRSH P1	22	33	5,39	4,74	5,60	1,13	0,05	0,29	26,85
BRSH P1	33	44	5,28	4,58	3,79	1,03	0,21	0,20	19,85
BRSH P2	0	11	5,82	5,34	25,56	3,10	0,05	1,53	46,95
BRSH P2	11	22	5,66	5,05	11,91	1,59	0,09	1,07	25,89
BRSH P2	22	33	5,38	4,72	6,95	1,08	0,05	0,81	21,88
BRSH P2	33	44	5,13	4,43	4,75	1,14	0,04	0,42	18,50
BRSH P3	0	11	5,90	5,32	24,93	3,41	0,10	1,29	44,06
BRSH P3	11	22	5,62	5,02	10,58	1,39	0,12	0,64	28,91
BRSH P3	22	33	5,36	4,60	4,38	0,71	0,05	0,39	23,11
BRSH P3	33	44	5,21	4,48	3,40	0,64	0,03	0,31	38,90
BRSH P4	0	11	5,65	5,23	30,59	1,51	0,11	1,25	54,06
BRSH P4	11	22	5,75	5,36	8,36	1,52	0,09	0,37	24,88
BRSH P4	22	33	5,52	5,01	7,90	1,23	0,10	0,48	23,39
BRSH P4	33	44	5,33	4,81	6,17	0,93	0,08	0,33	18,89
UPB P1	0	11	4,92	4,18	1,83	0,97	0,00	0,15	8,62
UPB P1	11	22	4,68	4,08	0,44	0,40	0,00	0,06	5,55
UPB P1	22	33	4,68	4,12	0,11	0,15	0,00	0,04	4,66
UPB P1	33	44	4,85	4,25	0,19	0,19	0,00	0,02	4,89
UPB P2	0	11	4,74	4,18	2,96	1,57	0,14	0,17	10,74
UPB P2	11	22	4,38	3,92	0,46	0,76	0,02	0,07	8,86
UPB P2	22	33	4,42	3,97	0,31	0,48	0,03	0,05	9,69
UPB P2	33	44	4,46	4,03	0,23	0,46	0,00	0,05	8,63
UPB P3	0	11	4,90	4,38	1,88	1,00	0,00	0,10	6,99
UPB P3	11	22	4,42	3,96	0,29	0,46	0,00	0,04	6,39
UPB P3	22	33	4,38	3,93	0,14	0,50	0,03	0,05	7,48
UPB P3	33	44	4,42	4,01	0,04	0,44	0,00	0,03	6,25
UPB P4	0	11	5,10	4,60	5,08	2,03	0,00	0,16	11,69
UPB P4	11	22	4,55	4,10	0,41	0,47	0,00	0,07	6,54
UPB P4	22	33	4,60	4,13	0,98	0,66	0,03	0,08	6,30
UPB P4	33	44	4,52	4,05	0,43	0,61	0,02	0,07	8,45
YEL P1	0	11	6,08	5,31	19,51	5,31	0,06	0,77	26,01
YEL P1	11	22	5,95	5,00	14,34	4,99	0,04	0,45	22,34
YEL P1	22	33	5,66	4,52	12,87	1,06	0,36	0,39	23,02
YEL P1	33	44	5,74	4,61	13,92	1,06	0,07	0,36	22,51
YEL P2	0	11	5,83	5,08	12,45	3,09	0,06	0,45	19,66
YEL P2	11	22	5,53	4,64	11,14	3,18	0,04	0,34	17,64
YEL P2	22	33	5,71	4,70	10,95	3,88	0,05	0,30	19,45
YEL P2	33	44	5,68	4,62	10,46	3,99	0,10	0,27	18,67
YEL P3	0	11	5,83	5,14	12,65	2,59	0,04	0,29	17,62
YEL P3	11	22	5,73	4,90	8,65	1,98	0,05	0,17	14,46
YEL P3	22	33	5,75	4,78	8,99	2,39	0,01	0,18	13,95
YEL P3	33	44	5,96	4,94	7,61	2,44	0,13	0,23	12,75
YEL P4	0	11	6,00	5,18	12,39	3,07	0,01	0,28	19,31
YEL P4	11	22	5,60	4,78	10,14	2,44	0,05	0,21	17,64
YEL P4	22	33	5,67	4,72	9,89	2,07	0,03	0,18	14,55
YEL P4	33	44	5,83	4,80	9,89	2,15	0,10	0,20	15,28

Station	Série	Profondeur cm		Elts gr. %vol (>2mm)	Granulométrie %tm105°					C %tf105°	Bases échangeables et C.E.C. me/100g-tf105°				
		sup	inf		SG	SF	LG	LF	A		Ca	Mg	K	Na	TpH7
AGU	S	0	11	16,1	22,6	13,3	7,0	20,0	37,0	4,33	4,57	1,53	0,25	0,01	20,11
ANS	S1	0	11	17,1	11,6	6,8	3,2	23,5	55,0	5,88	10,49	2,49	0,65	0,05	25,22
ANS	S2	0	11	2,0	5,1	4,6	3,3	35,3	51,6	7,76	16,30	2,97	0,77	0,03	29,71
ANS	S3	0	11	18,0	10,9	6,4	3,1	32,4	47,3	7,28	10,96	2,49	0,56	0,05	30,59
ANS	S4	0	11	10,0	10,7	6,4	3,8	27,0	52,1	6,09	10,49	2,60	0,60	0,05	25,32
ARI	S	0	11	0,1	54,1	22,0	1,8	5,4	16,6	1,97	0,74	0,59	0,00	0,12	6,77
BAB	S1	0	11	40,8	27,9	24,2	18,6	12,4	16,9	6,97	9,52	2,90	0,34	0,00	18,98
BAB	S2	0	11	17,4	9,5	11,0	7,6	25,4	46,5	16,37	38,95	4,87	1,11	0,16	65,89
BAB	S3	0	11	12,4	3,9	5,2	3,9	26,1	60,8	19,51	30,87	5,79	0,85	0,12	73,25
BAB	S4	0	11	14,0	2,5	0,5	5,5	34,4	57,1	18,87	45,84	6,47	1,11	0,09	75,14
BAL	S	0	11	1,0	16,3	30,2	15,4	11,5	26,6	2,57	10,09	2,86	0,45	0,02	15,82
BANI	S	0	11	4,9	26,0	17,1	7,0	14,6	35,2	3,67	13,03	4,57	0,43	0,00	23,36
BHA	S	0	11	32,2	19,0	11,2	7,3	25,2	37,2	4,20	2,54	0,96	0,23	0,01	14,37
BREV	S	0	11	19,2	35,2	11,3	5,1	20,1	28,3	8,65	18,01	3,43	0,65	0,00	32,47
BRSH	S	0	11	15,3	12,5	10,4	4,5	27,2	45,3	15,54	30,27	4,78	1,02	0,12	57,98
KAN	S	0	11	11,8	8,0	5,7	4,7	27,2	54,5	6,06	9,77	2,39	0,33	0,03	24,69
KAP	S	0	11	0,1	42,9	12,1	2,7	13,4	28,8	2,45	6,45	1,42	0,04	0,49	11,28
KOEV	S	0	11	14,2	12,5	8,8	5,7	27,8	45,1	6,95	15,73	3,90	0,41	0,00	30,51
KOSH	S	0	11	22,3	20,1	7,4	2,8	25,3	44,4	8,32	14,28	3,75	0,46	0,10	26,04
LON	S	0	11	4,4	8,5	9,5	4,0	27,1	50,9	5,35	13,86	3,54	0,44	0,07	27,56
MAK	S	0	11	4,3	29,9	19,2	5,5	12,5	32,8	3,15	7,63	1,64	0,41	0,00	16,90
MUN	S	0	11	0,1	43,2	16,1	3,1	12,1	25,5	3,80	3,04	0,97	0,04	0,25	12,74
NIR	S	0	11	36,0	18,2	24,6	6,5	16,3	34,4	6,06	8,38	2,13	0,36	0,00	16,92
RIP	S	0	11	10,0	15,5	27,4	9,6	15,2	32,3	6,04	8,49	4,88	0,45	0,07	27,65
SHA	S	0	11	0,8	17,7	26,3	7,0	15,8	33,2	4,80	20,55	5,89	0,42	0,05	32,51
SOM	S	0	11	28,9	29,0	24,4	3,7	12,9	30,0	4,62	5,09	1,42	0,22	0,08	16,27
SOR	S	0	11	3,2	11,6	17,0	15,2	16,2	40,1	4,49	12,66	3,58	0,60	0,01	18,73
UPB	S	0	11	17,8	39,3	24,7	5,0	9,5	21,5	2,66	3,14	1,27	0,13	0,04	9,64
UPH	S	0	11	17,8	38,7	21,1	4,7	11,1	24,5	5,26	8,83	1,95	0,28	0,00	19,01
VIR	S	0	11	19,5	43,1	28,0	6,9	8,9	13,1	3,38	5,03	1,22	0,13	0,00	10,57
YEL	S1	0	11	0,6	8,8	24,1	14,9	21,0	31,2	2,96	15,07	3,51	0,55	0,01	28,31
YEL	S2	0	11	0,9	8,4	22,4	19,5	21,2	28,6	3,00	15,91	3,31	0,53	0,00	23,61
YEL	S3	0	11	0,5	8,1	25,7	19,4	21,1	25,7	2,98	13,00	2,95	0,47	0,00	20,19
YEL	S4	0	11	2,9	12,4	25,3	17,0	19,4	25,9	2,73	12,22	2,54	0,29	0,01	19,05

vol volume total
 tf105° terre fine (<2 mm) séchée à 105°C
 tm105° terre fine (<2 mm) minérale séchée à 105°C = tm105°

Annexe VII

Fractionnement physique

et extraction alcaline

Stn	Mois	poids (g)				teneur en carbone (%)				teneur en azote (%)				bilans		
		>50 μ	10-50 μ	0-10 μ	total	>50 μ	10-50 μ	0-10 μ	s global	>50 μ	10-50 μ	0-10 μ	s global	poids	C	N
BAL	juin	27,5	15,9	16,6	60,0	1,17	1,90	5,77	2,46	0,05	0,09	0,45	0,21	100,0	107,2	81,0
	juillet	26,4	16,1	16,6	60,0	1,45	2,34	5,38	2,98	0,06	0,11	0,42	0,24	98,6	92,6	72,3
	octobre	26,1	13,6	18,4	60,0	1,71	1,92	6,51	3,60	0,08	0,08	0,48	0,26	96,8	88,2	77,5
	février	24,3	15,9	17,6	60,0	1,49	2,04	5,67	3,01	0,06	0,10	0,44	0,20	96,2	93,1	91,6
KOSH	juin	17,3	11,9	30,2	60,0	10,05	14,83	8,77	10,38	0,44	0,83	0,74	0,73	99,0	98,7	90,8
	juillet	17,7	10,8	30,7	60,0	7,62	12,07	8,60	9,29	0,37	0,71	0,74	0,63	98,5	94,9	97,6
	octobre	16,4	8,1	34,1	60,0	8,35	12,60	9,77	10,00	0,35	0,69	0,76	0,68	97,7	95,3	91,7
	février	15,5	18,4	24,0	60,0	10,13	13,80	8,54	10,75	0,49	0,88	0,73	0,70	96,4	95,4	98,2
NIR	juin	26,8	17,5	15,3	60,0	2,98	4,30	6,15	4,24	0,15	0,30	0,57	0,36	99,2	97,9	83,2
	juillet	25,2	17,9	15,9	60,0	3,47	4,96	6,59	4,98	0,18	0,33	0,59	0,39	98,4	94,1	85,2
	octobre	22,4	16,1	20,2	60,0	4,28	4,98	7,61	6,12	0,21	0,31	0,66	0,47	97,7	89,6	81,8
	février	19,9	20,6	18,0	60,0	3,49	5,27	6,36	5,18	0,20	0,36	0,57	0,48	97,5	94,1	75,1
UPB*	juin	39,3	6,4	13,9	60,0	0,39	1,86	4,22	1,44	0,00	0,11	0,44	0,15	99,4	99,4	75,8
	juillet	36,4	7,5	15,3	60,0	0,71	3,15	5,12	2,34	0,00	0,16	0,50	0,17	98,6	90,8	84,9
	octobre	38,0	6,0	15,3	60,0	0,48	2,22	4,52	1,85	0,00	0,13	0,44	0,16	98,8	90,9	80,2
	février	32,2	8,4	17,6	60,0	0,85	2,76	4,45	2,17	0,02	0,17	0,43	0,22	97,1	98,9	71,2

Stn	Mois	répart. du poids (%)		
		>50 μ	10-50 μ	0-10 μ
BAL	juin	31,4	18,2	19,0
	juillet	30,9	18,9	19,4
	octobre	31,0	16,2	21,8
	février	29,6	19,3	21,4
KOSH	juin	22,6	15,5	39,4
	juillet	23,0	14,0	39,9
	octobre	21,9	10,8	45,4
	février	21,2	25,0	32,7
NIR	juin	31,1	20,2	17,7
	juillet	29,9	21,3	18,9
	octobre	27,6	19,8	24,9
	février	25,4	26,2	22,9
UPB*	juin	39,7	6,5	14,1
	juillet	38,1	7,8	16,0
	octobre	39,0	6,2	15,7
	février	35,6	9,3	19,4

répart. du carbone (%)		
>50 μ	10-50 μ	0-10 μ
20,3	19,1	60,7
23,2	22,9	54,0
23,5	13,7	62,8
21,5	19,3	59,2
28,3	28,6	43,1
25,5	24,6	49,9
24,0	17,9	58,2
25,6	41,2	33,3
32,1	30,2	37,7
31,1	31,7	37,2
29,1	24,3	46,6
23,8	37,0	39,1
17,7	13,9	68,4
20,2	18,5	61,3
18,2	13,3	68,6
21,2	18,1	60,7

C/N		
>50 μ	10-50 μ	0-10 μ
22,1	21,1	12,8
26,0	21,3	12,8
21,4	24,0	13,6
23,9	20,4	12,9
22,8	17,9	11,9
20,7	17,0	11,6
23,6	18,3	12,9
20,9	15,7	11,7
19,5	14,3	10,8
19,6	15,0	11,2
20,4	16,1	11,5
17,6	14,6	11,2
	16,9	9,6
	19,7	10,2
	17,1	10,3
	16,2	10,3

Fractionnement physique de la série A (étude des variations saisonnières) :
répartition du poids, du carbone et de l'azote.

Fraction de sol	Site	Mois	Quantités mesurées mgC/g sol				Bilan Hu+AF+AH % C init	Proportions calculées %C(Hu+AF+AH)			AF / AH
			Ech. init.	Humine	AF+AH	AF		C(AF)	C(AH)	C(Hum)	
0-10 µm	BAL	juin	57,7	42,0	15,0	2,1	98,8	3,7	22,6	73,7	0,16
		juillet	53,8	42,1	10,8	1,2	98,3	2,3	18,1	79,6	0,13
		octobre	65,1	41,2	23,4	4,3	99,2	6,7	29,6	63,8	0,23
		février	56,7	38,7	19,2	1,7	102,1	3,0	30,2	66,8	0,10
	KOSH	juin	87,7	60,0	24,5	4,9	96,4	5,8	23,2	71,0	0,25
		juillet	86,0	60,0	24,0	3,3	97,7	3,9	24,7	71,4	0,16
		octobre	97,7	59,4	30,6	10,8	92,1	12,0	22,0	66,0	0,54
		février	85,4	54,2	28,2	5,7	96,5	6,9	27,4	65,8	0,25
	NIR	juin	61,5	42,6	17,7	3,6	98,0	6,0	23,3	70,6	0,26
		juillet	65,9	49,5	15,0	2,6	97,9	4,1	19,2	76,7	0,21
		octobre	76,1	51,0	24,0	9,6	98,6	12,8	19,2	68,0	0,67
		février	63,6	40,6	22,6	3,8	99,3	6,1	29,7	64,3	0,20
	UPB*	juin	42,2	30,6	11,1	2,9	98,8	6,9	19,7	73,4	0,35
		juillet	51,2	42,0	8,4	2,0	98,4	3,9	12,8	83,3	0,31
		octobre	45,2	32,8	14,4	4,9	104,4	10,3	20,2	69,5	0,51
		février	44,5	33,6	11,0	2,5	100,3	5,6	19,1	75,3	0,29
10-50 µm	BAL	juin	19,0	14,5	4,5	0,9	100,0	4,7	19,0	76,3	0,24
		juillet	23,4	18,1	5,6	0,8	101,3	3,2	20,4	76,4	0,16
		octobre	19,2	13,3	7,8	1,4	109,6	6,8	30,3	62,9	0,22
		février	20,4	13,1	6,1	0,8	94,3	3,9	27,9	68,2	0,14
	KOSH	juin	148,3	120,4	23,7	4,4	97,2	3,1	13,4	83,6	0,23
		juillet	120,7	95,3	24,3	3,1	99,1	2,6	17,7	79,7	0,15
		octobre	126,0	98,9	27,0	9,3	99,9	7,4	14,1	78,6	0,52
		février	138,0	102,2	34,6	6,7	99,1	4,9	20,4	74,7	0,24
	NIR	juin	43,0	32,5	9,5	2,1	97,7	4,9	17,7	77,4	0,28
		juillet	49,6	38,8	9,8	1,9	98,0	4,0	16,2	79,8	0,24
		octobre	49,8	36,4	13,8	3,5	100,8	7,0	20,5	72,5	0,34
		février	52,7	41,9	15,1	2,8	108,2	4,9	21,6	73,5	0,23
	UPB*	juin	18,6	14,7	3,0	0,9	95,2	5,3	11,7	83,1	0,45
		juillet	31,5	27,8	3,1	0,9	98,1	3,0	7,0	90,0	0,43
		octobre	22,2	19,2	4,1	1,3	105,1	5,4	12,3	82,3	0,44
		février	27,6	22,9	5,3	1,1	102,2	3,8	15,0	81,3	0,25

Extraction du carbone alcalino-soluble des fractions organiques fines de la série A : répartition du carbone.

H1																											H2
Site	Sér	Tr	poids sec fractions (g 60°)						dosage C (% pds sec 60°)						bilans (%)		C/N					C (mg/g sol minéral)					
			>200	50-200	20-50	2-20	0-2	initial	>200	50-200	20-50	2-20	0-2	initial	poids	C	>200	50-200	20-50	2-20	0-2	>200	50-200	20-50	2-20	0-2	0-2
AGU	S	0	7,69	4,79	4,35	12,11	10,91	40,0	1,42	1,89	1,42	5,77	4,50	4,2	100	87	24,7	19,0	17,8	11,5	9,0	2,9	2,4	1,7	13,8	18,1	24,0
ANS	S1	1	1,41	1,44	1,01	7,14	8,67	20,0	5,47	5,92	2,96	5,77	3,72	5,6	98	85	27,4	19,7	17,4	14,1	9,8	4,3	4,7	1,7	18,8	21,9	31,0
ANS	S2	1	0,77	1,28	0,92	9,92	6,97	20,0	14,20	9,53	3,89	7,41	4,47	7,4	99	90	20,3	17,3	19,5	13,7	9,9	6,2	6,9	2,0	34,5	25,0	33,6
ANS	S3	1	1,43	1,62	0,95	7,55	8,31	20,0	5,35	7,15	4,32	7,43	4,80	6,8	99	88	24,3	17,4	18,0	13,8	9,8	4,3	6,5	2,3	29,2	24,7	33,7
ANS	S4	1	1,59	1,26	1,33	6,88	8,32	20,0	4,69	5,31	4,63	6,03	3,87	5,8	97	84	22,3	17,7	17,8	14,0	9,7	4,2	3,8	3,5	19,9	21,6	31,4
ARI	S	1	9,85	4,20	0,89	0,95	3,78	20,0	0,27	2,57	0,80	9,75	3,60	2,0	98	97	-	15,1	16,0	15,2	10,6	1,4	5,7	0,4	5,6	6,4	7,1
BAB	S2	1	4,16	3,53	1,16	7,75	2,64	20,0	17,84	14,95	4,60	17,02	11,53	15,1	96	101	15,2	13,7	16,4	13,4	9,9	29,4	21,3	3,8	86,5	66,9	66,9
BAL	S	0	6,89	10,03	7,32	5,95	9,85	40,0	1,53	0,83	0,34	6,33	2,76	2,5	100	85	24,0	19,2	17,2	16,7	10,2	2,7	2,1	0,6	9,1	7,7	11,6
BANI	S	0	9,04	6,93	3,86	8,25	11,16	40,0	0,99	1,35	1,61	7,27	3,97	3,5	98	93	18,3	16,5	16,1	15,8	12,0	2,4	2,5	1,7	13,2	15,0	17,6
BHA	S	0	7,12	4,09	3,61	14,18	10,56	40,0	2,24	2,71	1,05	4,29	4,09	4,1	99	84	23,7	17,7	17,5	11,3	9,3	4,3	3,0	1,0	11,5	16,4	23,2
BREV	S	1	6,32	3,01	1,32	5,85	3,42	20,0	4,51	4,89	8,25	12,18	4,77	8,2	100	87	28,2	18,8	17,2	13,8	7,8	16,3	5,5	4,8	39,7	14,7	26,8
BRSH	S	2	1,20	1,41	1,80	9,87	5,02	20,0	8,71	11,20	9,10	16,99	11,56	14,6	96	95	18,1	17,0	13,8	12,1	9,6	7,1	10,8	11,1	88,4	65,4	74,9
BRSH	S	1	5,05	2,82	0,94	7,47	3,22	20,0	13,35	15,11	6,52	16,31	11,39	14,6	97	96	13,5	12,5	13,0	12,0	9,2	18,5	21,4	2,0	79,9	64,2	71,4
KAN	S	2	0,44	0,45	2,88	7,61	9,16	20,0	9,65	13,12	4,79	6,07	3,59	5,7	103	88	27,6	19,6	15,5	14,8	10,6	2,2	3,1	7,4	21,3	20,8	28,5
KAN	S	1	1,50	1,71	0,98	6,55	8,76	20,0	6,08	5,78	1,93	6,66	3,70	5,7	97	87	23,4	16,5	21,4	15,1	11,2	5,1	4,2	1,1	22,4	21,5	29,6
KAP	S	0	16,08	6,08	1,58	7,98	7,50	40,0	0,45	1,95	2,13	4,75	2,72	2,4	98	86	-	15,0	16,4	12,8	7,4	1,9	2,1	0,4	8,8	8,2	11,8
KOEV	S	2	0,55	1,26	3,60	8,41	6,85	20,0	10,71	10,19	5,92	6,98	4,25	6,7	103	93	31,5	30,0	19,7	14,9	9,4	3,2	6,9	11,5	26,8	20,7	25,9
KOEV	S	1	2,14	2,42	1,40	7,47	6,26	20,0	6,47	7,22	2,76	7,47	4,27	6,7	98	90	27,0	21,2	25,1	14,6	9,5	7,9	9,9	1,0	27,1	20,8	28,3
KOSH	S	1	3,16	1,76	1,07	6,87	6,70	20,0	5,85	4,30	7,07	9,64	4,27	7,8	98	84	21,7	19,5	18,1	14,0	8,9	10,7	4,4	4,4	34,2	20,4	34,1
LON	S	2	0,40	1,58	2,84	7,60	8,35	20,0	9,67	4,98	4,13	5,28	3,50	5,2	104	87	25,4	24,9	15,3	12,9	9,2	2,0	4,1	6,1	17,2	19,0	26,3
LON	S	1	1,61	2,00	1,12	6,67	8,05	20,0	6,31	4,07	2,57	5,92	3,45	5,2	97	88	23,4	18,5	21,4	13,8	8,8	5,7	4,5	1,6	18,8	18,7	25,2
MAK	S	0	11,52	9,49	2,47	7,28	9,08	40,0	1,10	2,02	1,16	5,55	2,88	3,1	100	83	17,9	12,8	19,3	11,8	8,0	3,3	3,1	0,8	9,5	9,9	15,6
MUN	S	0	18,20	7,59	1,88	7,35	4,46	40,0	1,60	3,00	2,18	6,49	4,88	3,7	99	86	17,8	-	12,8	12,0	10,0	5,5	3,5	0,0	11,2	13,7	19,3
NIR	S	1	3,47	4,37	1,92	4,86	5,05	20,0	3,47	2,28	1,61	9,49	5,17	5,8	98	85	24,8	22,8	26,8	14,4	9,9	6,7	5,5	1,7	20,6	19,5	29,0
SHA	S	0	6,48	9,34	4,57	8,17	11,10	40,0	2,75	1,53	1,66	4,29	5,04	4,6	99	72	25,0	21,9	23,7	8,8	12,9	4,8	3,8	2,0	6,0	18,3	31,6
SOM	S	0	12,91	10,26	1,97	7,49	7,32	40,0	2,49	1,74	2,14	8,15	5,08	4,5	100	85	22,6	24,9	17,8	14,6	10,8	5,5	3,1	0,1	15,4	16,7	23,7
SOR	S	1	2,29	2,96	3,40	5,07	6,18	20,0	4,40	3,29	1,77	6,64	2,96	4,4	99	89	23,8	19,9	15,2	12,5	9,0	5,4	5,2	3,2	15,5	12,5	17,8
UPB	S	0	19,01	7,29	2,10	5,60	5,86	40,0	0,86	1,79	0,67	7,00	3,98	2,6	100	90	19,8	14,9	16,1	-	9,3	2,2	3,4	0,4	9,2	9,2	12,0
UPH	S	0	15,65	8,71	2,48	7,04	5,70	40,0	2,35	2,89	2,88	11,30	6,65	5,1	99	93	16,7	15,0	16,9	14,0	10,4	7,3	5,1	0,0	20,5	18,4	22,2
VIR	S	0	17,25	10,01	3,40	5,52	3,62	40,0	0,81	1,45	1,93	9,71	6,72	3,3	99	85	19,9	16,3	14,8	13,5	10,3	3,7	3,8	1,7	10,6	10,0	15,2
YEL	S2	1	1,48	3,76	4,15	4,94	5,71	20,0	1,80	1,05	0,29	4,65	3,79	2,9	100	90	20,1	16,0	13,9	14,5	10,8	1,4	2,1	0,6	11,7	11,6	14,8

Site	Quantités mesurées mgC/g sol				Bilan Hu+AF+AH % C init	Proportions calculées %C(Hu+AF+AH)			AF/AH
	Ech. init.	Humine	AF+AH	AF		C(AF)	C(AH)	C(Hum)	
AGU	45,0	24,9	17,5	12,8	94,3	30,1	11,1	58,8	2,7
ANS	44,7	30,5	16,0	7,5	104,1	16,1	18,3	65,6	0,9
ARI	36,0	23,5	14,1	7,6	104,3	20,3	17,3	62,5	1,2
BAB	115,3	75,0	41,9	15,5	101,4	13,2	22,6	64,1	0,6
BANI	39,7	21,4	23,0	5,9	111,9	13,2	38,6	48,2	0,3
BHA	40,9	27,7	13,6	12,4	100,9	30,0	3,0	67,1	10,1
BREV	46,7	32,4	14,4	10,7	100,2	22,8	7,9	69,2	2,9
BRSH	115,6	64,3	44,3	26,2	93,9	24,1	16,7	59,2	1,4
KAN	35,9	20,4	15,3	8,9	99,5	24,8	18,1	57,1	1,4
KAP	27,4	18,5	8,4	7,6	98,1	28,4	2,9	68,7	9,9
KOEV	42,5	24,3	18,0	9,7	99,6	22,9	19,0	57,5	1,2
LON	34,1	17,0	13,0	6,5	87,9	21,8	21,6	56,6	1,0
MAK	28,8	19,2	9,3	7,7	98,8	26,9	5,8	67,3	4,7
MUN	48,8	28,9	20,4	15,7	101,1	31,9	9,5	58,6	3,4
SOR	29,6	21,3	6,7	4,4	94,4	15,7	8,2	76,1	1,9
UPB	39,1	26,0	10,0	7,0	92,1	19,4	8,4	72,2	2,3
UPH	64,2	33,7	22,3	15,6	87,3	27,9	11,9	60,2	2,3
VIR	66,9	42,2	18,0	13,6	90,0	22,6	7,3	70,1	3,1
YEL	37,9	22,7	17,0	4,3	104,7	11,0	31,9	57,2	0,3

Ci -dessus :

Extraction du carbone alcalino-soluble de la fraction organique de taille 0-2 μm de la série B : répartition du carbone.

Ci -contre :

Fractionnement physique de la série B (étude des facteurs du milieu) : répartition du poids et du carbone, et rapports C/N.

Tr : prétraitement (cf § 3.2.1). 0 = agitation minimale (2 heures avec billes d'agate) ; 1 = agitation supplémentaire de 4 heures, sans billes d'agate ; 2 = agitation de 16 heures, avec billes d'agate.

H1, H2 : hypothèses de calcul, dont dépend la quantité de carbone de la fraction 0-2 μm (cf § 4.3.3).

Annexe VIII

Equations de régression multiples utilisées dans le chapitre 4

VIII-1. Variations inter-stationnelles des stocks de carbone sur 1 m de profondeur dans les forêts sempervirentes de basse et moyenne altitude.

VIII-2. Variations inter- et intra-stationnelles des quantités de carbone des horizons prélevés à 4 profondeurs différentes dans 4 sites.

VIII-3. Variations inter- et intra-stationnelles des teneurs en carbone des horizons prélevés à 4 profondeurs différentes dans 4 sites.

VIII-4. Variations inter- et intra-stationnelles de la porosité des horizons prélevés à VIII profondeurs différentes dans VIII sites.

VIII-5. Variations inter- et intra-stationnelles des teneurs en carbone des horizons de surface de 6 sites. Les teneurs sont directement utilisées comme variables.

VIII-6. Variations inter- et intra-stationnelles des teneurs en carbone des horizons de surface de 6 sites. Les logarithmes des teneurs sont utilisés comme variables.

VIII-7. Variations interstationnelles des teneurs en carbone des horizons de surface, dans l'ensemble de notre région d'étude ainsi que dans la région forestière de Côte d'Ivoire étudiée par PERRAUD (1971).

VIII-8. Variations interstationnelles des teneurs en matière organique fine (de taille $< 20 \mu\text{m}$) des horizons de surface, dans l'ensemble de la région d'étude.

Sites	Description des variables Y et Xi					Régression linéaire de Y / Xi					Matrice des corrélations	
	Nom	E.type	Asym.	Aplat.		Coef. régr.	R2 & r2 partiels	Proba r2=0	Signif.	Contrib. à R2	(significatives au seuil de 5% et non triviales)	
		s	α_3	α_4							Y	X1
(a) FSBM 15	Y Log(QC)	0,31	0,0	2,1		-3,04	0,80					
	X1 Log(VU)	0,23	0,3	1,6		0,90	0,70	0,001	***	0,51	X1	0,7
	X2 Log(%ALf)	0,36	-1,3	4,6		0,43	0,55	0,002	**	0,29	X2	0,6
(b) FSBM* 13	Y Log(QC)	0,27	0,1	2,3		-2,25	0,93				Y	X1
	X1 Log(VU)	0,24	0,1	1,6		0,69	0,85	0,001	***	0,44	X1	0,7
	X2 Log(%ALf)	0,39	-1,2	3,9		0,45	0,87	0,001	***	0,50	X2	0,8
(c) FSBM** 12	Y Log(QC)	0,24	0,2	2,4		-2,25	0,91				Y	X1
	X1 Log(VU)	0,25	0,0	1,5		0,69	0,84	0,001	***	0,59	X1	0,8
	X2 Log(%ALf)	0,26	-0,2	1,8		0,45	0,72	0,001	***	0,33	X2	0,7

Sélection des sites

FSBM	forêts sempervirentes de basse et moyenne altitude du Karnataka
FSBM*	FSBM - {BHA, SOR} (voir le texte)
FSBM**	FSBM* - {VIR} (voir le texte, en note de bas de page)

Définition des variables

QC	quantité de carbone stockée dans le sol de 0 à 1 m de profondeur, en kg/m ²
VU	volume utile (vol. total - vol. des éléments grossiers) de 0 à 1 m de profondeur, en % du volume total
%ALf	teneur moyenne en argile plus limon fin de 0 à 1 m de profondeur, en % du poids de terre fine minérale

La distribution de fréquence de la variable Log(%ALf) présente un fort coefficient d'asymétrie (-1,2) dans l'équation b, que l'on peut rendre proche de 0 en éliminant la station la plus sableuse VIR : cela diminue un peu le r^2 partiel de la variable de texture, mais laisse les coefficients de régression inchangés (équation c).

A-VIII-1. Equations de régression expliquant les variations inter-stationnelles des stocks de carbone sur 1 m de profondeur dans les forêts sempervirentes de basse et moyenne altitude.

Sites & nb éch	Description des variables Y et Xi					Régression linéaire de Y / Xi					Matrice des corrélations (significatives au seuil de 5% et non triviales)		
	Nom	E.type	Asym.	Aplat.		Coef. régr.	R2 & r2 partiels	Proba r2=0	Signif.	Contrib. à R2	Y	X1	X2
FSH-Brsh 15	Y Log(qC)	0,30	0,2	2,5		-1,43	0,93						
	X1 [Log(Pf)]^2	3,98	-0,3	1,6		-0,05	0,82	0,001	***	0,52	X1	-0,8	
	X2 Log(VU)	0,13	-0,5	3,4		1,27	0,81	0,001	***	0,42	X2	0,7	
	X3 Log(%ALf)	0,13	-0,9	3,9		-0,02	0,00	>0,9	ns	0,00	X3		
FSB-Agu 16	Y Log(qC)	0,59	0,1	1,8		-4,67	0,96						
	X1 [Log(Pf)]^2	4,03	-0,4	1,7		-0,12	0,91	0,001	***	0,78	X1	-1,0	
	X2 Log(VU)	0,18	0,3	1,6		1,08	0,50	0,005	**	0,12	X2		
	X3 Log(%ALf)	0,17	0,0	1,4		0,94	0,42	0,012	*	0,06	X3		-0,7
FSB-Upb 16	Y Log(qC)	0,43	0,5	2,8		-4,45	0,89						
	X1 Log(Pf)	0,76	-0,6	1,8		-0,67	0,84	0,001	***	1,00	X1	-0,8	
	X2 Log(VU)	0,08	-0,2	1,7		1,18	0,31	0,037	*	0,08	X2		
	X3 Log(%ALf)	0,21	0,0	2,2		1,01	0,49	0,005	**	-0,20	X3		0,7
FDH-Yel 15	Y Log(qC)	0,39	0,2	2,0		1,53	0,91						
	X1 [Log(Pf)]^2	3,98	-0,3	1,6		-0,10	0,90	0,001	***	0,96	X1	-0,9	
	X2 ln(A+LF)	0,10	0,0	2,2		0,60	0,16	0,148	ns	-0,05	X2		
FSB 32	Y Log(qC)	0,51	0,3	2,2		-4,99	0,93						
	X1 [Log(Pf)]^2	3,96	-0,4	1,7		-0,12	0,93	0,001	***	0,84	X1	-0,9	
	X2 Log(VU)	0,18	-0,6	2,0		1,16	0,59	0,001	***	0,11	X2		
	X3 Log(%ALf)	0,25	-0,2	2,3		0,94	0,64	0,001	***	-0,02	X3		-0,6

Caractérisation des sites par leur type forestier

FSH forêt sempervirente de haute altitude
 FSB forêt sempervirente de basse altitude
 FDH forêt décidue humide

Définition des variables

qC quantité de carbone contenue dans chaque cylindre (Vol = 1 dm³ ; H = 1,1 dm), en kg/m³
 Pf profondeur moyenne de chaque cylindre, en cm
 VU volume utile (volume total - volume des éléments grossiers) de chaque cylindre, en % du volume total
 %ALf teneur en argile plus limons fins de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale
 Ts température moyenne annuelle du sol, en °C
 Fs/d fonction caractéristique du couvert végétal, valant 1 en forêt sempervirente et 0 en forêt décidue

^2 : élévation au carré

A-VIII-2. Equations de régression expliquant les variations inter- et intra-stationnelles des quantités de carbone des horizons prélevés à VIII profondeurs différentes dans VIII sites.

Sites	Description des variables Y et Xi					Régression linéaire de Y / Xi					Matrice des corrélations	
	Nom	E.type	Asym.	Aplat.		Coef. régr.	R2 & r2 partiels	Proba r2=0	Signif.	Contrib. à R2	(significatives au seuil de 5% et non triviales)	
FSH-Brsh 15	Y Log(%C)	0,54	0,5	1,8		-0,89	0,97				Y	X1
	X1 [Log(Pf)]^2	3,98	-0,3	1,6		-0,12	0,95	0,001	***	0,82	X1	-1,0
	X2 Log(%ALf)	0,13	-0,9	3,9		0,97	0,63	0,001	***	0,15	X2	0,6
FSB-Agu 16	Y Log(%C)	0,7	0,0	2,1		-4,35	0,96				Y	X1
	X1 [Log(Pf)]^2	4,03	-0,4	1,7		-0,14	0,93	0,001	***	0,73	X1	-0,9
	X2 Log(%ALf)	0,17	0,0	1,4		1,62	0,77	0,001	***	0,23	X2	0,6
FSB-Upb 16	Y Log(%C)	0,5	0,3	2,6		-3,47	0,91				Y	X1
	X1 Log(Pf)	0,76	-0,6	1,8		-0,90	0,91	0,001	***	1,12	X1	-0,8
	X2 Log(%ALf)	0,21	0,0	2,2		1,75	0,74	0,001	***	-0,21	X2	0,7
FDH-Yel 16	Y Log(%C)	0,44	0,4	2,0		-1,76	0,92				Y	X1
	X1 [Log(Pf)]^2	4,03	-0,4	1,7		-0,12	0,91	0,001	***	1,00	X1	-0,9
	X2 Log(%ALf)	0,11	0,2	2,2		0,81	0,27	0,047	*	-0,08	X2	0,6
FSB 32	Y Log(%C)	0,65	0,4	2,5		-3,91	0,94				Y	X1
	X1 [Log(Pf)]^2	3,96	-0,4	1,7		-0,15	0,93	0,001	***	0,72	X1	-0,8
	X2 Log(%ALf)	0,25	-0,2	2,3		1,53	0,84	0,001	***	0,22	X2	0,4

Caractérisation des sites par leur type forestier

FSH forêt sempervirente de haute altitude
FSB forêt sempervirente de basse altitude
FDH forêt décidue humide

Définition des variables

%C teneur en carbone de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale
Pf profondeur moyenne de chaque cylindre, en cm
%ALf teneur en argile plus limons fins de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale
Ts température moyenne annuelle du sol, en °C

A-VIII-3. Equations de régression expliquant les variations inter- et intra-stationnelles des teneurs en carbone des horizons prélevés à VIII profondeurs différentes dans VIII sites.

Profond. & nb éch.	Description des variables Y et Xi					Régression linéaire de Y / Xi					Matrice des corrélations (significatives au seuil de 5% et non triviales)		
	Nom	E.type	Asym. s	Aplat. α_3	α_4	Coef. régr.	R2 & r2 partiels	Proba r2=0	Signif. à R2	Contrib.			
(a) 0-11 16	Y Log(Poros)	0,19	-0,2	1,5		3,74	0,94				Y	X1	
	X1 Fs/d	0,45	-1,1	2,2		0,22	0,79	0,001	***	0,41	X1	0,8	
	X2 Log(%C)	0,83	0,6	1,8		0,14	0,84	0,001	***	0,53	X2	0,9	
(b) 0-22 32	Y Log(Poros)	0,17	-0,1	1,8		3,25	0,95				Y	X1	X2
	X1 Fs/d	0,44	-1,1	2,3		0,24	0,85	0,001	***	0,48	X1	0,8	
	X2 Log(%C)	0,85	0,6	2,2		0,08	0,53	0,001	***	0,34	X2	0,8	0,4
	X3 Log(%Alf)	0,28	-0,4	2,4		0,15	0,31	0,001	**	0,13	X3	0,6	0,7
(c) 22-44 30	Y Log(Poros)	0,16	-0,4	1,8		2,37	0,90				Y	X1	X2
	X1 Fs/d	0,43	-1,2	2,5		0,32	0,83	0,001	***	0,68	X1	0,8	
	X2 Log(%C)	0,75	0,8	2,3		0,02	0,03	0,399	ns	0,06	X2	0,6	
	X3 Log(%Alf)	0,18	-0,3	2,0		0,37	0,40	0,001	***	0,16	X3	0,4	0,7
(d) 33-44 14	Y Log(Poros)	0,14	-0,5	1,8		2,39	0,85				Y	X1	
	X1 Fs/d	0,43	-1,3	2,7		0,29	0,83	0,001	***	0,70	X1	0,8	
	X2 Log(%Alf)	0,18	-0,2	1,9		0,36	0,57	0,003	**	0,15	X2		
(e) 0-44 62	Y Log(Poros)	0,17	-0,2	1,9		3,07	0,92				Y	X1	X2
	X1 Fs/d	0,43	-1,2	2,4		0,27	0,83	0,001	***	0,54	X1	0,8	
	X2 Log(%C)	0,9	0,6	2,5		0,06	0,46	0,001	***	0,25	X2	0,7	0,3
	X3 Log(%Alf)	0,24	-0,6	2,9		0,19	0,36	0,001	***	0,13	X3	0,5	0,6

Sites de prélèvement

id. à ceux des tableaux 4-II et 4-III

Définition des variables

Poros porosité de l'échantillon, en % du volume utile (volume total - volume des éléments grossiers)
 Fs/d fonction caractéristique du couvert végétal, valant 1 en forêt sempervirente et 0 en forêt décidue
 %C teneur en carbone de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale
 %Alf teneur en argile plus limons fins de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale

A-VIII-4. Equations de régression expliquant les variations inter- et intra-stationnelles de la porosité des horizons prélevés à VIII profondeurs différentes dans VIII sites.

Sites	Description des variables Y et Xi					Régression linéaire de Y / Xi					Matrice des corrélations (significatives au seuil de 5% et non triviales)		
	Nom	E.type	Asym.	Aplat.		Coef. régr.	R2 & r2 partiels	Proba r2=0	Signif.	Contrib. à R2			
(a) FSH-Bab 4	Y %C	9,8	-0,8	1,6		-1,99	0,98				Y		
	X1 %ALf	28,3	-0,8	1,6		0,34	0,98	0,008	**	0,98	X1	1,0	
(b) FSH-Brsh 5	Y %C	2,36	-0,6	1,6		-4,84	0,84				Y		
	X1 %ALf	6,34	-0,3	1,1		0,34	0,84	0,028	*	0,84	X1	0,9	
(c) FSB-Agu 5	Y %C	1,52	0,4	1,3		-5,15	0,75				Y		
	X1 %ALf	6,94	-0,2	1,1		0,19	0,75	0,056	ns	0,75	X1		
(d) FSB-Ans 4	Y %C	1,17	0,1	0,9		-11,7	0,66				Y		
	X1 %ALf	3,98	1,0	1,7		0,24	0,66	0,186	ns	0,66	X1		
(e) FSB-Upb 5	Y %C	0,74	-0,2	1,3		-2,77	0,93				Y		
	X1 %ALf	3,93	0,0	1,7		0,18	0,93	0,008	**	0,93	X1	1,0	
(f) FDH-Yel 8	Y %C	0,42	0,3	2,0		-1,11	0,50				Y		
	X1 %ALf	3,49	-0,3	1,8		0,08	0,50	0,051	ns	0,50	X1		
(g) Σ 31	Y %C	8,27	1,2	3,0		45,2	0,87				Y	X1	
	X1 Ts	2,57	-0,7	1,9		-2,17	0,72	0,001	***	0,58	X1	-0,9	
	X2 %ALf	19,1	0,1	1,9		0,17	0,47	0,001	***	0,28	X2	0,7	-0,5
(h) Σ 31	Y %C	8,27	1,2	3,0		-9,56	0,86				Y	X1	
	X1 exp(-0,23.T)	0,01	1,0	2,4		885	0,70	0,001	***	0,55	X1	0,8	
	X2 %ALf	19,1	0,1	1,9		0,18	0,50	0,001	***	0,31	X2	0,7	0,5

Caractérisation des sites par leur type forestier

FSH forêt sempervirente de haute altitude

FSB forêt sempervirente de basse altitude

FDH forêt décidue humide

Définition des variables

%C teneur en carbone de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale

%ALf teneur en argile plus limons fins de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale

Ts température moyenne annuelle du sol, en °C

A-VIII-5. Equations de régression expliquant les variations inter- et intra-stationnelles des teneurs en carbone des horizons de surface de 6 sites. Les teneurs sont directement utilisées comme variables.

Sites	Description des variables Y et Xi					Régression linéaire de Y / Xi					Matrice des corrélations		
	Nom	E.type	Asym.	Aplat.		Coef. régr.	R2 & r2 partiels	Proba r2=0	Signif.	Contrib. à R2	(significatives au seuil de 5% et non triviales)		
(a) FSH-Bab 4	Y Log(%C)	0,61	-0,9	1,7		-1,82	0,99				Y		
	X1 Log(%ALf)	0,53	-0,9	1,7		1,15	0,99	0,003	**	0,99	X1	1,0	
(b) FSH-Brsh 5	Y Log(%C)	0,13	-0,7	1,7		-2,58	0,85				Y		
	X1 Log(%ALf)	0,09	-0,3	1,1		1,30	0,85	0,025	*	0,85	X1	0,9	
(c) FSB-Agu 5	Y Log(%C)	0,27	0,3	1,2		-5,76	0,75				Y		
	X1 Log(%ALf)	0,13	-0,3	1,1		1,85	0,75	0,058	ns	0,75	X1		
(d) FSB-Ans 4	Y Log(%C)	0,15	0,1	0,9		-9,16	0,64				Y		
	X1 Log(%ALf)	0,05	0,9	1,7		2,55	0,64	0,199	ns	0,64	X1		
(e) FSB-Upb 5	Y Log(%C)	0,28	-0,4	1,5		-6,24	0,94				Y		
	X1 Log(%ALf)	0,13	-0,2	1,7		2,12	0,94	0,006	**	0,94	X1	1,0	
(f) FDH-Yel 8	Y Log(%C)	0,14	0,0	1,8		-4,20	0,51				Y		
	X1 Log(%ALf)	0,07	-0,4	1,9		1,37	0,51	0,047	*	0,51	X1	0,7	
(g) Σ 31	Y Log(%C)	0,85	0,5	1,8		2,49	0,96				Y X1		
	X1 Ts	2,57	-0,7	1,9		-0,23	0,91	0,001	***	0,62	X1	-0,9	
	X2 Log(%ALf)	0,36	-0,4	2,1		1,06	0,81	0,001	***	0,34	X2	0,8	-0,4
(h) Σ 31	Y Log(%C)	0,85	0,5	1,8		11,6	0,96				Y X1		
	X1 Log(Ts)	0,13	-0,8	2,0		-4,62	0,90	0,001	***	0,61	X1	-0,9	
	X2 Log(%ALf)	0,36	-0,4	2,1		1,07	0,79	0,001	***	0,34	X2	0,8	-0,4

Caractérisation des sites par leur type forestier

FSH forêt sempervirente de haute altitude
FSB forêt sempervirente de basse altitude
FDH forêt décidue humide

Définition des variables

%C teneur en carbone de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale
%ALf teneur en argile plus limons fins de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale
Ts température moyenne annuelle du sol, en °C

A-VIII-6. Equations de régression expliquant les variations inter- et intra-stationnelles des teneurs en carbone des horizons de surface de 6 sites. Les logarithmes des teneurs sont utilisés comme variables.

Région & nb sites	Description des variables Y et Xi					Régression linéaire de Y / Xi					Matrice des corrélations (significatives au seuil de 5% et non triviales)				
	Nom	E.type	Asym.	Aplat.		Coef.	R2 & régr.	r2 partiels	Proba r2=0	Signif. à R2	Contrib.				
(a) Inde-C 16	Y Log(%C)	0,6	0,8	2,8		4,00	0,95					Y	X1	X2	X3
	X1 Ts	1,98	-0,9	2,8		-0,19	0,79	0,001	***	0,52		X1	-0,8		
	X2 Ss	1,77	-0,5	3,6		-0,14	0,36	0,031	*	0,05		X2			
	X3 AF/AH	2,37	2,2	7,8		-0,15	0,58	0,002	**	0,15		X3		-0,8	
	X4 Log(%ALf)	0,37	-0,9	2,9		0,70	0,75	0,001	***	0,24		X4	0,6		
(b) Inde-CK 19	Y Log(%C)	0,63	0,8	2,9		3,82	0,95					Y	X1	X2	X3
	X1 Ts	2,11	-0,7	3,0		-0,19	0,85	0,001	***	0,54		X1	-0,9		
	X2 Ss	2,01	-0,4	2,7		-0,14	0,47	0,003	**	-0,08		X2			
	X3 AF/AH	2,8	1,8	5,2		-0,13	0,67	0,001	***	0,19		X3		-0,8	
	X4 Log(%ALf)	0,4	-0,6	2,4		0,73	0,73	0,001	***	0,30		X4	0,7		
(c) Inde-CK 19	Y Log(%C)	0,63	0,8	2,9		3,55	0,93					Y	X1	X2	X3
	X1 Ta	2,36	-0,6	3,1		-0,16	0,80	0,001	***	0,51		X1	-0,8		
	X2 Ss	2,01	-0,4	2,7		-0,14	0,40	0,009	**	-0,08		X2			
	X3 AF/AH	2,8	1,8	5,2		-0,14	0,61	0,001	***	0,19		X3		-0,8	
	X4 Log(%ALf)	0,4	-0,6	2,4		0,74	0,65	0,001	***	0,31		X4	0,7		
(d) C. d'I. 22	Y Log(%C)	0,6	1,0	4,9		4,05	0,93					Y	X1	X2	X3
	X1 Ta	1,23	-3,5	14,8		-0,18	0,56	0,001	***	0,22		X1	-0,6		
	X2 Ss	0,73	0,3	1,9		-0,31	0,25	0,028	*	-0,21		X2	0,5		
	X3 AF/AH	0,68	0,6	2,2		-0,49	0,66	0,001	***	0,24		X3	-0,4	-0,7	
	X4 Log(%ALf)	0,45	0,3	2,3		1,12	0,71	0,001	***	0,68		X4	0,8	0,7	
(e) C. d'I.-ba 21	Y Log(%C)	0,45	-0,2	1,9		-0,18	0,89					Y	X1	X2	
	X1 Ss	0,75	0,3	1,8		-0,38	0,39	0,004	**	-0,44		X1	0,7		
	X2 AF/AH	0,69	0,7	2,2		-0,53	0,72	0,001	***	0,61		X2	-0,7	-0,7	
	X3 Log(%ALf)	0,4	0,0	1,8		1,07	0,70	0,001	***	0,71		X3	0,7	0,8	
(f) C. d'I.-ba 21	Y Log(%C)	0,45	-0,2	1,9		-7,42	0,85					Y	X1	X2	
	X1 Log(P)	0,16	0,6	1,9		0,82	0,20	0,055	ns	-0,16		X1	-0,5		
	X2 AF/AH	0,69	0,7	2,2		-0,40	0,66	0,001	***	0,46		X2	-0,7	0,5	
	X3 Log(%ALf)	0,4	0,0	1,8		0,82	0,63	0,001	***	0,55		X3	0,7	-0,7	

Régions d'étude

Inde-C Inde - Karnataka

C. d'I.

Côte d'Ivoire

Inde-CK Inde - Karnataka et Kérala

C. d'I.-ba

Côte d'Ivoire - basse altitude

Définition des variables

%C teneur en carbone de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale

%ALf teneur en argile plus limons fins de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale

Ts température moyenne annuelle du sol, en °C

Ta température atmosphérique moyenne annuelle, en °C

Ss durée de la saison sèche, en mois

P pluviosité, en m/an

AF/AH rapport (en poids de carbone) des acides fulviques par les acides humiques, extraits de la fraction de sol 0-2 µm en Inde et de la terre fine 0-2 mm en Côte d'Ivoire.

A-VIII-7.

Equations de régression expliquant les variations inter-stationnelles des teneurs en carbone des horizons de surface, dans l'ensemble de notre région d'étude ainsi que dans la région forestière de Côte d'Ivoire étudiée par PERRAUD (1971).

Région nb sites hypothèse	Description des variables Y et Xi					Régression linéaire de Y / Xi					Matrice des corrélations (significatives au seuil de 5% et non triviales)			
	Nom	E.type	Asym.	Aplat.		Coef. régr.	R2 & r2 partiels	Proba r2=0	Signif.	Contrib. à R2				
(a) CK	Y	Log(C<20μ)	0,66	0,9	3,4	5,66	0,95				Y	X1	X2	X3
	19	X1 Ts	2,11	-0,7	3,0	-0,20	0,85	0,001	***	0,53	X1	-0,8		
		X2 Ss	2,01	-0,4	2,7	-0,12	0,39	0,010	**	-0,08	X2			
	(H1)	X3 AF/AH	2,8	1,8	5,2	-0,13	0,64	0,001	***	0,19	X3		-0,8	
		X4 Log(%ALf)	0,4	-0,6	2,4	0,76	0,72	0,001	***	0,31	X4	0,7		
(b) CK	Y	Log(C<20μ)	0,63	0,7	3,1	5,54	0,95				Y	X1	X2	X3
	19	X1 Ts	2,11	-0,7	3,0	-0,19	0,86	0,001	***	0,54	X1	-0,9		
		X2 Ss	2,01	-0,4	2,7	-0,10	0,36	0,014	*	-0,07	X2			
	(H2)	X3 AF/AH	2,8	1,8	5,2	-0,11	0,59	0,001	***	0,15	X3		-0,8	
		X4 Log(%ALf)	0,4	-0,6	2,4	0,75	0,75	0,001	***	0,33	X4	0,7		

Région d'étude

CK Karnataka et Kérala

Hypothèse expliquant les bilans trop faibles de carbone (cf § 3.2.1) :

H1 les pertes sont négligeables mais la quantité de carbone initiale a été surestimée

H2 les pertes de carbone proviennent de la fraction 0-20 μm

Définition des variables

C<20μ quantité de carbone des fractions 0-2 et 2-20 μm, en mgC/g de sol minéral

%ALf teneur en argile plus limons fins de l'échantillon, en % du poids de terre fine minérale

Ts température moyenne annuelle du sol, en °C

Ss durée de la saison sèche, en mois

AF/AH rapport (en poids de carbone) des acides fulviques par les acides humiques, extraits de la fraction de sol 0-2 μm.

A-VIII-8. Equations de régression expliquant les variations interstationnelles des teneurs en matière organique fine (de taille < 20 μm) des horizons de surface, dans l'ensemble de la région d'étude.

Annexe IX

**Estimation de la température
atmosphérique moyenne
en Côte d'Ivoire, en fonction
d'autres facteurs du milieu.**

Station	Latitude		Longitude		Altitude	Pluviosité	T _{moy.v}	T _{moy}	T _{min}	T _{max}
	°	'	°	'	m	mm	°C	°C	°C	°C
Abidjan	5	15	3	56	7	2000	26,3	26,4	23,5	29,2
Adiake	5	18	3	18	40	2100	25,7	26,3	22,4	30,1
Bondoukou	8	3	2	47	371	1130	25,4	26,0	20,9	30,6
Bouaké	7	44	5	4	376	1120	25,1	25,8	21,0	30,5
Dimbokro	6	39	4	42	110	1200	26,5	27,3	22,2	32,4
Ferkessédougou	9	35	5	12	325	1220	26,2	27,1	20,7	33,5
Gagnoa	6	8	5	57	214	1450	25,1	26,1	21,7	30,6
Man	7	23	7	31	340	1640	24,1	25,0	19,5	30,4
Odienné	9	20	7	34	434	1600	25,2	25,9	19,6	32,1
Sassandra	4	55	6	5	50	1760	25,6	25,8	22,4	29,1
Tabou	4	25	7	52	10	2250	25,8	25,8	22,9	28,8

Tableau des données de base (ASECNA, 1979)

La pluviosité et les différentes températures sont des moyennes annuelles, établies d'après les données de la période 1961-1975.

T_{min} : moyenne des températures minimales t_{min}

T_{max} : moyenne des températures maximales t_{max}

T_{moy} : moyenne des températures moyennes calculées selon la formule $\frac{t_{min}+t_{max}}{2}$

T_{moy.v} : température moyenne vraie

La température la plus intéressante *a priori* est T_{moy.v}, mais pour rester homogène avec les données indiennes, nous avons étudié les variations de T_{moy}. Cette moyenne approximative est supérieure de 0 à 1°C à la moyenne vraie, l'écart étant d'autant plus grand que le site est plus sec (sans doute parce que le pic diurne des températures maximales est plus pointu).

Les variables utilisées comme facteurs explicatifs de la température sont l'altitude, la latitude et la pluviosité.

Aucune corrélation simple n'apparaît entre T_{moy} et l'une des trois variables. En revanche, T_{min} est négativement corrélé à l'altitude (R = -0,92) alors que T_{max} est positivement corrélé à la latitude (R = 0,82) et négativement corrélé à la pluviosité (R = -0,67). La corrélation positive entre T_{max} et la latitude peut paraître surprenante, puisqu'à l'échelle mondiale il existe une corrélation négative entre les mêmes paramètres, liée aux variations de l'insolation. En Côte d'Ivoire, le passage de 4 à 9°N n'a qu'un effet négligeable sur l'insolation, mais s'accompagne en revanche d'un fort gradient d'humidité, puisque la mer s'éloigne, que la pluviosité diminue et que la durée de la saison sèche augmente, tous facteurs qui contribuent à augmenter les températures diurnes.

T_{moy} étant égale à (ou très peu différente de) la moyenne de T_{min} et T_{max} , nous avons tenté d'établir des régressions multiples en fonction des 3 variables considérées, malgré l'absence de régression simple significative. De fait, on obtient une bonne prédiction de T_{moy} par l'équation :

$$T_{\text{moy}} = -0,0083.\text{Altitude} + 0,6.\text{Latitude} - 1,55.\text{Log(Pluviosité)} \quad R^2 = 0,91$$

les 3 variables apparaissant hautement significatives, si l'on veut bien admettre que leurs distributions de fréquence ne transgressent pas les hypothèses classiques de normalité. Cette équation est cohérente avec ce que l'on sait des facteurs de variation de la température, mais la précision des coefficients de régression est limitée par les inter-corrélations qui lient les 3 variables : une forte corrélation positive entre l'altitude et la latitude ($R = 0,91$) et une assez forte corrélation négative entre $\text{Log}(P)$ et chacune des 2 autres variables ($R = -0,7$). Le coefficient de régression de l'altitude semble en particulier trop élevé (en valeur absolue), si on le compare à ceux que nous avons calculés pour la région des Ghats occidentaux ($-0,0057$ en zone humide et $-0,0068$ en zone sèche, cf § 1.2.2) ou qu'utilisent d'autres auteurs ($-0,0045$ dans l'ensemble du monde inter-tropical pour VITOUSEK, 1984). Il nous paraît donc préférable de fixer ce coefficient à la valeur arbitraire de $-0,006 \text{ } ^\circ\text{C.m}^{-1}$ pour la Côte d'Ivoire, et de déduire les coefficients des autres variables par une nouvelle régression, appliquée à la température du niveau de la mer $T_{\text{moy},0} = T_{\text{moy}} + 0,006.\text{Altitude}$:

$$T_{\text{moy},0} = 0,42.\text{Latitude} - 1,41.\text{Log(Pluviosité)} \quad R^2 = 0,95$$

La relation que nous utiliserons est donc finalement :

$$T_{\text{moy}} = -0,006.\text{Altitude} + 0,42.\text{Latitude} - 1,41.\text{Log(Pluviosité)}$$

l'altitude étant exprimée en m, la latitude en $^\circ$ et la pluviosité en mm.an^{-1} .

Notons que pour déterminer véritablement le coefficient altitudinal de la température dans cette région, il faudrait obtenir des données provenant des pays limitrophes, où existent des stations d'altitude. Les données du Mali et du Burkina Faso sont à rechercher dans l'Atlas agroclimatologique des pays sahéliens du CILSS, publié par le Centre AGRHYMET de Niamey (11 volumes, compilant les données climatiques de 1950 à 1985), récemment commandé en France (mais non reçu à ce jour) par l'ORSTOM.

Tables

LISTE DES PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

2. Facteurs du milieu et pédoclimat dans les sites d'étude

- | | | |
|----|--|----|
| I. | Comparaisons morpho- et micromorphologiques des humus sous forêts sempervirente et décidue (en fin de saison sèche). | 49 |
|----|--|----|

3. Biodynamique des humus

- | | | |
|------|---|----|
| II. | Observations sur le terrain, dans la litière et à la surface du sol, des traces d'activité de divers organismes décomposeurs. | 73 |
| III. | Observations micromorphologiques des traces d'activité de divers organismes décomposeurs. | 75 |
| IV. | Observations micromorphologiques des déjections de vers de terre et des matières organiques reconnaissables qu'elles contiennent. | 77 |
| V. | Observations ultrastructurales de la microflore du sol de surface sous forêt sempervirente à trois saisons différentes. | 93 |
| VI. | Observations ultrastructurales de la microflore du sol de surface sous forêt décidue à trois saisons différentes. | 95 |

LISTE DES FIGURES

1. Caractéristiques de la région des Ghâts occidentaux

1-1.	Carte hypsométrique du sud-ouest de la péninsule indienne.	6
1-2.	Carte géologique de la région d'étude, au Karnataka.	7
1-3.	Les régimes pluviométriques de la région d'étude, au Karnataka (d'après PASCAL, 1982).	9
1-4.	Carte de la pluviosité annuelle dans la région d'étude, au Karnataka.	10
1-5.	Comparaison de la répartition des pluies de deux stations côtières situées au nord et au sud de la région d'étude.	11
1-6.	Comparaison des régimes thermiques "Mangalore" et "Hassan-Belgaum".	12
1-7.	Relation entre l'altitude (A) et la température moyenne (T) selon les régimes thermiques.	14
1-8.	Carte de répartition de la durée de la saison sèche édaphique dans la région d'étude, au Karnataka (d'après BOURGEON, 1988, 1989).	15
1-9.	Carte des grandes zones pédogénétiques de la région d'étude, au Karnataka (d'après BOURGEON, 1988).	18
1-10.	Carte de répartition de la végétation forestière actuelle, au Karnataka (d'après PASCAL <i>et al.</i> 1982a,b, 1984).	20
1-11.	Relation entre la production de litière et l'indice T/P ($T[^\circ\text{C}]$: température ; $P[\text{mm.a}^{-1}]$: pluviosité) : schéma de BROWN & LUGO (1982) complété par des données rapportées de Malaisie et du sud de l'Inde.	24
1-12.	Relation établie par VITOUSEK (1984) entre la production de litière et l'indice $T.\text{Log}(P_b)$ ($T[^\circ\text{C}]$: température ; $P_b[\text{m.a}^{-1}]$: pluviosité bornée à 2) et position des données du sud de l'Inde.	25
1-13.	Rythme saisonnier de la chute de litière dans une forêt sempervirente et une forêt décidue de la région des Ghâts occidentaux, de novembre 1979 à octobre 1980 (d'après PASCAL, 1984 et non publ.).	27
1-14.	Variations des paramètres morphologiques, climatiques et lithologiques suivant une coupe ouest-est (figure de PETERSCHMITT, 1991).	28

2. Facteurs du milieu et pédoclimat dans les sites d'étude

2-1.	Localisation des sites d'étude.	30
2-2.	Hauteur et surface terrière des peuplements forestiers.	32
2-3.	Profils des racines fines entre 0 et 44 cm de profondeur, dans quatre sites d'étude.	34

2-4.	Pluviosité, température et durée de la saison sèche dans les sites d'étude.	36
2-5.	Granulométrie du sol en surface et en profondeur dans les sites d'étude principaux (par rapport au triangle des textures de l'USDA), et relation entre les quantités d'argile et de limon fin dans les horizons de surface.	39
2-6.	Variations saisonnières du taux de saturation en bases de la C.E.C., plus élevé en fin de saison sèche qu'en fin de saison des pluies.	42
2-7.	Mise en évidence d'une corrélation négative entre le taux de saturation en bases de la C.E.C. et la pluviosité, et d'une relation (dans les horizons B) avec la nature du substrat.	43
2-8.	Corrélation entre la proportion de cations acides échangeables, le pH et la saturation en bases de la CEC à pH 7.	44
2-9.	Densités apparentes de la terre fine en surface et en profondeur.	47
2-10.	Densité apparente de la terre fine en surface, en fonction de sa teneur en carbone.	47
2-11.	Porosité totale de l'horizon de surface rapportée (a) au volume de la terre fine et des vides, (b) au volume total, en fonction de la teneur en matière organique (a) pondérale, (b) volumique.	47
2-12.	Humidités volumiques du sol de surface (0-6 cm) à certaines saisons, comparées à la porosité totale, ainsi qu'à l'humidité au pF 4,2 de cet horizon.	52-53
2-13.	Relation entre l'altitude, le type de couvert forestier et les températures du sol mesurées (a) en fin de saison sèche à 110 cm de profondeur et (b) en fin de saison des pluies à 25 cm de profondeur. Comparaison avec les moyennes annuelles des deux principaux régimes thermiques atmosphériques.	56
2-14.	Domaines de diffusivité thermique moyenne du sol en fonction des densités apparentes (figure 2-9).	58
2-15.	Relation entre le coefficient de protection thermique du sol par la végétation (Cv) en période de feuillaison et la structure (surface terrière et hauteur, cf figure 2-2) du peuplement forestier.	60
2-16.	Concordance entre les températures mesurées saisonnièrement sur le terrain et celles prédites par notre modèle.	61
2-17.	Régimes thermiques de la surface du sol : relation avec le régime thermique atmosphérique et le couvert forestier.	63

3. Biodynamique des humus

3-1.	Répartition verticale de la biomasse des vers de terre prélevés en fin de saison des pluies dans 10 sites d'étude.	79
3-2.	Relation entre la biomasse des vers de terre prélevés en fin de saison des pluies, la richesse en bases de l'horizon de surface et le type de couvert forestier.	80

3-3.	Projection superposée des espèces de termites et des sites de prélèvement, dans le plan défini par les deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances.	84
3-4.	Typologie des principaux groupes de termites et relation avec la végétation, la pluviosité, la durée de la saison sèche et l'altitude.	86
3-5.	Coefficients de décomposition de la litière totale fine et des feuilles (d'après la méthode des mesures globales ou des sacs en filet) dans un certain nombre de forêts tropicales, en relation avec la température et la zone géographique.	104
3-6.	Corrélations entre les quantités de litière totale fine ou foliaire, ramassées en fin de saison des pluies, et un indice climatique défini <i>ad hoc</i> (voir le texte).	109
3-7.	Evolution du rapport C/N avec la taille des fractions granulométriques.	116
3-8.	Variations saisonnières de la teneur en carbone et du rapport C/N des fractions 0-10 et 10-50 μm du sol de surface (0-6 cm) de trois forêts sempervirentes et d'une forêt décidue.	118
3-9.	Variations saisonnières des acides fulviques et humiques dans les fractions 0-10 et 10-50 μm du sol de surface (0-6 cm) de trois forêts sempervirentes et d'une forêt décidue.	119
3-10.	Relation entre le rapport C/N de la matière organique fine ($< 2\mu\text{m}$) du sol de surface, la durée de la saison sèche et les propriétés physico-chimiques du sol.	121
3-11.	Relations entre la durée et/ou l'intensité de la saison sèche et le rapport AF/AH de la matière organique fine ($< 2\mu\text{m}$) du sol de surface.	123
3-12.	Relations entre la couleur des sols, la végétation décidue ou sempervirente et la texture de la terre fine, pour une même teneur en matière organique.	126
 4. Stockage de la matière organique		
4-1.	Représentation, par types de milieux forestiers, des profils organiques des sols étudiés.	142
4-2.	Relations entre les stocks de carbone et d'argile plus limons fins sur 1m de profondeur.	143
4-3.	Variations intra-stationnelles des stocks de carbone et d'argile plus limons fins sur 44 cm de profondeur, dans 4 sites.	145
4-4.	Relations intra-stationnelles entre les teneurs en carbone et en argile plus limons fins, dans les horizons de surface de 6 sites.	151
4-5.	Relations entre les teneurs en carbone et en argile plus limons fins des horizons de surface de l'ensemble des sites d'étude ; effets de l'altitude et de la durée de la saison sèche.	152

4-6.	Somme des effets de la durée de la saison sèche et du rapport AF/AH sur la teneur en carbone, en fonction de la durée de la saison sèche, pour l'ensemble des stations du Karnataka.	155
4-7.	Relations entre les teneurs en carbone, les teneurs en argile plus limon fin et les rapports AF/AH des horizons de surface de Côte d'Ivoire.	158
4-8.	Relations entre les teneurs en carbone et en argile plus limons fins des horizons de surface, dans les forêts sempervirentes ou semi-décidues des Ghâts occidentaux et de Côte d'Ivoire.	159
4-9.	Répartition quantitative des matières organiques selon leur taille, dans les horizons de surface.	161

Conclusions générales

5-1.	Schéma des relations mises en évidence dans la région d'étude, entre les divers paramètres du milieu et des humus.	166
------	--	-----

LISTE DES TABLEAUX

1. Caractéristiques de la région des Ghâts occidentaux

- 1-I. Les retombées de litière dans les forêts de la région des Ghâts occidentaux : liste des données existantes. 22

2. Facteurs du milieu et pédoclimat dans les sites d'étude

- 2-I. Liste des formations forestières climaciques (définies par PASCAL, 1984) auxquelles se rattachent les forêts des sites d'étude. 31
- 2-II. Principales variables du climat et de la végétation dans les sites d'étude, et coordonnées géographiques. 37
- 2-III. Situation dans le paysage, géologie, topographie et type de sol des sites d'étude 38
- 2-IV. Effet du type de couvert forestier, sempervirent ou décidu, sur le microclimat (d'après PASCAL, 1984). 45
- 2-V. Densité apparente des principaux types d'éléments grossiers présents dans les sols étudiés. 46

3. Biodynamique des humus

- 3-I. Biomasses des vers de terre dans diverses forêts tropicales et facteurs climato-édaphiques associés. 81
- 3-II. Type de nid et d'alimentation des termites rencontrés dans la zone d'étude. 83
- 3-III. Biomasses et principaux groupes trophiques des termites dans diverses forêts tropicales et facteurs climatiques associés. 87
- 3-IV. Taux d'infection foliaire par les champignons de la pourriture blanche de quelques essences forestières, dans les divers types de milieu forestier. 89
- 3-V. Coefficients de décomposition de la litière, annuels et saisonniers, dans la forêt sempervirente de moyenne altitude d'Attapadi (PASCAL, 1984) et la forêt décidue sèche d'Ainurmarigudi (PASCAL, non publ.). 107
- 3-VI. Présentation synthétique des caractéristiques et des bilans des deux séries de fractionnement de la matière organique. 114
- 3-VII. Différences de répartition du poids minéral, entre le fractionnement sans destruction de la matière organique et l'analyse granulométrique. 114
- 3-VIII. Couleur au code Munsell des horizons de surface (humides) sous forêt sempervirente et sous forêt décidue, dans un contexte écologique similaire (même pluviosité : 1700 mm.an⁻¹, même roche mère : le grauwasche). 127

TABLE DES MATIERES

Introduction générale	1
1 Caractéristiques de la région des Ghâts occidentaux	5
1.1 Aperçu physionomique et géologique	5
1.2 Le climat	8
1.2.1 Les précipitations	8
1.2.2 La température	11
1.2.2.1 Définition des régimes thermiques	11
1.2.2.2 Relations entre la température moyenne et l'altitude	13
1.2.3 L'humidité relative	14
1.2.4 La durée de la saison sèche et le drainage climatique	16
1.3 Les paysages et les sols	16
1.3.1 Géomorphologie	17
1.3.2 Principaux types de sols	17
1.4 La couverture forestière	19
1.4.1 La végétation au quaternaire récent	19
1.4.2 Les formations forestières climaciques	19
1.4.3 Les effets de la pression anthropique	21
1.4.4 La production de litière	22
1.4.4.1 Production annuelle	22
1.4.4.2 Rythme saisonnier	26
1.5 Conclusion : une région tropicale originale et contrastée	27

2 Facteurs du milieu et pédoclimat dans les sites d'étude	29
2.1 Choix des sites d'étude	29
2.2 Les formations forestières	31
2.2.1 Typologie botanique et écologique	31
2.2.2 Structure des peuplements et pression anthropique	32
2.2.3 Systèmes racinaires	33
2.3 Les conditions climatiques et édaphiques	35
2.3.1 Pluviosité, saison sèche et température	35
2.3.2 Situation et classification des sols	38
2.3.3 Teneur en éléments grossiers et texture des sols	38
2.3.4 Capacité d'échange cationique, saturation en bases et acidité des sols	40
2.3.4.1 La capacité d'échange cationique à pH 7	40
2.3.4.2 Le taux de saturation en bases échangeables (S/T)	41
2.3.4.3 Les éléments acides échangeables	44
2.4 Le pédoclimat	45
2.4.1 Densité apparente et porosité totale du sol	45
2.4.2 Humidité et aération du sol	50
2.4.2.1 Définition du problème	50
2.4.2.2 Evaluation de l'humidité au pF 4,2	50
2.4.2.3 Comparaison des humidités de terrain à l'humidité au pF 4,2 et à la porosité totale	51
2.4.2.4 Conclusion	55
2.4.3 Température du sol	55
2.4.3.1 Les mesures de terrain	55
2.4.3.2 Rappel théorique sur la propagation de la chaleur dans le sol	57
2.4.3.3 Comparaison atmosphère / sol, et modélisation	59
2.4.3.4 Validation du modèle	62
2.4.3.5 Résultats	62
2.5 Conclusions	64

3	Biodynamique des humus	65
3.1	Décomposition des matières organiques fraîches	66
3.1.1	Identification des principales voies de biodégradation	66
3.1.1.1	Revue bibliographique des organismes décomposeurs efficaces	66
3.1.1.2	Observations dans les sites d'étude, à diverses échelles	69
3.1.2	Ecologie des principaux organismes décomposeurs	78
3.1.2.1	Les vers de terre	78
3.1.2.2	Les termites	83
3.1.2.3	Les diplopodes	88
3.1.2.4	Les champignons de pourriture blanche	88
3.1.2.5	La microflore du sol, dans les agrégats	90
3.1.2.6	Conclusions	96
3.1.3	Disparition de la litière	97
3.1.3.1	Les méthodes d'étude	97
3.1.3.2	Coefficient annuel de décomposition	103
3.1.3.3	Rythme saisonnier de la décomposition	106
3.1.3.4	Litière au sol et estimation du coefficient de décomposition dans les sites d'étude	108
3.1.4	Conclusions	111
3.2	Evolution des composés humiques	112
3.2.1	Présentation et discussion des méthodes de fractionnements utilisées	113
3.2.2	Types de matières organiques des différentes fractions physiques	115
3.2.3	Evolution saisonnière des matières organiques	117
3.2.4	Relations entre les caractéristiques de la matière organique fine et les facteurs du milieu	120
3.2.4.1	Le rapport C/N	120
3.2.4.2	Le rapport AF/AH	122
3.2.4.3	La couleur du sol	125
3.2.5	Dynamique et stabilité des composés humiques	128
3.3	Conclusions	129

4	Stockage de la matière organique	131
4.1	Revue bibliographique	131
4.1.1	Teneurs en carbone (ou en azote) de la terre fine, dans les sols tropicaux	131
4.1.2	Stocks de carbone par unité de surface, dans les sols tropicaux	134
4.1.3	Flux d'entrée du carbone dans le sol	136
4.1.4	Flux de sortie du carbone hors du sol	137
4.1.5	Conclusions	139
4.2	Quantités de carbone par unité de surface ou de volume dans la région des Ghâts occidentaux	141
4.2.1	Aperçu préliminaire des profils de matière organique	141
4.2.2	Stocks de carbone (0-1m) de l'ensemble des sites d'étude	142
4.2.3	Variabilité intra-stationnelle des stocks de carbone	144
4.2.4	Conclusions	146
4.3	Teneurs pondérales en carbone de la terre fine dans la région des Ghâts occidentaux	146
4.3.1	Variabilité intra-stationnelle des teneurs en carbone	147
4.3.1.1	Comparaison des facteurs expliquant les stocks ou les teneurs pondérales du carbone	147
4.3.1.2	Régressions entre teneurs en carbone et teneurs en argile plus limon fin dans les horizons de surface	149
4.3.2	Effets conjugués de la température, la texture et la durée de la saison sèche sur la teneur en carbone de la terre fine	152
4.3.2.1	Détermination des meilleurs paramètres climato-édaphiques expliquant les teneurs en carbone des horizons de surface, dans la région d'étude	152
4.3.2.2	Comparaisons des relations obtenues avec les humus forestiers de Côte d'Ivoire	156
4.3.3	Distinction des matières organiques fines et grossières	160
4.3.4	Conclusions	163
	Conclusions générales	165
	Bibliographie	171

Annexes

187

I.	Description générale des sites	189
II.	Méthodes	239
III	Liste botanique	247
IV	Calcul du coefficient de décomposition	249
V	Litières	251
VI	Données collectées avec les gros cylindres	253
VII	Fractionnement physique et extraction alcaline	257
VIII	Equations de régression	263
IX	Températures atmosphériques en Côte d'Ivoire	273

Tables

275

Liste des planches photographiques	276
Liste des figures	277
Liste des tableaux	281
Table des matières	282



UNIVERSITE DE NANCY I

NOM DE L'ETUDIANT : Monsieur FERRY Bruno

NATURE DE LA THESE : DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I
en PEDOLOGIE

VU, APPROUVE ET PERMIS D'IMPRIMER

NANCY, le 29 JUIN 1992 n° 344

LE PRESIDENT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I



THESE DE DOCTORAT D'UNIVERSITE

Université de Nancy I - UFR-STMP

Année 1992

Discipline : Sciences de la Terre - Pédologie

Auteur : Bruno FERRY

Centre de Pédologie Biologique, C.N.R.S.

B.P. 5, 54501 VANDŒUVRE-LES-NANCY Cédex

RESUME

Située au sud-ouest de la péninsule indienne, la région des Ghâts occidentaux est soumise à des gradients très importants de la pluviosité et de la durée de la saison sèche, qui sont en partie indépendants. Le couvert forestier, sempervirent en zone humide et décidu en zone sèche, contribue à déterminer le pédoclimat : plus sec, plus chaud et plus contrasté sous couvert décidu.

La durée et l'intensité de la saison sèche orientent de façon cruciale la biodynamique des humus, en limitant sélectivement l'activité des organismes décomposeurs, et en favorisant la polymérisation des composés humiques du sol. La température a surtout un effet accélérateur de la biodégradation. La richesse en bases du sol est un facteur limitant important pour la microflore et les vers de terre.

La richesse organique du sol peut être prédite à l'aide de la température, la texture du sol, la durée de la saison sèche et, pour les stocks par unité de volume, la quantité d'éléments grossiers. La durée de la saison sèche réduit le stock organique dans deux cas opposés : trop longue, elle limite les apports végétaux ; trop courte, elle empêche toute maturation climatique des composés humiques.

Mots-Clés : Acides fulviques et humiques - Argile - Durée de la saison sèche - Forêt tropicale - Humus - Humification - Ghâts occidentaux - Inde du sud - Karnataka - Microflore - Organismes décomposeurs - Pédoclimat - Stockage du carbone - Température - Termites - Texture du sol - Vers de terre