FACTEURS ECOCLIMATIQUES ET SUR LES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES EN FORÊT DENSE SECHE ZAMBEZIENNE (MUHULU) DU SHABA MERIDIONAL

ECOCLIMATIC FACTORS AND BIOGEOCHEMICAL CYCLES IN A ZAMBEZIAN DRY EVERGREEN FOREST (MUHULU) OF SOUTHERN SHABA

par DIKUMBWA Nlandu

CONTENTS

INTRODUCTION 7

First part. THE SITE OF LUISWISHI STATION. STATE OF THE ART ON THE ZAMBEZIAN DRY EVERGREEN FORST 9

CH. I.1. CLIMATE AND VEGETATION OF SOUTHERN SHABA 10
A. Climate 10
B. Mean vegetation types 11

CH. I.2. LUISWISHI STATION 16
A. Geographical situation 16
B. Mesoclimate and soil climate 17
C. Physico-chemical characteristics of the soil 24

CH. I.3. STATE OF THE ART ON THE ZAMBEZIAN DRY EVERGREEN FOREST 29
A. Origin of the dry evergreen forest 29
B. Previous research 30

Second part. METHODS AND SAMPLES 31

CH. II.1. SAMPLING OF ORGANIC SUPPLIES TO THE LITTER 32
A. Leaves 32
B. Wood, flowers and fruit 35

CH. II.2. SAMPLING OF LIVING ORGANS 36

CH. II.3. PHYTOMASS OF THE DRY EVERGREEN FOREST 43
A. Method of estimation 43
B. Leaf biomass 45
C. Wood biomass 47

CH. II.4. LITTER DECAY 48
A. Leaf litter 48
B. Wood litter 50
C. Selection of the sampling areas 51

CH. II.5. MEASURES AND LABORATORY ANALYSES 51
A. Constitution the mean sample to titrating the chemical elements 52
B. Chemical analysis 52

Third part. RESULTS AND DISCUSSION 55

CH. III.1. MINERAL COMPOSITION OF THE DIFFERENT ORGANS OF THE BIOCENOSIS 56

CH. III.2. PHYTOMASS AND MINERALOMASS OF THE DRY EVERGREEN FOREST 61
A. Phytomass 61
B. Mineralomas 63

CH. III.3. ORGANIC SUPPLIES TO THE LITTER 66
A. Leaf fall cycle 67
B. Wood fall cycle 70
C. Fruit and flowers fall cycle 72

CH. III.4. SEASONAL VARIATION OF THE MINERAL COMPOSITION OF THE ORGANIC SUPPLIES TO THE LITTER 75
A. Leaf, wood and fruit supplies to the ground 76
B. General considerations 79
C. Comparing mineral composition of vegetation of lowlands tropical dense forest with that of extratropical forests 81

CH. III.5. RESTORATION OF MINERAL ELEMENTS TO THE SOIL BY ORGANIC SUPPLIES TO THE LITTER 82

CH. III.6. MINERAL ELEMENTS SUPPLIES THROUGH LEACHING 83
A. Water balance 83
B. Mineral composition of rain water 84
C. Leaching 86

CH. III.7. LITTER DECAY 87
A. Annual rate of litter decay 88
B. Weight losses 90
C. Discussion 93
D. Velocity of mineral elements release 97

Fourth part. *INTERPRETATION OF RESULTS* 101

CH. IV.1. INTERPRETATION OF RESULTS 102
A. Cycle of organic supplies to the litter 103
B. Variation of mineral composition 108

CH. IV.2. BIOGEOCHEMICAL CYCLES OF BIOGENIC ELEMENTS IN THE DRY EVERGREEN FOREST 113
A. Rain season 117
B. Dry season 124

CH. IV.3. PLACE OF THE MUHULU WITHIN THE TROPICAL DENSE FORESTS 125

CH. IV.4. CLIMAX STATE OF THE PATCHES OF DRY EVERGREEN FOREST 128
A. Root structure of the soil horizons 129
B. Chemical composition of the living vegetation 134

SYNTHESIS AND GENERAL CONCLUSION 136

REFERENCES 141

ANNEX I 155

SOMMAIRE

INTRODUCTION 7

Première partie. CARACTÉRISTIQUES DU SITE ET ÉTAT DES CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LA FORÊT DENSE SÈCHE ZAMBÉZIENNE 9

CHAP. I.1. CLIMAT ET VÉGÉTATION DU SHABA MÉRIDIONAL 10
A. Climat 10
B. Principales formations végétales 11

CHAP. I.2. LA STATION DE LUISWISHI 16
A. Situation géographique 16
C. Mésoclimat et pédoclimat 17
B. Caractéristiques physico-chimiques des sols 24

CHAP. I.3. ETAT DES CONNAISSANCES ACTUELLES DE LA FORÊT DENSE SÈCHE ZAMBÉZIENNE 29
A. Origine des forêts denses sèches 29
B. Recherches antérieures 30

Deuxième partie. METHODES ET MATERIELS 31

CHAP. II.1. RÉCOLTE DES APPORTS ORGANIQUES À LA LITIÈRE 32
A. Les feuilles 32
B. Le bois, les fleurs et les fruits 35

CHAP. II.2. PRELÈVEMENT DES ORGANES VIVANTS 36

CHAP. II.3. PHYTOMASSE DE LA FORET DENSE SÈCHE DE LUISWISHI 43
A. Méthodes d'estimation 43
B. Biomasse foliaire 45
C. Biomasse ligneuse 47

CHAP. II.4. DECOMPOSITION DE LA LITIÈRE 48
A. Litière foliaire 48
B. Litière ligneuse 50
C. Choix des emplacements des échantillons 51

CHAP. II.5. MESURES ET ANALYSES DE LABORATOIRE 51
A. Constitution de l'échantillon moyen destiné au dosage des éléments chimiques 52
B. Analyses chimiques 52

Troisième partie . RÉSULTATS ET DISCUSSION 55

CHAP. III.1. COMPOSITION MINÉRALE DE DIFFÉRENTS ORGANES DE LA PHYTOCÉNOSE 56

CHAP. III.2. PHYTOMASSE ET MINÉRALOMASSE DE LA FORÊT DENSE SÈCHE 61
A. Phytomasse 61
B. Minéralomasse 63

CHAP. III.3. APPORTS ORGANIQUES À LA LITIÈRE 66
A. Le cycle de la défoliation 67
B. Le cycle de la chute de bois 70
C. Cycle de la chute des fruits et des fleurs 72

CHAP. III.4. VARIATION SAISONNIÈRE DE LA COMPOSITION MINÉRALE DES APPORTS ORGANIQUES À LA LITIÈRE 75
A. Apport des feuilles, des bois et des fruits au sol 76
B. Considération d'ensemble 79
C. Composition minérale comparée des végétaux des forêts denses tropicales de basses terres et des végétaux des forêts extratropicales 81

CHAP. III.5. RESTITUTION AU SOL DES ÉLÉMÉENTS MINÉRAUX PAR LES APPORTS ORGANIQUES À LA LITIÈRE 82

CHAP. III.6. APORTS D'ÉLÉMENTS MINÉRAUX PAR LE PLUVIOLESSIVAGE 83
A. Bilan d'eau 83
B. Composition minérale des eaux de pluies 84
C. Le pluviolessivage 86

CHAP. III.7. DÉCOMPOSITION DE LA LITIÈRE 87
A. Taux annuels de décomposition des litières 88
B. Pertes pondérales 90
C. Discussion 93
D. Vitesse de libération des éléments minéraux 97

Quatrième partie. INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS 101

CHAP. IV.1. INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS 102
A. Cycle des apports organiques à la litière 103
B. Variation de la composition minérale 108

CHAP. IV.2. CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES DES ÉLÉMENTS BIOGÈNES DANS LA FORÊT DENSE SÈCHE À *ENTANDROPHRAGME DELEVOYI* 113
A. La saion des pluies 117
B. La saison sèche 124

CHAP. IV.3. PLACE DU MUHULU À *ENTANDROPHRAGME DELEVOYI* AU SEIN DES FORÊTS DENSES TROPICALES 125

CHAP. IV.4. NATURE CLIMACIQUE DES ÎLOTS DE FORÊT DENSE SÈCHE 128
A. La structure racinaire dans les horizons édaphiques 129
B. La composition chimique des végétaux vivants 134

SYNTHÈSE ET CONCLUSION GÉNÉRALE 136

BIBLIOGRAPHIE 141

ANNEXE 155

INTRODUCTION

La connaissance des îlots de forêt dense sèche disséminés dans la forêt claire soudano-zambézienne n'était jusqu'à présent qu'assez sommaire. Un nombre trop faible d'études relatives à leur fonctionnement avaient été entreprises (v. chapitre I.3), alors que, nous assistions, impuissants, à l'extinction de ce type de forêt.

La disparition rapide et presque totale, dans un avenir relativement proche, des îlots du Shaba méridional, et le fait que de nombreux botanistes les considèrent comme le climax régional, rend leur connaissance urgente et justifie une étude prioritaire de leur écologie.

L'écologie de la forêt dense sèche à *Entandrophragma delevoyi* a donc été étudiée sous ses aspects dynamiques au travers du cycle biogéochimique afin d'en dégager les influences écoclimatiques. Une fois ce cycle biogéochimique et les teneurs en minéraux bien connus , le problème du stade évolutif de cette forêt a été envisagé à la lumière de nos connaissances en géomorphologie et en palynologie. Etant donné les similitudes de physionomie et de flore entre la forêt guinéenne et semi-guinéenne d'une part, et les îlots de forêts denses sèches d'autre part, en vue de souligner leur rapprochement ou au contraire leur éloignement, les résultats que nous avons obtenus sont comparés, chaque fois que cela est possible, à ceux établis dans les forêts de basses terres. Par contre, la référence à la forêt claire n'est faite qu'à titre purement exceptionnel.

Cette publication constitue la majeure partie d'une thèse qui a été soutenue à l'Université de Liège, en vue de l'obtention du titre de docteur en Sciences Géographiques.

Adresse de l'auteur : Département de Géographie, B.P. 1825, Lubumbashi, Zaïre.

Première partie

CARACTERISTIQUES DU SITE ET ETAT DES CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LA FORET DENSE SECHE ZAMBEZIENNE

THE SITE OF LUISWISHI STATION. STATE OF THE ART ON THE ZAMBEZIAN DENSE EVERGREEN FOREST

ABSTRACT

First ,the regional environment of the Luiswishi station is presented, i.e. the main characters of the climate and the different vegetation types of Southern Shaba. Then ,ecotopic and floristic facies of the site are described. Finally, a third part recalls the previous researches on the origin of the small patches of dry evergreen forest. As far as their origin is concerned, three hypotheses are propounded : dry evergreen forests could be relictual , at a climax state or linked to specific soil conditions.

RÉSUMÉ

Un premier volet présente l'environnement régional climatique et végétal de la station de Luiswishi. Un second décrit les faciès écotopiques et floristiques du site et enfin, un troisième retrace l'historique des recherches sur la genèse des îlots de forêt dense sèche. En ce qui concerne ce dernier aspect, trois hypothèses sont généralement avancées : la forêt dense sèche est, soit d'origine édaphique, soit relictuelle soit enfin climacique.

La région zambézienne s'étend, selon WHITE (1986), de 3°S à 26°S et de l'Océan Atlantique jusqu'à proximité de l'Océan Indien. Cet ensemble de 3 770 000 km^2 (12 % de l'Afrique) qui constitue la plus grande phytochorie principale de l'Afrique après le Sahara, englobe la totalité du Malawi, de la Zambie et du Zimbabwe, une partie importante de l'Angola, du Mozambique et de la Tanzanie, des proportions plus réduites du Zaïre (Shaba), de la Namibie, du Botswana ainsi que de la République Sud-africaine (Transvaal).

D'après la carte A.E.T.F.A.T.[1] (1959 citée par MALAISSE & BUHENDWA, 1982), la forêt claire est la végétation dominante de cette région. Elle couvre elle-même près de 2 592 500 km^3, soit 69 % de la région zambézienne. Elle occupe 59 % de l'Angola, 5% du Burundi, 46 % du Malawi, 52 % du Mozambique, 58 % du Shaba, 43 % de la Tanzanie, 66 % de la Zambie et 54 % du Zimbabwe.

[1] Association pour l'Etude Taxonomique de la Flore en Afrique Tropicale.

En se référant aux diagrammes ombrothermiques de la région (WHITE, 1986, p. 98), on constate que le climat est celui d'une zone tropicale à deux saisons marquées. La pluviosité annuelle y est comprise entre 500 et 1400 mm. Elle diminue du nord vers le sud avec toutefois des variantes régionales. La température annuelle moyenne , liée à l'altitude plus qu'à la latitude, varie entre 18 et 24°C.

Le Shaba méridional, situé approximativement entre 8 et 13° de latitude Sud et 24 et 30°de longitude Est est formé de hauts plateaux (plus de 1500 m d'altitude) couverts de sables tertiaires du type Kalahari (Manika, Biano, Kando, Kibara et Kundelungu) et surtout d'un plateau d'altitude moyenne (1000 - 1200 m) parsemé de collines étroites et de larges dépressions. C'est sur ce dernier plateau que l'on rencontre habituellement les îlots de forêt dense sèche.

CHAPITRE I.1

CLIMAT ET VEGETATION DU SHABA MERIDIONAL

A. CLIMAT

Le climat du Shaba méridional s'intègre, bien entendu, dans le schéma général du climat de la région zambézienne. Dans les environs de Lubumbashi on distingue une saison sèche de mai à septembre, une saison des pluies de novembre à mars et deux mois de transition, avril et octobre.

Les précipitations moyennes annuelles sont de 1200 mm. La variation interannuelle peut s'avérer parfois importante. Les valeurs extrêmes observées entre 1912 et 1980 (NTOMBI, 1985) sont de 716.4 mm (1917-1918) et de 1949.4 mm (1977-1978).

Les températures sont les plus basses de mai à août, les plus élevées de septembre à octobre. Elles laissent ainsi apparaître distinctement deux périodes différentes au sein de la saison sèche en fonction de la température. . La température moyenne annuelle est de 20.3°C.

Le rayonnement global moyen annuel pour la période 1967 - 1970 a été de 16.83 10^{-9} kcal.ha^{-1} (FRESON, 1973). Cette valeur est comparable à celles observées en forêt de basse terre dans le Sud-Est asiatique (14 à 16 10^{-9} kcal.ha^{-1}). Elle est toutefois supérieure à celles des les bassins de l'Amazonie et du Zaïre (10 à 13 10^{-9} kcal.ha^{-1}, UNESCO, 1979).

Dans la basse troposphère, les vents dominants sont ceux du sud-est (alizé des Mascareignes) en saison sèche, éventuellement du nord-est (mousson indienne). L'alizé détourné de Sainte-Hélène donne en saison des pluies un flux du d'ouest - nord-ouest (mousson par assimilation : NTOMBI & ERPICUM, 1990) . Ces vents se chargent quelquefois des émanations sulfureuses et des particules de poussières provenant des usines de la Générale des Carrières et des Mines (G.C.M.). Ces particules se répandent dans les environs de Lubumbashi où elles se comportent souvent comme un véritable herbicide. La physionomie générale de la végétation autour de la ville, surtout dans la proximité immédiate des usines, porte donc la marque profonde de cette pollution.

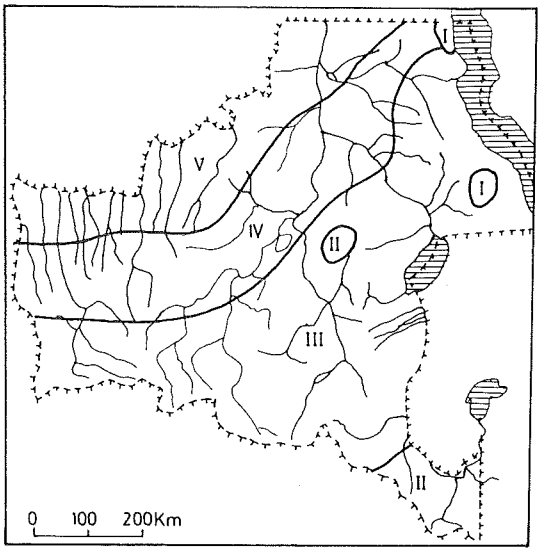


Fig. 1 :Principales unités phyto-sociologiques du Shaba selon SCHMITZ (1962).
I. Régions d'altitude : éléments montagnards et submontagnards; II. Muhulu de climat plus aride que la moyenne; III. Muhulu (Diospyro-Entandrophragmion delevoyi); IV. Région de transition entre les formations ouvertes d'aspect zambézien et la flore guinéenne; V. Région guinéenne du Bas-Shaba (forêt dense guinéenne ou périguinéenne).

Main phytosociological units of the Shaba (according to SCHMITZ, 1962)
I. Altitude areas : montane and submontane vegetation; II. Muhulu of more arid climate than usual; III. Muhulu (Diospyros-Entandrophragmion delevoyi); IV. Transition area between open formations of Zambezian aspect and Guinean flora; V. Guinean area of Lower Shaba (Guinean and periguinean evergreen forest).

B. PRINCIPALES FORMATIONS VEGETALES

Les principales formations végétales du Shaba ont été décrites par plusieurs auteurs, soit en tant que partie d'une entité régionale beaucoup plus large : Zaïre,

Afrique (LEBRUN & GILBERT, 1954; DEVRED, 1958; WHITE, 1986), soit en les considérant dans les limites administratives du Shaba même (SCHMITZ, 1950, 1962, 1977; LHOAS, 1957; DUVIGNEAUD, 1958). A l'intérieur de ces limites, la végétation peut se ramener à trois types principaux, à savoir la forêt, la savane et la steppe. La forêt se présente sous quatre faciès principaux :

1. LES FORÊTS DENSES HUMIDES SEMI-DÉCIDUES

Sous cette appellation se regroupent les forêts semi-décidues subéquatoriales et guinéennes, les forêts semi-décidues subéquatoriales et péri-guinéennes et les forêts semi-décidues submontagnardes de transition. Les premières se trouvent localisées dans l'extrême nord du Shaba (Kongolo) où la saison sèche n'excède pas trois mois. Les secondes, plus fréquentes que les premières, constituent le climax de la zone périguinéennes du Shaba (SCHMITZ, 1977). Enfin, les forêts de la dernière catégorie se situent entre 1150 et 1800 m d'altitude (DEVRED, 1958), soit sur les contreforts de la dorsale occidentale de la zone des grabens, soit dans les gorges abritées des contreforts des hauts plateaux (Kundelungu, Biano, Manika, Marungu) ou encore dans les vallées descendant de la région montagneuse au nord de Kalemie. Par leur physionomie, il n'est pas possible de les dissocier des forêts ripicoles et les forêts de fond de vallée (SCHMITZ, 1977).

2. LA FORÊT CLAIRE (MIOMBO, orthographié aussi MYOMBO)

Il s'agit d'une formation végétale mixte où la strate arborée est ouverte, les cimes étalées en parasol étant jointives ou presque. La strate graminéenne est peu dense (AUBREVILLE, 1957). Elle couvre plus de 84 % de la superficie du Shaba méridional (SYS & SCHMITZ, 1959; MALAISSE *et al.*, 1975).

En y regardant d'un peu plus près, deux types de forêt claire, plus ou moins largement représentés, peuvent être distingués (SCHMITZ, 1971; MALAISSE, 1982).

a). Les forêts claires de type miombo à dominance de *Brachystegia, Julbernardia* et *Isoberlinia.*

On en observe plusieurs variantes écologiques (DUVIGNEAUD, 1958). Les plus uniformément répandues sont celles à prédominance de *Brachystegia spiciformis*, *B. floribunda*, *B. boehmii*, *B. wangermeeana* et *B. taxifolia.* A ces *Brachystegia* se mêlent d'autres essences parfois localement plus abondantes.

b). Les forêts claires à dominance de *Marquesia macroura.*

Un certain nombre d'auteurs, entre autres DELEVOY (1950), et DUVIGNEAUD (1952), ont considéré la forêt claire comme le climax régional. Actuellement, on s'accorde à reconnaître cette forêt comme étant plutôt un pyroclimax (DESENFANS, 1950, LHOAS, 1957). Son maintien repose sur le passage régulier de feu de brousse. En l'absence de celui-ci, elle évolue vers la forêt dense sèche.

Au Shaba méridional, son exploitation actuellement incontrôlée, à des fins diverses (énergétiques, industrielles et dans une moindre mesure agricoles), en réduit l'extension de plus en plus. Ainsi, MALAISSE *et al.* (1980) a estimé à quelque 185 km^2 la superficie annuellement déboisée. Dans le voisinage de Lubumbashi, il n'en subsiste plus que 14 hectares.

A l'aide des images satellitaires de Landsat, SOYER et WILMET (1986) ont établi qu'entre 1973 et 1985, la partie déboisée autour de la ville de Lubumbashi est passée de 230 à 1630 km^2; augmentant donc de 600 % en l'espace d'une décennie! La forêt claire à *Brachystegia* spp. et à *Julbernardia paniculata* qui, autrefois, couvrait plus de 90 % de la région de Lubumbashi (MALAISSE *et al.* 1975), ne se retrouve plus, dans son état primaire, que sous forme d'îlots relictuels.

On estime généralement, sur base du rythme actuel de l'exploitation, qu'aux environs de l'an 2050 (BINZANGI, comm. pers.), la forêt claire et partant tout autre type de forêt, aura disparu du Shaba méridional; ou tout au plus sera-t-elle tout simplement réduite à l'état de petits îlots, comme c'est aujourd'hui le cas de la forêt dense sèche. Les projections de GREENPEACE pour l'ensemble des forêts tropicales (1989-1990) sont encore plus pessimistes. En effet, cette organisation situe vers l'an 2013 l'extinction totale des forêts tropicales.

3. LA FORÊT DENSE SÈCHE

Les îlots de forêts sempervirentes disséminés dans la forêt claire de la région soudano-zambézienne ont été décrits, entre autres, par ADAM (1956), KEAY (1959), SCHNELL (1971), TROCHAIN (1980) dans la partie soudanienne, par CHAPMAN et WHITE (1970), DELEVOY (1928-1929, 1948), AUBREVILLE (1949, 1957), DUVIGNEAUD (1949, 1958), DESENFANS (1952), LEBRUN et GILBERT(1954), LHOAS (1957), DEVRED (1958), BOURGUIGNON *et al.* (1960), FANSHAWE (1960, 1969), SCHMITZ (1962, 1963, 1971, 1977), STREEL (1963), MALAISSE *et al.* (1970), dans la partie zambézienne.

De façon générale, la forêt dense sèche a été définie par la conférence de phytogéographie de Yangambi (1956) comme étant "un peuplement fermé, pluristrate, de stature moins élevée que la forêt dense équatoriale; la plupart des arbres des étages

supérieurs perdent leurs feuilles; le sous-bois est soit sempervirent, soit décidu et le tapis graminéen généralement discontinu" (C.S.T.A./C.C.T.A., 1956).

MALAISSE et COLONVAL-ELENKOV (1981) précisent que le terme "dense" dans la dénomination est utilisé pour dissocier ces îlots de la forêt claire, tandis que celui de "sèche" l'est pour les distinguer des formations sempervirentes édaphiques qui sont des forêts hygrophiles limitées aux bords de cours d'eau.

Au sens de LUGO et MURPHY (LUGO & MURPHY, 1986; MURPHY & LUGO, 1986), l'expression forêt sèche englobe aussi bien les forêts de terre ferme que les forêts hygrophiles de la zone à saison sèche prononcée.

Des dénominations telles que dry evergreen forest (FANSHAWE, 1969) en Zambie, forêt homothermique (STREEL, 1963) au Zaïre, ont été proposées. En outre, diverses appellations en langues vernaculaires sont également de plus en plus usitées dans les pays et contrées proches du Shaba. Ainsi, parle-t-on de muteshi (pluriel mateshi : WHITE, 1962), de muhulu, orthographié parfois muulu (DELEVOY, 1933) et de mavunda (Bandundu, Angola, WHITE, 1986).

Au point de vue physionomique (DEVRED, 1958, SCHMITZ 1962), le muhulu appartient au type de forêt dense sèche semi-décidue. On peut toutefois signaler l'existence en Zambie, d'un type de muhulu sempervirent : Parinari dry evergreen forest. C'est en fait le muhulu à *Parinari excelsa* (FANSHAWE, 1969).

Dans le domaine shabo-zambien de la région zambézienne, les trois groupements végétaux rappelés par MALAISSE et COLONVAL-ELENKOV (1981) peuvent être définis au sein des forêts denses sèches non montagnardes (FANSHAWE, 1969).

a) Les forêts denses sèches à *Cryptosepalum exfoliatum* subsp. *pseudotaxis* établies sur les sables de Kalahari. Elles sont reconnues dans le Sud-ouest du Shaba, en Zambie et dans l'Angola.

b) Les forêts denses sèches à *Marquesia acuminata* établies sur des sols profonds, perméables, à horizon humique épais et à capacité de bases échangeables élevées.

c) Les forêts denses sèches à *Entandrophragma delevoyi* établies sur des sols ferrallitiques profonds et argileux des plateaux. C'est ce dernier groupement qui fait l'objet de la présente préoccupation.

En se basant principalement sur la nature des peuplements de forêt dense, SCHMITZ (1962) avait dressé la carte des grandes unités phytogéographiques du Shaba (fig.1). Le territoire où furent reconnus les îlots de forêt dense sèche à *Entandrophragma delevoyi* (244 364 km2) représentait un peu plus de 48% de tout le Shaba (491 000 km2).

La florule propre aux muhulu n'est guère variée. Les différences qui peuvent apparaître d'un îlot à l'autre résulte de l'isolement des massifs forestiers lequel n'a pas, ou n'a plus, permis les échanges (SCHMITZ, 1962).

4. LA FORÊT-GALERIE (OU GALERIE FORESTIÈRE)

.La forêt-galerie est une forêt dense édaphique occupant les bords des cours d'eau. DUVIGNEAUD (1958) la considère comme la voie de pénétration vers le sud de la flore guinéo-congolaise. Selon qu'elle est inondée en permance ou périodiquement, selon qu'elle occupe les berges ou en est écartée, SCHMITZ (1977) distingue la forêt marécageuse de la forêt ripicole.

Outre les forêts, des formations végétales herbacées sont également présentes :

5. LA SAVANE

La savane est une formation végétale herbacée fermée, de plus de 80 cm de hauteur, avec une strate ligneuse de moins de 7 m de hauteur ou une strate arborescente claire couvrant moins de 60 % de l'étendue considérée (SCHMITZ, 1977). Elle occupe des espaces de plus en plus importants au détriment d'une forêt claire de plus en plus ménacée par les charbonniers et les industriels.

Selon la densité des arbres, leur hauteur, leur mode de répartition et l'essence dominante, SCHMITZ (1977) distingue plusieurs types de savane. Les plus couramment rencontrées sont les savanes boisées, arborées et arbustives et les savanes herbeuses.

6. LA STEPPE (PSEUDO-STEPPE)

La steppe se dissocie de la savane d'une part, par une végétation herbacée ouverte et plus basse, associée à des sols arides et pauvres (SCHMITZ, 1977), et d'autre part, par la présence de nombreuses dicotylédonées à souches ligneuses (geofrutex). Quelques auteurs dont DUVIGNEAUD (1958), y rattachent les steppes (ou savanes steppiques) des hauts plateaux du Shaba et des terrains métallifères (kopjes).

CHAPITRE I.2

LA STATION DE LUISWISHI

A. SITUATION GEOGRAPHIQUE

La station (11°29'05"S, 27°36'10"E) tire son nom de la rivière Luiswishi dont elle occupe la rive droite. Elle est située à 28 km au nord-est de la ville de Lubumbashi (fig.2). Elle repose sur un plateau schisteux du Kundelungu inférieur qui culmine à une altitude de 1208 m. La pente du terrain est faible, inférieure à 3°.

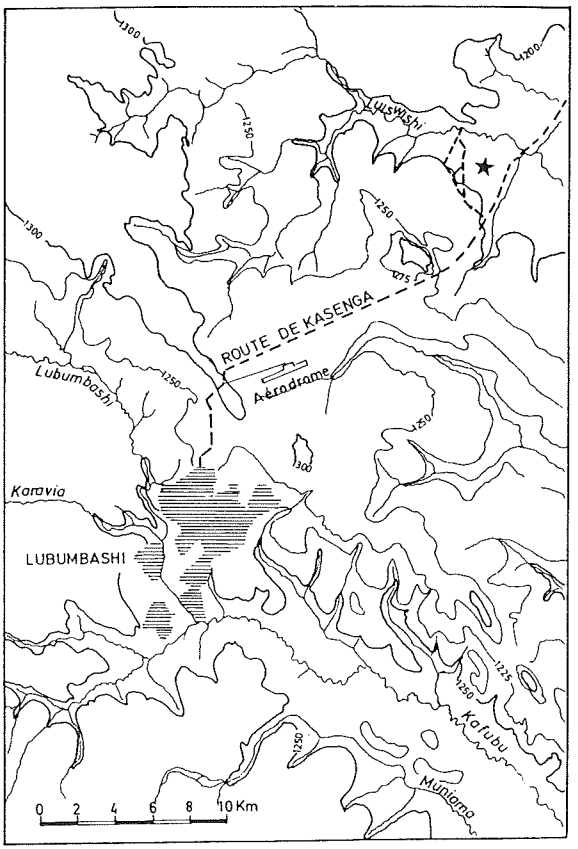


Fig. 2 : Situation géographique de la station de Luiswishi

- Geographical situation of Luiswishi station

Trois formations végétales s'y trouvent juxtaposées, la forêt dense sèche, la forêt claire et la savane, qui forment la série régressive de Luiswishi (FRESON *et al.*, 1974).

Sur la base d'un relevé floristique des strates ligneuses, comprenant 120 espèces, les trois formations végétales ne possèdent que 5 % des espèces en commun; alors que chacune d'elles est pourvue d'un noyau d'espèces endémiques respectivement de 38, 28 et 12 espèces (MALAISSE, 1982).

Les considérations ci-après ont dicté le choix du site :

a) Il comprend les seuls îlots de forêt dense sèche, d'accès facile dans un rayon d'environ 100 km autour de Lubumbashi. Le plus grand de ces îlots sur lequel les études ont été menées, s'étend sur 4.7 hectares.

b) Ce site a, en principe, été mis à la disposition exclusive de l'Université; il a donc été sauvegardé de la destruction par des charbonniers.

c) Enfin, un certain nombre de travaux de référence relatifs à l'écologie de trois biotopes y ont déjà été conduits.

B. MESOCLIMAT ET PEDOCLIMAT

1. MÉSOCLIMAT

Un climat local particulier est associé à chacune des trois formations végétales.

Les observations relatives à la température et au degré d'hydratation du sol couvrent respectivement les périodes de juin 1982 à juin 1984 et de décembre 1981 à juin 1983. Les travaux antérieurs réalisés dans d'autres régions tropicales et spécialement au Zaïre (BERRUEX, 1958; DUPRIEZ, 1969; BULTOT, 1974), ont montré que la température des différentes saisons comme les amplitudes thermiques diurnes, tant de l'air à proximité du sol que du sol-même, varient peu d'une année à l'autre pour un même mois. De 1982 à 1984, les écarts des moyennes mensuelles de température relevée toutes les deux heures n'ont excédé qu'une seule fois 2°C .

De 1980 à 1986, les précipitations moyennes annuelles ont été de 1173.1 mm (fig. 3). Les mois de décembre et de février ont été les plus pluvieux, tandis que celui de janvier a connu de temps à autre une interruption des pluies de 15 jours en moyenne . Elle est habituellement qualifiée de "petite saison sèche". Au fur et à mesure qu'on chemine vers la saison sèche, les quantités d'eau de pluies reçues au sol diminuent de manière régulière.

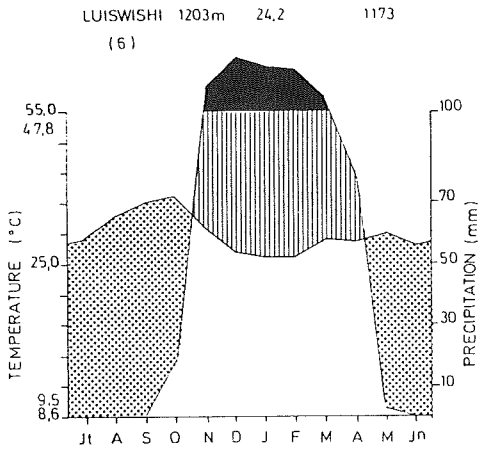


Fig. 3 : Diagramme ombrothermique de la station de Luiswishi (période 1980 - 1986). Les températures prises en considération sont celles mesurées au niveau du sol, sous abri installé dans la savane.
Températures : a) maximum absolu : 55.0° C; b) maximum annuel moyen : 47.8° C; c) amplitude journalière moyenne : 25.5° C; d) minimum absolu : 8.6° C; e) minimum annuel moyen : 9.3°C.

- Ombrothermal diagram of the Luiswishi station (1980 - 1986). Temperatures are here measured on the ground., under a shelter in a patch of savanna.
Temperatures : a) absolute maximum : 55°C; b) mean annual maximum : 47.8° C; c) mean daily range : 25.5° C; d) absolute minimum :8.6° C; e) mean annual minimum : 9.5° C.

L'humidité relative moyenne mensuelle de l'air est respectivement de 82, de 72 et de 64 % en forêt dense sèche, en forêt claire et en savane (FRESON *et al.*, 1974). Elle est élevée en saison des pluies, le maximum se situe en février (90 %); elle est faible en saison sèche,le minimum se plaçant en octobre (53 %).

2. TEMPÉRATURE DU SOL

Les études du milieu édaphique se sont déroulées dans la frange de 0 à 100 cm. Cette portion est généralement considérée (HASE & FÖLSTER, 1982) comme faisant partie de l'écosystème. Les températures ont été mesurées dans les trois milieux, aux profondeurs suivantes : 0, -5, -10, -20, -30, -50 et -100 cm, à l'aide de géothermomètres. Toutefois, sauf exception, des variations mensuelles ne se sont produites que dans les vingt premiers centimètres du sol (fig.4).

Au sol, les températures augmentent en allant des milieux fermés aux milieux ouverts. Les moyennes mensuelles sont de 18.5°C en forêt dense sèche, de 20.7°C en forêt claire et de 23.9°C en savane. Les températures journalières augmentent avec la hauteur du soleil. Le maximum diurne se situe, soit à 12 heures, en saison des pluies, soit à 14 heures, en saison sèche froide; la saison sèche chaude se rattachant tantôt à l'une, tantôt à l'autre de ces saisons.

Entre deux niveaux de référence successifs (0, -5, -10, -20 cm), le retard de la propagation de l'onde thermique est au maximum de l'ordre de deux heures.

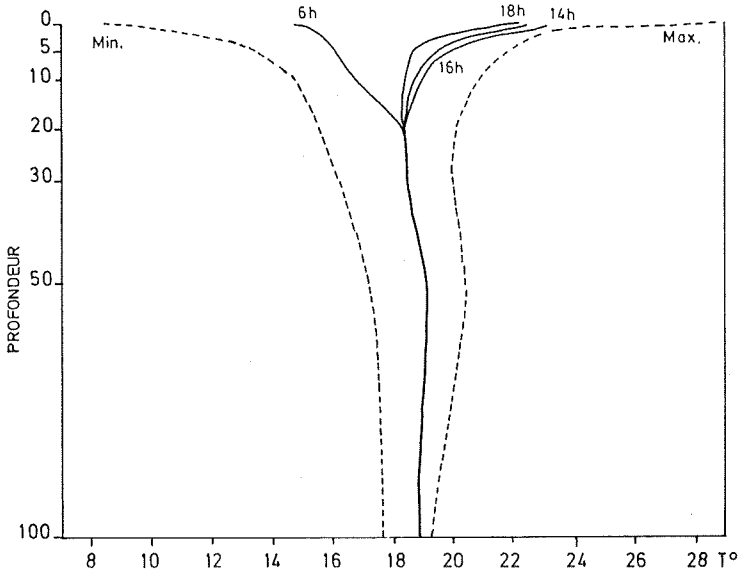


Fig. 4 : Profil thermique type des sols de Luiswishi à certaines heures du jour (juin 1982 - juin 1984). Le cas choisi est celui de la forêt claire en saison des pluies et en saison sèche pour les températures maximales et minimales.

- Typical thermal profile of the soils of Luiswishi at some hours of the day (June 1982 - June 1984). The case of the open forest in the rauny season has been chosen. Minimums and maximums are observed in the dry seasons.

Au cours d'un cycle annuel, la variation des températures dans les trois milieux, aussi bien en surface qu'en profondeur (fig.5), confirme la subdivision en trois saisons mentionnées dans l'introduction. Toutefois, en ce qui concerne cependant les amplitudes thermiques moyennes journalières, cette subdivision est moins apparente en forêt dense sèche et en forêt claire. Elle est en revanche bien évidente en savane (Tab..I).

	F.D.S.	F.C.	SAV.
Saison des pluies	5.6	9.2	17.6
Saison sèche	11.8	13.5	32.0
- froide	10.7	13.1	27.5
- chaude	12.1	13.0	34.3
Moyenne	8.2	11.0	23.6

F.D.S. = Forêt dense sèche, F.C. = Forêt claire, SAV. = savane.

Tabl. I : Amplitudes thermiques journalières au sol (°C) selon les saisons et les différents biotopes à Luiswishi (juin 1982 - juin 1984).

- Seasonal mean daily thermal range (°C) at ground level in the three biotopes of Luiswishi (June 1982 - June 1984).

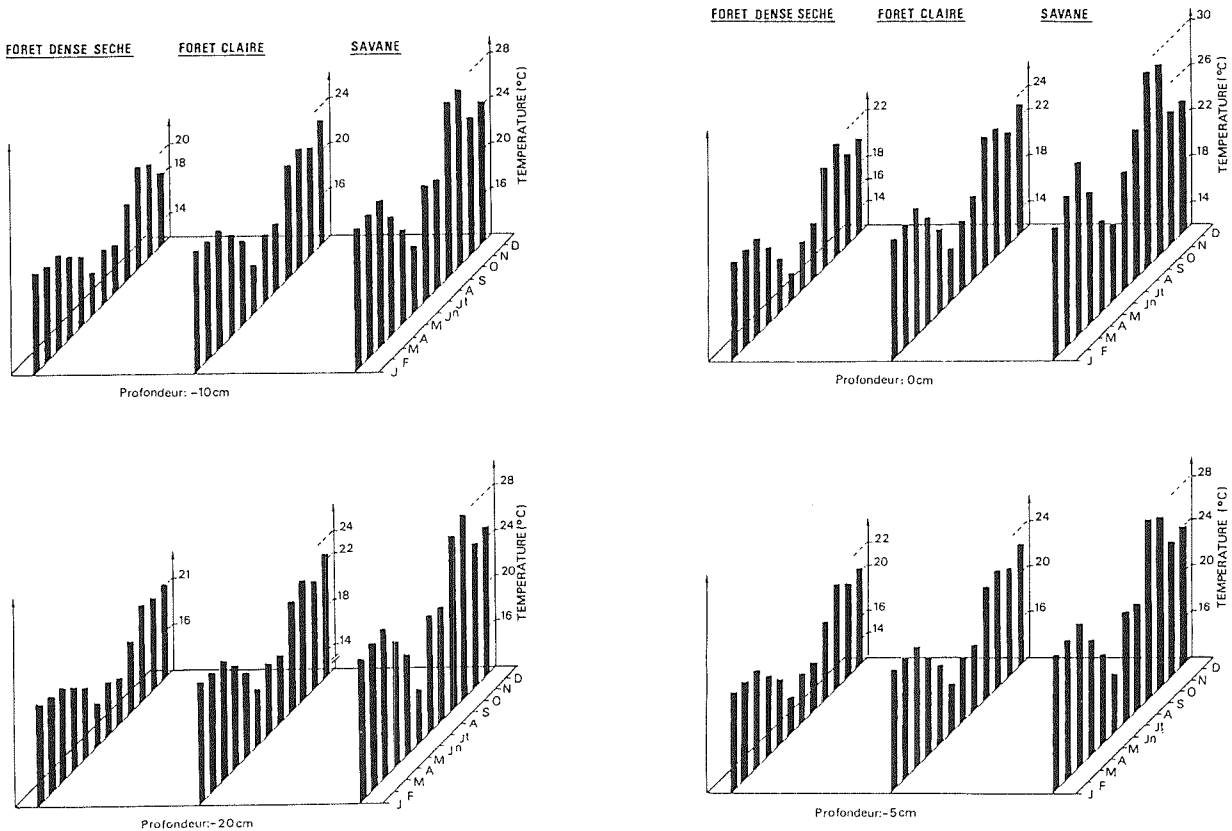


Fig. 5 : Température mensuelle moyenne au sol et à certaines profondeurs dans les trois biotopes de Luiswishi (juin 1982 - juin 1984) (MALAISSE, ALEXANDRE-PYRE, ALONI & DIKUMBWA, en préparation).

Mean monthly temperature on the ground and at some depths in three biotopes of Luiswishi. (June 1982 - June 1984). (MALAISSE, ALEXANDRE-PYRE, ALONI & DIKUMBWA,in preparation).

En *saison des pluies*, les amplitudes thermiques journalières extrêmes sont relativement faibles. Elles sont, au sol et à -1 m, respectivement de 4.6 et 0.2°C en forêt dense sèche, de 8.3 et 0.3°C en forêt claire et enfin de 15.4 et 0.6°C en savane.

Par ailleurs, en cette saison, les écarts de température entre la surface et l'ensemble des niveaux inférieurs (température moyenne de -5 à -100 cm), sont également faibles. Ils sont presque nuls en forêt dense sèche, de +0.3°C en forêt claire, et de -0.2°C en savane. C'est du reste en cette période que l'activité de la biocénose est la plus intense.

En *saison sèche froide*, les amplitudes thermiques sont élevées. A la surface et à la profondeur de référence, elles sont respectivement de 10.5 et 0.3, de 12.5 et 0.3 et de 26.6 et 0.6°C, en forêt dense sèche, en forêt claire et en savane.

Par ailleurs, il se produit une inversion thermique entre la surface et les horizons sous-jacents. En effet, bien que faible, la différence des températures devient négative. Elle est de l'ordre de -2.4°C en forêt dense sèche, de -0.5°C en forêt claire et de -0.2°C en savane. La forêt dense sèche apparaît donc comme le milieu le moins chaud.

En *saison sèche chaude*, les amplitudes thermiques sont les plus élevées de l'année. Les valeurs extrêmes au sol et à 100 cm de profondeur sont en moyenne de 11.5 et 0.3°C en forêt dense sèche, de 13.3 et 0.4°C en forêt claire et de 33.2 et 0.6°C en savane.

Les différences thermiques entre la surface et les couches sous-jacentes sont également élevées. Elles sont respectivement de l'ordre de 1.3, de 1.5 et de 2.1°C en forêt dense sèche, en forêt claire, et en savane.

On remarque également que les amplitudes thermiques journalières du mois d'août (30.9°C) sont relativement faibles par rapport à celles des mois voisins (juillet : 34.7°C, septembre : 37.6°C). La conséquence de cette situation sur la composition minérale des apports de bois et de fruits au sol sera examinée plus loin.

En conclusion, on peut noter malgré le refroidissement des horizons superficiels en saison sèche froide que la forêt dense sèche reste le milieu où la déperdition de la chaleur est la plus faible, tandis qu'elle est la plus importante en savane tant en surface qu'en profondeur, la forêt claire occupant une position intermédiaire.

3. TENEUR EN EAU DU SOL

En relation avec les deux grandes saisons de l'année, on distingue deux phases dans la fluctuation du régime hydrique des sols de Luiswishi (fig.6).

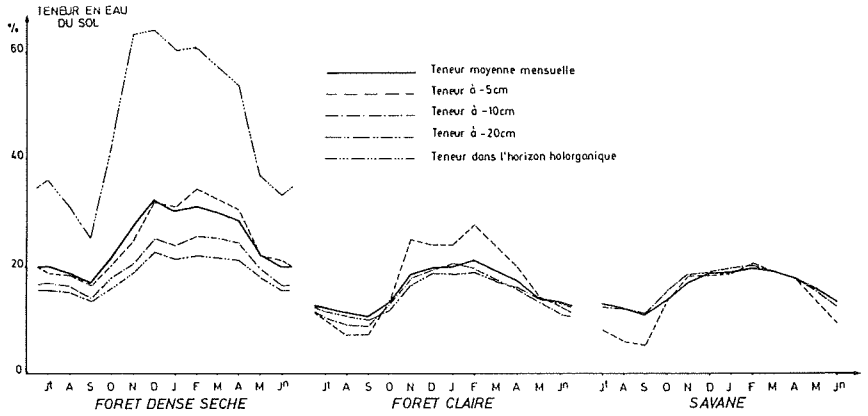


Fig. 6 : Humidité mensuelle moyenne des sols (en % de terre sèche) à certaines profondeurs dans les trois biotopes de Luiswishi. (décembre 1981 - juin 1983).

- Mean monthly soil humidity (% of dry earth) at some depth in the three biotopes of Lubumbashi (December 1981 - June 1983).

a) D'une part, une phase de forte humidité se produit, entre octobre et avril, en conséquence de la saison des pluies. Au cours de cette période, les teneurs en eau du sol passent par deux maxima. Le premier se situe en décembre et répond à la première grande hydratation du sol par les eaux de pluies. Le deuxième se place en février et coïncide avec le mois reconnu comme étant l'un des plus pluvieux et le plus humide de l'année.

L'horizon holorganique, absent en savane mais présent en forêt dense sèche et en forêt claire, se détache complètement de l'ensemble des autres horizons par l'importance des valeurs qui y sont observées. Leur variation temporelle reste néanmoins conforme à celle des valeurs des courbes des 20 premiers centimètres du sol. En effet, entre 0 et -20 cm, tout en diminuant de la surface vers la profondeur et de la forêt dense sèche vers la savane. Au-delà de 20 cm, comme pour la température, le taux d'hydratation du sol, pour un milieu donné et à un jour déterminé de l'année, ne varient plus.

Pour cette raison, l'humidité moyenne dans le mètre supérieur du sol est, au cours de la saison des pluies, de l'ordre de 29 % en forêt dense sèche (dont 47.3 % pour

l'horizon holorganique), de 19 et de 18 % en forêt claire et en savane respectivement (Tab. II).

Biotope	Teneurs Annuelles	Teneurs saisonnières	
		S S.	. S.P.
Muhulu	24.5	19.9	28.8
Miombo	15.6	12.4	18.8
Savane	15.5	13.1	18.0

S.S. = Saison sèche S.P. = Saison des pluies, .

Tab. II : Moyenne annuelle et saisonnière de l'humidité du sol (en % de terre sèche) dans le mètre supérieur (décembre 1981 - juin 1983).

- Annual and seasonal means of the soil humidity (in % of dry earth) in the upper meter (December 1981 - June 1983).

b) Une phase d'assèchement progressif du sol coïncide avec la saison sèche. Elle atteint son maximum en septembre dans les trois milieux et à tous les niveaux. C'est en fait pendant ce mois que l'évapotranspiration potentielle et le déficit de saturation de l'air sont les plus élevés (ALEXANDRE & NZENGU, 1974; ALEXANDRE, 1977; MBENZA, 1982).

La variation de l'humidité du sol suivant les différents niveaux (0, 0-5, 5-10, 10-20 cm) est assez tranchée. Dans la forêt claire et la savane, les horizons de surface deviennent plus secs que ceux de profondeur. En forêt dense sèche par contre, ce sont les couches superficielles qui restent humides. Ce contraste est créé par l'épaisse couche de litière à laquelle se superpose l'ombrage d'un couvert végétal sempervirent du sousbois et des étages intermédiaires. Il pourrait également traduire une spécialisation des racines dans leur rôle physiologique de pourvoyeur d'éléments nutritifs et d'eau aux parties aériennes. Les racines profondes les alimenteraient en eau tandis que celles des couches superficielles les approvisionneraient en nutriments.

La défoliation totale et les incendies de la forêt claire, assimilent ce biotope à la savane. Dans les deux milieux, le taux d'hydratation annuel moyen global est de 16 % alors qu'il est de 25 % en forêt dense sèche (Tab. II).

Les conditions thermohydriques de trois milieux de la station de Luiswishi se trouvent donc, comme rappelé précédemment, sous la dépendance du couvert végétal. Celui-ci constitue un écran qui filtre plus ou moins efficacement les énergies reçues du rayonnement solaire direct et atténue la déperdition de la chaleur émise par le rayonnement terrestre.

C. CARACTÉRISTIQUES PHYSIO-CHIMIQUES DES SOL

Le sol est l'un des composants de l'écosystème "forêt". Il est le support des végétaux et leur source primaire d'éléments nutritifs. Ses propriétés physiques et chimiques, en ordre principal, règlent les conditions dans lesquelles les végétaux vont s'implanter et assurer leur subsistance, dans un cadre climatique et géomorphologique donné (DELECOUR, 1981). C'est pour ces raisons que les caractéristiques physiques (profil) et chimiques (pH, rapport C/N, composition chimique en fonction de la profondeur) vont être examinées ci-dessous.

1. GRANULOMÉTRIE ET PROFILS PÉDOLOGIQUES

Les sols zonaux sur lesquels reposent la forêt dense sèche, la forêt claire et la savane de la station de Luiswishi, relèvent de la série de la Kaponda. Il s'agit de latosols rouge jaunâtre du type A_2 (SYS & SCHMITZ, 1959), c'est-à-dire des sols profonds, à texture finement argileuse, en principe imperméables mais cependant à bon drainage grâce à l'action de la pédofaune. Les horizons en profondeur sont plus rouges et peu différenciés.

La granulométrie (fig.7) montre la prépondérance des fractions argileuses (0-2 µm) et limoneuses (2-50 µm). L'argile, augmente légèrement avec la profondeur. Elle prédomine en forêt dense sèche tandis que le limon et le sable dominent en savane et en forêt claire. Cette dernière semble, en l'occurence, ne plus occuper une position intermédiaire entre la forêt dense sèche et la savane.

Le triage superficiel du matériel minéral est sous l'influence du couvert végétal qui amortit plus ou moins efficacement l'impact des gouttes de pluie, limite les effets du splash et l'entraînement des particules par le ruissellement. Des travaux sur le splash (MITI *et al.*, 1984) ont mis en évidence le rôle d'écran protecteur que joue la litière. La quantité de terre détachée par les gouttes de pluie augmente de la forêt dense sèche à la forêt claire et de celle-ci à la savane. Elle est respectivement de 4.1, de 7.2 et de 29.3 $t.ha^{-1}$. Elle atteint bien entendu, desproportions encore plus importantes lorsque le sol est nu (218 $t.ha^{-1}.an^{-1}$).

Dans la forêt claire et la savane, outre la pauvreté de la litière, l'apparition de nombreuses fentes de retrait en saison sèche et en saison des pluies, la bioturbation des couches profondes par les animaux fouisseurs tels que les rats-taupes (*Cryptomys hottentotus* : MBENZA *et al.*, 1989), semblent porter en profondeur les effets des eaux de pluies.

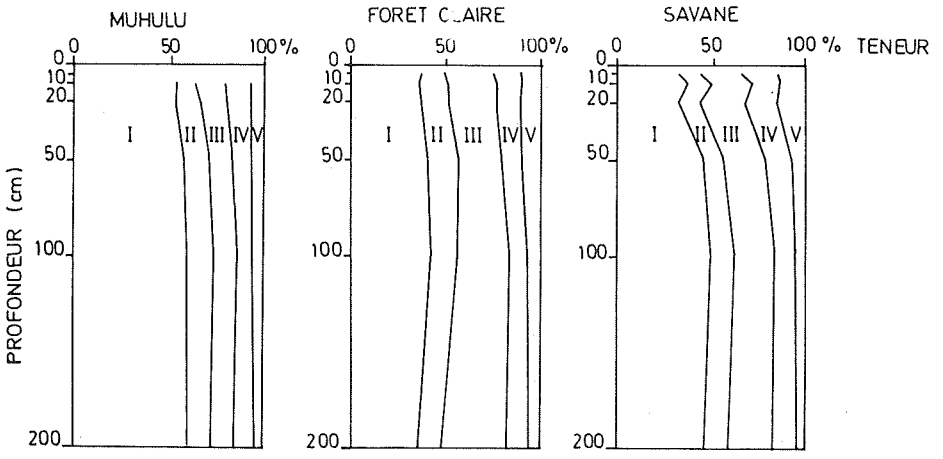


Fig. 7 : Composition granulométrique selon la profondeur des sols des trois biotopes de Luiswishi (données empruntées à GOFFINET, 1975). I argile (0 - 2 µm); II : limon fin (2 - 20 µm); III : limon grossier (20 - 50 µm); IV : sable fin (50 - 350 µm); V : sable grossier (350 - 2380 µm).

- Granulometric composition of the soils according to the depth in the three biotopes of Luiswishi (data from GOFFINET, 1975). I : clay (0 - 2 µm); II. fine silt (2 - 20 µm); III : coarse silt (20 - 50 µm); IV : fine sand (50 - 350 µm); V : coarse sand (350 - 2380 µm).

La faible épaisseur des horizons organiques en forêt claire et en savane est due à l'action des termites et aux feux de brousse annuels. Elle dépasse rarement trois centimètres. En forêt dense sèche, par contre, elle peut atteindre dix centimètres. Cette particularité du muhulu est à mettre en rapport avec l'absence d'incendies, et la quantité d'apports organiques annuels approche les 10 $t.ha^{-1}$ (DIKUMBWA, 1983). Ceux-ci ne sont plus que de trois à quatre tonnes en forêt claire (MALAISSE *et al.*, 1975).

Les profils pédologiques observés dans les trois biotopes sont également modelés par l'action du couvert végétal. Trois horizons plus ou moins bien délimités peuvent être reconnus sous chaque formation.

En forêt dense sèche : du sommet à la base, la coloration du profil varie de 5 YR 4/4 à 5 YR 4/8.

a) De 0 à 5 cm, horizon holorganique qui peut atteindre dix centimètres d'épaisseur et se compose essentiellement de débris végétaux non décomposés.

b) De 5 à 10 cm, horizon hémiorganique argileux, riche en fines racines. Il a une structure polyédrique grumeleuse grossière fortement développée à l'état sec, poreuse, friable. Elle disparaît presque en saison des pluies. Ses limites sont diffuses.

c) De 10 à 100 cm, horizon où la fraction argileuse est largement dominante, supérieure à 50 %, il est de structure polyédrique bien développée, surtout en saison sèche.

En forêt claire : de la surface à la base, la coloration du profil va de 7.5 YR 3/3 à 7.5 YR 5/8.

a) De 0 à 5 cm, horizon hémiorganique à structure grumeleuse fine, faiblement développée, riche en racines de graminées (*Setaria termitaria*). C'est un horizon argilo-sableux très bien individualisé.

b) De 5 à 50 cm, horizon argilo-sableux avec quelques racines. On y trouve des galeries d'animaux fouisseurs, voire des cellules à meules de termite. C'est un horizon mal délimité.

c) De 50 à 100 cm, horizon argilo-limoneux.

En savane : le profil, de même coloration que le précédent, comporte :

a) De 0 à -10 cm, horizon argilo-sableux (A_1). Les racines des graminées y abondent. Sa limite avec l'horizon sousjacent n'est pas claire. On y rencontre de nombreuses galeries d'organismes. La structure polyédrique fine y disparaît en saison des pluies.

b) De -10 à -50 cm, horizon argilo-sableux à argileux (A_{11}). La structure polyédrique fine disparaît en saison des pluies.

c) De -50 à -100 cm, horizon argileux de structure polyédrique moyennement fragile.

Enfin, au point de vue du microrelief, les trois milieux se distinguent encore par une densité différente en petites (calies) et grandes (tumuli) termitières. Les calies sont environ 5 000 à l'hectare en savane, 1 500 en forêt claire, et nulle en forêt dense sèche (GOFFINET, 1976b). Les tumuli, par contre, sont beaucoup plus abondants en forêt dense sèche (4.7 unités à l'hectare) qu'en forêt claire (3.3) et en savane (2.5), (MALAISSE, 1985).

2. LE pH

Les sols des trois milieux se caractérisent par une acidité assez marquée. Toutefois, en forêt claire et en savane, l'acidité est atténuée dans la couche humifère.

Cette atténuation est la conséquence directe de l'introduction en saison sèche, par les fentes de dessication qui peuvent atteindre 30 cm de profondeur et 1 cm de largeur, de cendres riches en potasse provenant des feux de brousse qui affectent les deux biotopes.

	F.D.S.	F.C.	SAV.
Surface (A1)	4.2	5.3	5.9
de 10 à 20 cm	4.5	4.6	5.6

Tab. III : pH du sol dans les trois milieux de la station de Luiswishi (GOFFINET, 1975)

- Soil pH in the three environments of the Luiswishi station (GOFFINET, 1975).

A l'inverse, les acides humiques renforce le caractère acide des horizons superficiels en forêt dense sèche (tab. III).

3. RAPPORT CARBONE-AZOTE (C/N)

Indice global de la qualité de la matière organique, notamment de la richesse de l'humus en azote, le rapport C/N est faible en saison des pluies (9 à 11), et élevé en saison sèche (10 à 22). Ces valeurs sont plus importantes dans l'horizon holorganique et laissent déjà présager de la lenteur de décomposition de la litière). Elles diminuent avec la profondeur (MALAISSE-MOUSSET, 1974; GOFFINET, 1975). Un rapport C/N égal à 10 (DUCHAUFOUR, 1960) exprime un maximum de minéralisation. En saison des pluies, la variation du rapport C/N de l'horizon hémiorganique de 9 à 19, reflète donc une intense activité de la minéralisation à ce niveau.

4. COMPOSITION MINÉRALE DU SOL DU MUHULU

L'analyse des échantillons prélevés en saison des pluies et en saison sèche, dans les cinq premiers centimètres du profil pédologique de la forêt dense sèche, horizon soumis aux fluctuations saisonnières, montre : que la composition minérale du sol varie peu d'une saison à l'autre (Tab. IV). Selon les pédologues (ALONI, comm.pers.), une telle situation était attendue en raison de l'âge des arbres du muhulu (environ 140 ans). Grâce à cette absence de variation, on a pu, dans la suite du travail, limiter l'analyse pour chacun des niveaux du profil, à un seul échantillon moyen annuel (Tab. V). Il résulte par ailleurs de ces analyses que le calcium, le fer,le potassium, le magnésium et le phosphore sont les élément les plus abondants.

Date	Ca	Cu	Fe	K	Mg	Mn	Na	P	Zn
06.08.81	3 483	236	56 415	11 129	2 860	141	178	679	36
04.02.82	3 906	262	48 273	9 524	2 642	122	100	727	46

Tab. IV : Teneur en éléments minéraux du sol (ppm) dans les cinq centimètres supérieurs prélevés un jour des mois de février et d'août.

- Mineral contents (ppm) of the upper five centimeters of the soil for one day in February and August.

En analysant le sol du profil par niveaux successifs, deux groupes d'éléments ont pu être distingués (Tab. V).

a). Ceux dont les concentrations augmentent avec la profondeur. Il s'agit du fer, du potassium, du magnésium et du sodium. Les concentrations moyennes respectives dans le mètre supérieur sont de l'ordre de 109020, 19900, 7190 et 810 ppm. L'augmentation des teneurs entre 5 et 100 cm est respectivement de 176, 144, 166 et 89 %.

b). Ceux dont les teneurs, au contraire, baissent avec la profondeur. C'est le cas du calcium, du cuivre, du manganèse, de l'azote, du phosphore et du zinc. Cette baisse varie entre 29 % (Cu) et 98 % (N).

	Profondeurs (cm)					
Eléments	-5	-10	-20	-30	-50	-100
Ca	3 465	3 423	637	666	433	536
Cu	309	264	124	175	145	218
Fe	60 763	65 952	134 090	139 517	86 261	167 553
K	11 068	10 905	22 210	23 541	24 618	27 055
Mg	4 059	4 164	8 756	9 490	5 885	10 785
Mn	370	286	149	331	181	218
N	9 624	6 643	199	672	462	202
Na	570	501	1 044	979	696	1 078
P	3 291	4 544	4 807	3 366	1 859	895
Zn	154	198	127	168	304	99

Tab. V : Composition minérale (ppm) du sol pour un profil typique du muhulu de Luiswishi.

- Mineral contents (ppm) of a typical soil profile of the muhulu of Luiswishi.

CHAPITRE I.3

ETAT DES CONNAISSANCES ACTUELLES DE LA FORET DENSE SECHE ZAMBEZIENNE

A. ORIGINE DES FORÊTS DENSES SECHES

Trois hypothèses aussi complexes qu'éloignées les unes des autres s'efforcent de remonter aux origines des muhulu. A l'analyse de chacune d'elles, il apparaît qu'aucune n'a fait l'objet d'investigation suffisamment complète pour lever toute équivoque.

DELEVOY (1948) comme DUVIGNEAUD (1949) considèrent que la forêt dense sèche est un climax ancien, relique (vestige) d'une forêt de type équatorial (guinéen) dégradée (détruite). Cette opinion a toutefois évolué avec le temps. Ainsi, en 1950, DELEVOY admet que le muhulu ait pu être le véritable climax primitif de la région. Par ailleurs, DUVIGNEAUD (1958) penchera en faveur d'une formation édaphique au même titre que les forêts ripicoles. DUVIGNEAUD (1958) au Zaïre, FANSHAWE (1960, 1969) et WHITE (1986) en Zambie, ont avancé que les îlots de muhulu sont d'origine édaphique. Ils n'existeraient que sur des types de sol bien définis : latosols argileux profonds, sables de type Kalahari, sols profonds à capacité de bases échangeables élevée.

DESENFANS (1952), LEBRUN et GILBERT (1954), LHOAS (1957) et SCHMITZ(1962) affirment que le muhulu constitue le climax régional actuel. SCHMITZ (1971) en particulier, s'inspirant de la théorie de Milankovitch sur la mobilité de l'équateur thermique, pense qu'un déplacement de ce dernier de 8° vers le sud aurait permis à la forêt dense de s'étendre à tout le Zaïre, entre 11 000 et 5 000 B.P. L'assèchement du climat postérieur à 5 000 B.P. aurait provoqué le recul de cette forêt dense qui simultanément s'est modifiée en acquérant un caractère plus tropical.

L'ouvrage de SCHMITZ (1962) consacré aux muhulu du Haut-Shaba est la première et unique étude phytosociologique relativement complète connue à ce jour. L'auteur s'y est efforcé de réfuter les deux premières hypothèses rappelées plus haut. Ainsi, la germination, au sein de la forêt claire, des semences d'essences propres à la forêt dense sèche, le non-développement en forêt dense sèche des essences de la forêt claire et la colonisation de ce dernier biotope par les espèces de la forêt dense sèche, lorsqu'il est mis en défens, ont conduit certains auteurs à conclure que la forêt claire ne pouvait être qu'un pyroclimax.

Bien que SCHMITZ (1962) rattache l'origine de la forêt claire aux activités anthropiques, il admet cependant explicitement une présence ancienne de ce peuplement, antérieure à l'arrivée des Bantous. Il n'en élucide toutefois pas la provenance. Nous en avons fait une des nos préoccupations (voir quatrième partie). C'est sans doute en raison de la complexité du problème et surtout de l'absence d'une étude du fonctionnement de ces forêts que la plupart des auteurs et notamment DUVIGNEAUD et DELEVOY, gardent une position dubitative.

Quelle que soit l'hypothèse pour laquelle on opte, il apparaît :

a) que la forêt dense sèche est une formation végétale stable. Lorsqu'aucun élément extérieur ne vient la perturber; dans le cas contraire, elle évolue inéluctablement vers d'autres formations plus ouvertes.

b) qu'il n'existe pas, dans la région, une formation végétale plus évoluée que la forêt dense sèche.

B. RECHERCHES ANTERIEURES

La littérature antérieure aux années 1970, consacrée à la forêt dense sèche abonde largement dans le même sens. Elle en décrit la composition floristique et en discute les origines.

L'écologie, étude des corrélations entre la biocénose et son biotope, n'est venue que tardivement. Dans la région, les investigations de cette nature sont assez récentes. Elles sont sont presque toutes relatives au muhulu de Luiswishi qui apparaît donc comme étant le mieux connu.

Dans ce contexte, les travaux ont concerné : la phénologie de la défoliation (MALAISSE *et al.*, 1970), le mésoclimat (FRESON *et al.*, 1974), la microflore (MALAISSE-MOUSSET, 1974), la pédofaune (GOFFINET, 1973), l'écomorphologie et l'anatomie des feuilles des forêts denses sèches zambéziennes (MALAISSE & COLONVAL-ELENKOV, 1981), un modèle mathématique particulier pour l'étude de la structure totale de la forêt dense sèche (SCHREIDEN & MALAISSE, 1981), l'écologie de *Microtermes bequaertianus* Sjöstedt (MALAISSE & BUHENDWA, 1982), les apports organiques à la litière (DIKUMBWA , 1983), les effets comparés du splash dans les trois biotopes de Luiswishi (MITI *et al.*, 1984), l'étude biocénotique des peuplements des Acariens du sol de Haut-Shaba dans la région de Lubumbashi (NOTI & LEBRUN, 1987, NOTI, 1991), ainsi que les travaux relatifs à la structure du muhulu (MALAISSE , 1982, 1984, 1985).

Deuxième partie

METHODES ET MATERIELS

METHODS AND SAMPLES

ABSTRACT

Part two is devoted the sampling methods and the techniques of titrating chemical elements.

Collecting aerial organic fragments. Leaves are picked up in 20 sampling plots of 1 sq.m. Wood fruits and flowers are picked up, in 5 plots of 100 sq.m. . In the first case, the selection of the plots is made by means of random numbers, in the second case it is based on plant facies. Periods of sampling are 1979-83 for the leaves, 1980 - 83 for the other organs. The various organic fragments are collected once a month straight from the grounf

Biomass evaluation. Biomass is evalued step by step. Leaf phytomass is inferred from the organic supplies to the litter with a correcting coefficient taking into account rain wash and translocation. Trunks and boughs biomass is calculated with the help of the equation of OGAWA et al., *(1965) and root biomass on 1 x 1 x 1 m monoliths.*

Litter decay. Weight and chemical elements losses have been followed up every month. With the goal of minimizing the presumption of mineral supplies from the bed-rock, wich would cause an absolute increase of the mineral contents of the decay material, samples of a known weight are placed at various levels other than the classical naked ground.

Measuring out the chemical elements. The samples have been analysed - after mineralisation by humid way - in order to know the total contents in the following elements : Ca, Cu, Fe, K, Mg, Mn, N, P and Z. The nitrogen content has been evaluated with the Kjeldahl method, phosphorous content by colorimetry with the help of a complex solution of molybdo-vanado-phosphoric acid at 430 nm and by ICP, and the other elements content by the latter (3 510 Model) and by atomic absorption spectrophotometry (2 280 model).

RÉSUMÉ

La deuxième partie est consacrée aux méthodes d'échantillonnage et aux techniques de dosage des éléments chimiques.

Récolte des débris organiques aériens.. Les feuilles ont été ramassées dans 20 placeaux de 1 m², le bois les fruits et les fleurs l'ont été dans 5 parcelles de 100 m2. Dans le premier cas, les emplacements ont été définis par la méthode des nombres aléatoires; dans le second, sur base des faciès végétaux. De 1979 à 1983, en ce qui concerne les feuilles, de 1980 à 1983 pour les autres organes, les divers débris organiques ont été collectés une fois par mois, à même le sol.

*Etablissement de la biomasse. Elle a été évaluée par des approches successives. La phytomasse foliaire a été déduite des apports organiques à la litière auxquels on a affecté un coefficient de correction qui tienne compte du pluviolessivage et de la translocation, la biomasse des troncs et des branches de l'équation d'*OGAWA *et al. (1965) et la biomasse racinaire des monolithes de 1 m x 1 m x1 m.*

Décomposition des litières. Les pertes pondérales comme le départ des éléments chimiques ont été suivis chaque mois. Afin de minimiser les présomptions d'un apport à partir des milieux sous-jacents lequel provoquerait une augmentation absolue des teneurs en éléments minéraux des matériels en décomposition, les échantillons d'un poids connu ont été placés à plusieurs niveaux différents de celui d'observation classique, le sol nu.

Dosage des éléments chimiques Sur les différents échantillons retenus et après minéralisation par voie humide, on a effectué une analyse totale des éléments ci-après : Ca, Cu, Fe, K, Mg, Mn, N, Na, P et Zn. L'azote a été obtenu par distillation au Kjeldahl, le phosphore par colorimétrie à l'aide d'une solution complexe de l'acide molybdovanadophosphorique à 430 nm et par l'I.C.P, les autres éléments par l'I.C.P. (modèle 3510) et par le spectrophotomètre à absorption atomique (modèle 2280).

CHAPITRE II. 1

RECOLTE DES APPORTS ORGANIQUES A LA LITIERE

A. LES FEUILLES

Il convient de signaler dès à présent qu'en vue d'éviter l'altération, voire la destruction de la forêt par une circulation désordonnée, un sentier circulaire a été aménagé au sein du grand îlot de muhulu de Luiswishi. Ce sentier constitue en conséquence une base de référence.

1. TECHNIQUES DE RÉCOLTE

Afin d'évaluer les quantités de feuilles mortes qui tombent périodiquement des parties épigées, deux techniques de récolte peuvent être utilisées, en ordre principal : le piégeage et le ramassage à même le sol.

a) Le piégeage est une technique qui utilise un panier à ouverture circulaire ou carrée et à fond conique ou plat. Le fond est tapissé d'une toile ou d'un treillis à mailles fines. Le piège permet une récupération facile et efficace des organes aériens. Généralement, il est placé à quelque 10 à 20 cm au-dessus du sol. Il peut être également suspendu à une certaine hauteur de telle manière qu'il y a lieu d'éviter les apports organiques à la litière des strates non désirées.

b) Le ramassage à même le sol consiste tout simplement à délimiter les emplacements (habituellement carrés ou circulaires) sur lesquels les apports organiques

à la litière seront chaque fois récoltés. Cette technique présente, par rapport à la première citée, le désavantage de rendre fastidieuse la récolte, surtout quand il s'agit de folioles ou de foliolules, ainsi que celui d'occasionner, lors d'un contact prolongé avec le sol (en saison des pluies), une dégradation rapide des feuilles. Cet inconvénient a été surmonté en augmentant les fréquences de récoltes. Compte tenu des faibles moyens mis à notre disposition, nous avons opté pour la deuxième technique qui, du reste, est la plus courante dans la zone tropicale.

2. DÉLIMITATION DES PLACEAUX

Les placeaux ont tous été établis à une distance de deux mètres à partir du sentier de travail afin d'y éviter des apports accidentels de litière dus aux déplacements des visiteurs. Les emplacements ont été définis par la méthode des nombres aléatoires. Ils ont été ensuite nettoyés en respectant les plantules qui s'y trouvaient. On peut rappeler, à cette occasion, la quasi-inexistence de la strate herbacée dans la forêt dense sèche. Dans un premier temps, ces parcelles ont servi à la récolte du bois, des feuilles, des fruits et des fleurs.

3. DIMENSION DES PLACEAUX

Une surface de 0.2 ha semble une valeur communément acceptée actuellement pour estimer la biomasse d'un écosystème forestier déterminé (II.3). Il n'en est malheureusement pas de même quand il s'agit de l'évaluation des apports organiques à la litière. En effet, à quelques exceptions près, les choix réalisés ne sont appuyés par aucun argument fondé.

Dans le cas des forêts à cimes jointives, on recourt à des placeaux relevant de deux catégories de dimensions :

a) celles de 0.5 m x 0.5 m. KLINGE et RODRIGUES (1968), en forêt amazonienne, PROCTOR *et al.* (1983), en forêt de montagne, s'y sont référés;

b) celles de 1 m x 1 m. Elles sont les plus utilisées et sont de surcroît recommandées par l'UNESCO (1979) pour les forêts tropicales.

Bien que travaillant dans les forêts denses, certains auteurs ont retenu des dimensions généralement utilisées dans des formations plus ouvertes. C'est en particulier le cas de NYE (1961) dans la forêt dense du Ghana (1.80 m x 0.94 m), de CORNFORTH (1970) dans la forêt de la Trinidad (122 cm2). Des collecteurs à ouverture circulaire de 5024 cm2 de superficie ont également été utilisés par RAI et PROCTOR (1986) dans la forêt dense humide de Karnataka (Inde).

Dans le cas des végétations plus ouvertes (savanes, savanes préforestières), les dimensions sont plus variées. JUNG (1969) dans une savane à *Acacia albida* au Sénégal avait établi des placeaux de 2 m^2, MENAUT (1974) et DEVINEAU (1976, 1982) dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire, ont respectivement choisi des parcelles de 25m x 50m, 25m x 25m et 0.80m x 0.80m.

Le muhulu de Luiswishi offrant des faciès variés, deux possibilités ont été envisagées dans le choix des dimensions du placeaux.

a) Soit que l'on considère de grandes parcelles en nombre réduit qui seraient disposées de telle manière qu'elles intègrent les différents faciès. Cette procédure avait été utilisée dans le cas des écosystèmes xéromorphiques de la zone du Sahel (JUNG , 1969) et aussi, dans certaines savanes préforestières de Côte d'Ivoire (MENAUT, 1974, DEVINEAU, 1976, 1982).

b) Soit que l'on utilise de petites parcelles en nombre suffisant, avec une plus grande probabilité d'échantillonner ainsi les différents faciès.

A l'expérience, il est apparu que le premier type de parcelle présentait d'énormes difficultés dans la récolte de la litière. De plus, le risque d'accumuler les erreurs de ramassage est fort grand, d'autant plus que celui-ci se fait à même le sol. Il impliquait par ailleurs, des déplacements réguliers à l'intérieur des placeaux, ce qui pouvait modifier profondément le milieu.

Le deuxième schéma de disposition et de taille des parcelles réduit sensiblement ces aléas et a donc été adopté.

4. NOMBRE DE PLACEAUX

Au problème des dimensions est étroitement lié celui du nombre de parcelles nécessaires pour échantillonner convenablement les apports organiques à la litière.

Bien que la majorité des chercheurs récoltent ces apports organiques à la litière dans des placeaux de 1 m^2, aucune justification préalable non seulement pour les aires unitaires de travail, mais en outre pour le nombre total de placeaux utilisés. Et pourtant ces choix posent à la limite le problème de la représentativité des données obtenues. On peut, toutefois, signaler que KLINGE et RODRIGUES (1968) étaient arrivés à la conclusion que 10 placeaux de 0.25 m^2 chacun suffisent pour donner une moyenne représentative de la production de la litière foliaire en forêt amazonienne.

Pour notre part, la récolte a été faite dans 20 placeaux de1 m^2, représentant au total 0.05 % de la superficie de l'îlot. L'examen des moyennes et des écarts-types des

valeurs mensuelles observées dans les différents placeaux pour les trois premières années (1979, 1980, 1981), montre que 70 et 95 % des valeurs observées sont comprises respectivement dans l'intervalle $X \pm \sigma$ et $X \pm 1.96\ \sigma$. Une telle distribution correspond à celle de LAPLACE-GAUSS et se prête donc à divers traitements statistiques utiles.

5. FRÉQUENCE DES RÉCOLTES

Des récoltes rapprochées tant en saison des pluies qu'en saison sèche s'imposent pour minimiser les pertes par décomposition en période pluvieuse et pour faciliter le ramassage des apports foliaires au sol qui sont considérables en saison sèche. L'intervalle minimal des récoltes a été d'une semaine. Le bois, les feuilles, les fleurs et les fruits ont été ramassés chaque jeudi. Ils ont été amenés au laboratoire, où ils ont subi un classement avant la pesée et le séchage à 85°C.

B. LE BOIS, LES FLEURS ET LES FRUITS

Généralement peu d'auteurs accordent de l'intérêt à la récolte du bois, des fleurs et des fruits, parce que ceux-ci, non seulement ne représentent qu'une faible part des apports organiques totaux à la litière, mais présentent aussi des cycles très irréguliers. En conséquence, ils sont souvent ramassés dans les mêmes placeaux que ceux qui servent à récolter les feuilles, se prêtant ainsi à une estimation sommaire, comme l'avait reconnu NYE (1961).

KLINGE et RODRIGUES (1968) ont estimé que 100 pièges de 1 m2 étaient nécessaires si l'on se contentait d'une erreur standard de 10 % pour échantillonner valablement le bois et les fruits. Or dans la majorité des cas, le nombre de placeaux dépasse rarement 10 et, l'on n'a pris en considération que les bois de diamètre inférieur ou égal à 2 cm.

Des observations effectuées en 1979 sur des parcelles de 1 m^2 ont montré que le bois de diamètre supérieur à 2 cm est mal représenté, voire systématiquement absent des récoltes. Aucun bois de diamètre supérieur à 5 cm n'a été enregistré.

L'irrégularité constatée dans les récoltes de bois de diamètre supérieur à 2 cm, se retrouve aussi pour les fleurs et les fruits. Il est donc apparu que la répartition spatiale irrégulière, la phénologie particulière de la floraison et de la fructification des espèces présentes, rendent les petits placeaux inappropriés tant pour le bois que pour les fleurs et les fruits.

Pour pallier ces inconvénients, cinq parcelles de 10 x 10 m chacune, destinées aussi bien au ramassage du bois, des fleurs que des fruits, ont été installées. Les dimensions ont été définies en tenant compte des observations de KLINGE et RODRIGUES (1968). Les parcelles avaient été établies de telle sorte qu'un maximum de faciès du muhulu soit couvert. C'est pourquoi, une parcelle a été installée à proximité de la lisière muhulu-savane, une deuxième dans un faciès muhuluteux de forêt claire , enfin, les trois autres l'ont été dans des faciès plus typiques. Les parcelles installées de cette manière représentent 1.25 % de la surface totale de l'îlot, soit 25 fois celle de l'ensemble des placeaux destinés à la récolte des feuilles.

L'inconvénient principal de grandes parcelles, est d'enregistrer des phénomènes aléatoires qui passeraient inaperçus dans le cadre de petites surfaces et donc de perturber le rythme général des apports organiques à la litière et aussi de rendre le ramassage des fruits difficile en période d'abondance.

Malgré ces inconvénients et des orages fréquents, les phénomènes aléatoires sont restés assez réduits.

CHAPITRE II.2

PRELEVEMENTS DES ORGANES VIVANTS

L'évaluation rigoureuse de la composition minérale des végétaux vivants en vue de mieux estimer la minéralomasse d'une forêt soumise à un climat à deux saisons bien tranchées, pose des problèmes méthodologiques qu'il convient de résoudre en priorité. En effet, à l'encontre de ce qui se passe dans les forêts des régions à saisons peu marquées (cas des régions à climat équatorial et subéquatorial) où la composition minérale des végétaux reste relativement constante au cours de l'année, celle en revanche des essences du muhulu qui subissent six mois de saison sèche par an, fluctue fortement (fig.8). En conséquence, un prélèvement ponctuel d'échantillons peut encore donner une composition minérale globale proche de la valeur moyenne mensuelle (Tab. XIV), relative aux différents types d'organe. Toutefois, en raison de flux et de reflux périodiques des éléments, la composition minérale peut s'écarter fortement de la valeur moyenne correspondante.

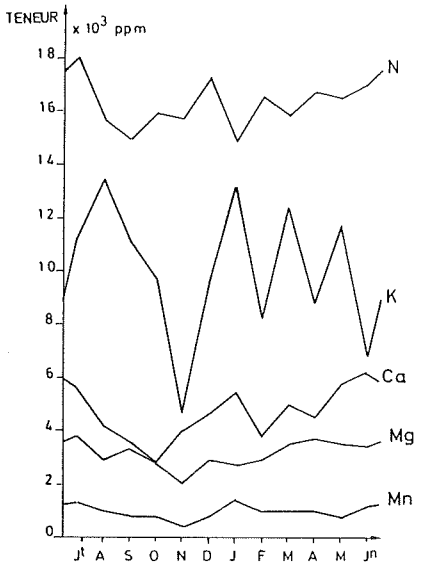


Fig. 8 : Evolution au cours de l'année des teneurs en certains éléments chimiques des feuilles vivantes.

- Evolution over the year of some chemical contents in the living leaves.

La variabilité des teneurs exige donc, autant que possible, des mesures rapprochées dans le temps afin d'établir efficacement les quantités d'éléments chimiques qui sont immobilisées dans la phytomasse ainsi que les échanges entre les différents compartiments de l'écosystème. Les feuilles, les fruits, les branches, les troncs et les racines,sont les organes qui ont été prélevés et analysés.

A l'exception des branches pour lesquelles on n'a considéré qu'un échantillon moyen annuel, en ce qui concerne les autres organes et pour l'ensemble du travail, le mois a été retenu comme intervalle minimal entre les observations successives.

Afin de tenir compte dans la variation de la composition minérale des fluctuations liées aux espèces et à la position des feuilles (feuilles des étages dominants ou du sous-bois), le choix a porté sur les essences caractéristiques des strates principales et à leur adjoindre ensuite d'autres sélectionnées de manière tout à fait aléatoire.

En ce qui concerne les parties foliaires, les espèces ci-après ont donc contribué à fournir la composition minérale moyenne : *Aidia micrantha* var. *msonju, Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii, Combretum gossweileri, Diospyros hoyleana, Entandrophragma delevoyi, Landolphia eminiana, Parinari excelsa, Rawsonia lucida, Rothmania whitfieldii, Uvaria angolensis* subsp. *angolensis*. L'examen du tableau VI indique que ces 10 espèces représentent 55 % des individus de diamètre ≥ 5 cm (à la

Classes de diamètre (cm)	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30	30-35	35-40	40-45	45-50	50-55	55-60	60-65	65-70	70-75	75-80	> 80	Total
1. *Marquesia macroura*	8	3	4	3	2	-	2	2	-	-	1	-	1	1	-	2 (105-110)	29
2. *Entandrophragma delevoyi*	-	-	1	1	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	1 (95-100)	6
3. *Afrosersalisia cerasifera*	4	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1 (80-85)	7
4. *Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii*		58	32	34	25	14	17	9	6	6	3	3	-	-	1		208
5. *Parinari excelsa*	26	11	12	11	7	2	1	2	-	-	2	1					75
6. *Brachystegia taxifolia*	4	6	5	9	8	5	4	2	2	1	-	1					47
7. *Anthoscleista schweinfurthii*	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1						3
8. *Albizia adianthifolia*	2	1	-	2	1	1	1	3	-	1							12
9. *Syzygium guineense* subsp *afromontanum*		29	16	17	7	5	3	1	1	2							81
10. *Strychnos angolensis*	26	6	1	2	-	-	1	-	1								37
11. *Brachystegia spiciformis* var. *latifolia*		-	-	1	2	1	-	-	1								5
12. *Faurea saligna*	-	-	-	-	-	-	-	1									1
13. *Julbernardia paniculata*	-	-	-	-	-	-	-	1									1
14. *Apodytes dimidiata*	5	10	4	3	3	1	3										29
15. *Lannea antiscorbutica*	3	3	-	1	1	-	1										9
16. *Rhaphiostylis beninensis*	5	1	1	-	-	-	1										8
17. *Strychnos lucens*	20	-	4	2	-	1											27
18. *Garcinia smeathmannii*	3	1	-	-	-	1											5
19. *Combretum gossweileri*	41	12	4	-	1												58
20. *Garcinia huillensis*	6	4	2	1	1												14
21. *Combretum* sp.	1	1	1	-	2												5
22. *Tabernaemontana pachysiphon*	27	10	9	1													47
23. *Brachystegia* sp.	-	1	-	2													3
24. *Cleistanthus milleri*	-	-	-	1													1
25. *Albizia antunesiana*	-	-	-	1													1
26. *Aidia micrantha* var. *msonju*	205	56	7														268
27. *Sorindeia katangensis*	67	11	3														81
28. *Combretum acutifolium*	21	3	1														25
29. *Ochna afzelii*	15	8	1														24
30. *Artabotrys monteiroae*	6	1	1														8
31. *Uvaria angolensis* subsp. *angolensis*	-	5	-	1													7
32. *Ochna puberula*	5	-	1														6
33. *Cassine buchananii*	-	-	2														2
34. *Manilkara obovata*	1	-	1														2
35. *Mussaenda arcuata*	1	-	1														2
36. *Anisophyllea boehmii*	-	-	1														1

Classes de diamètre (cm)	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30	30-35	35-40	40-45	45-50	50-55	55-60	60-65	65-70	70-75	75-80	> 80	Total
37. *Vitex* sp.	-	-	1														1
38. *Diospyros hoyleana*	116	3															119
39. *Rothmannia whitfieldii*	34	1															35
40. *Dictyophleba lucida*	19	2															21
41. *Landolphia eminiana*	17	2															19
42. *Canthium gueinzei*	16	1															17
43. *Landolphia buchananii*	12	1															13
44. *Combretum* sp.	7	3															10
45. *Garcinia* sp.	3	1															4
46. *Baphia bequaertii*	1	1															2
47. *Bequaertiodendron magalismontanum*	-	-	1														1
48. *Sapium schmitzii*	-	1															1
49. *Rawsonia lucida*	13																13
50. *Craterosiphon schmitzii*	11																11
51. *Ritchiea quarrei*	7																7
52. ?	7																7
53. ?	7																7
54. *Melodorum gracile* subsp. *englerana*	-	4															4
55. *Ficus* sp. 1	3																3
56. *Ficus* sp. 2	3																3
57. *Allophylus abyssinicus*	3																3
58. *Cissus petiolata*	3																3
59. ?	3																3
60. *Opilia celtidifolia*	2																2
61. ?	2																2
62. *Combretum celastroïdes*	2																2
63. *Bridelia duvigneaudii*	1																1
64. *Psorospermum tenuifolium*	1																1
65. *Harungana madagascariensis*	1																1
Total	894	215	121	74	46	31	24	20	12	7	7	2	2	2	0		11461

Tab. VI : Inventaire des arbres du muhuku. Cet inventaire a été effectué d'une part, sur une surface de 0.8 hectares (à 100 %, mais hautes termitières exclues) et, d'autre part, sur une superficie de deux hectares (échantillonnage à 10 %). N'ont été pris en compte que les arbres dont le diamètre à 1.30 m du sol, est supérieur à 5 cm (MALAISSE & COLONVAL-ELENKOV, 1981).

- Inventory of the trees of the muhulu. This inventory has been drawn up with on the one hand, a 100 % sampling on a 0.4 ha area (high termite mounds exclused) and on the other, a 10 % sampling on a 2 ha area. The trees with a diameter of less than 5 cm at 1.30 m from the ground, have not been taken into account (MALAISSE & COLONVAL-ELENKOV, 1981).

Brachystegia spiciformis var. *schmitzii*	150	*Sorindeia katangensis*	14
Aidia micrantha var. *msonju*	63	*Strychnos angolensis*	11
Syzygium guineense subsp. afromontanum	52	*Albizia adianthifolia*	10
Parinari excelsa	49	*Ochna afzelii*	9
Brachystegia taxifolia	43	*Garcinia huillensis*	8
Apodytes dimidiata subs. *dimidiata*	24	*Strychnos lucens*	7
Tabernaemontana pachysiphon	20	*Entandrophragma delevoyi*	6
Marquesia macroura	19	*Lannea antiscorbutica*	6
Combretum gossweileri	17		

Tab. VII : Densité en nombre d'individus par hectare des espèces les plus abondantes dans la forêt dense sèche de Luiswishi (diamètre supérieur à 10 cm, à la hauteur de 1,3 m ; MALAISSE, 1984).

- Density (in number of individuals per ha) of the most abundant species in the dry evergreen forest of Luiswishi (diameter of more than 10 cm at a height of 1.30 m; MALAISSE, 1984).

Dispyros hoyleana	139	*Parinari excelsa*	5
Uvaria angolensis	55	*Rubiaceae sp. 2*	5
Canthium gueinzei	49	*Abrus pulchellus*	4
Albizia adianthifolia	32	*Secamone parvifolia*	3
Dichapetalum banguii	29	*Allophylus abyssinicus*	3
Grewia schmitzii	17	*Strychnos lucens*	3
Tabernaemontana pachysiphon	16	*Psorospermum tenuifolium*	3
Cremaspora triflora	15	*Opilia celtidifolia*	2
Landolphia eminiana	13	*Combretum* sp. 1	2
Landolphia parvifolia	13	*Rubiaceae* sp. 3	2
Craterosiphon schmitzii	11	Rubiaceae *sp. 4*	2
Leptoderris nobilis	10	*Haplocoelum folliolosum*	2
Monanthotaxis schweinfurthii	10	*Brachystegia taxifolia*	2
Phyllanthus sp.	7	*Brachystegia spiciformis*	2
Rhopalopilia marquesii	7	*Ochna afzelii*	1
Rawsonia lucida	6	*Richieia quarrei*	1
Afrosersalisia cerasifera	6	*Baphia capparidifolia*	1
Artobotrys monteiroae	6	*Bridelia duvigneaudii*	1
Sorindeia katangensis	6	*Rubiaceae sp.*	1
Ochna puberula	6	*Rothmannia whitfieldii*	1
Rubiaceae sp. 1	5	*Ficus sp.1*	1

Tab. VIII : Densité à l'are des jeunes brins pour la forêt dense sèche de Luiswishi (MALAISSE, 1984).

- Density of the young shoots in the dry evergreen forest of Luiswishi (MALAISSE, 1984).

Aidia micrantha var. *msonju*	85	*Landolphia eminiana*	13
Brachystegia spiciformis var. schmitzii	78	*Albizia adianthifolia*	12
Diospyros hoyleana	58	*Rubiaceae*	12
Syzygium guineense subsp. afromontanum	45	*Landolphia buchamanii*	10
Sorindeia katangensis	41	*Lannea antiscorbutica*	9
Parinari excelsa	34	*Craterosiphon schmitzii*	8
Brachystegia taxifolia	30	*Ochna puberula*	7
Rothmannia whitfieldii	29	*Rawsonia lucida*	7
Combretum gossweileri	27	*?*	7
Strychnos angolensis	25	*Artabotrys monteiroae*	6
Tabernaemontana pachysiphon	24	*Combretum sp.*	6
Marquesia macroura	22	*Richiea quarrei*	6
Apodytes dimidiata subsp. dimidiata	21	*Afrosersalisia cerasifera*	6
Ochna afzelii	20	*Raphiostylis beninensis*	5
Combretum acutifolium	16	*Uvaria angolensis subsp. angolensis*	5
Canthium gueinzei	15	*Combretum sp.*	5
Strychnos lucens	14	*Entandophragma delevoyi*	4
Garcinia huillensis	14	*Mussaenda arcuata*	4
Dictyophleba lucida	13		

Tab. IX : Présence pour cent carrés d'un are des espèces les plus fréquentes dans la forêt dense sèche de Luiswishi (diamètre supérieure à 5 cm à la hauteur de 1.30m; MALAISSE, 1984).

- Presence in hundred squares of 100 sq. m. of the most frequent species in the dry evergreen forest of Luiswishi (diameter above 5 cm at a height of 1.30 m; MALAISSE, 1984).

hauteur de 1.30m). *Aidia micrantha* var. *msonju, Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii* et *Diospyros hoyleana* comptent déjà pour quelque 41 %.

Les feuilles ont été récoltées sur la première ramification, en excluant les plus jeunes et les sénescentes. De cette manière on a minimisé l'influence de l'âge des feuilles sur les teneurs.

En ce qui concerne les parties ligneuses (branches, racines, troncs), la faible variabilité des teneurs en macro-éléments de trois essences, à savoir *Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii* pour la strate héliophile, *Aidia micrantha* var. *msonju* pour la strate intermédiaire et *Diospyros hoyleana* pour le sous-bois (fig.9), a permis de définir, à partir de celles-ci, la composition minérale moyenne de ces organes. Cette faible variation des teneurs confirme en outre un fait connu de longue date quant à la composition minérale des parties ligneuses des espèces établies sur un même biotope (DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET, 1964). Le critère de cette sélection est leur

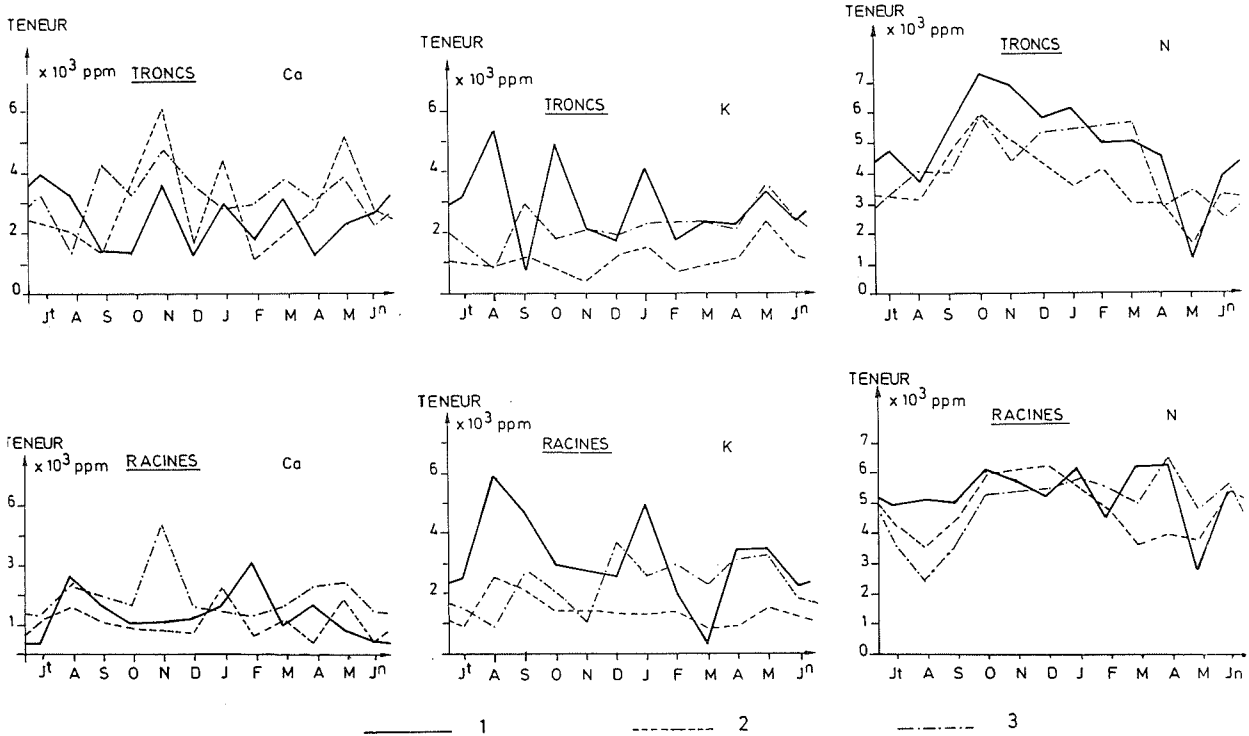


Fig. 9 : Evolution au cours de l'année des teneurs en certains éléments chimiques des parties ligneuses des végétaux vivants. 1 : *Aidia micrantha* var. *msonju*; 2 : *Diospyros hoyleana*; 3 : *Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii*.

- Evolution over the year of some chemical contents of the ligneous parts of living vegetation. 1 : *Aidia micrantha* var. *msonju*; 2 : *Diospyros hoyleana*; 3 : *Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii*.

abondance dans chacune des strates auxquelles ces espèces appartiennent (Tab..VII, VIII, et IX).

Une fois par mois, les différentes parties ont été prélevées et amenées au laboratoire pour analyse. En ce qui concerne les troncs, l'interdiction d'abattre les arbres dans les parcelles de l'Université, nous a contraint de procéder par entailles plus ou moins profondes à la machette ou à la hache à une hauteur approximative de 1 m du sol.

CHAPITRE II.3

PHYTOMASSE DE LA FORET DENSE SECHE DE LUISWISHI

La phytomasse est la masse totale de la matière végétale par unité de surface dans une phytocénose. Elle s'exprime en unité de poids sec par unité de surface.

A. METHODES D'ESTIMATION

Bien que la méthodologie de la détermination de la phytomasse soit pratiquement maîtrisée, sa mise en application dans les écosystèmes forestiers tropicaux n'a concerné jusqu'à présent que quelques forêts présentant un intérêt économique immédiat et évident. Les difficultés inhérentes d'ordre divers ainsi que les charges financières qu'impliquent ce genre de travail, rendent compte de la rareté de telles études et des choix réalisés. Il en est évidemment tout autrement en zone tempérée, où les forêts sont soumises de longue date à des pratiques sylvicoles.

La phytomasse totale d'une forêt peut être déterminée par deux techniques principales :
1° l'abattage des arbres établis sur des superficies minimales prédéterminées,
2° l'établissement de relations allométriques à partir d'individus qui répondent à des critères de classes de diamètres fixés. Dans des circonstances exceptionnelles, on peut s'épargner de couper les arbres en se référant à des procédures d'estimation établies dans d'autres forêts et jugées aptes à la généralisation pour des forêts analogues (KIRA & OGAWA, 1971). Nous aurons recours à ce dernier mode d'évaluation.

1. ESTIMATION DE LA SUPERFICIE MINIMALE

La majorité des auteurs s'accordent à reconnaître qu'il existe une taille minimale au-dessous de laquelle les parcelles deviennent très hétérogènes. De même une taille excessive des parcelles conduit à une grande diversité peu propice à représenter le type de forêt étudié.

BRÜNIG (1973), cité par l'UNESCO (1979), considérait que les parcelles devraient couvrir 0.2 à 0.5 hectare pour demeurer homogènes. KLINGE et RODRIGUES (1973), en forêt amazonienne, ont abouti à des conclusions analogues et constataient que réduire les parcelles de 40 m x 50 m à 40 m x 40 m ne changeait pas la valeur de la biomasse, mais les réduire à 30 m x 30 m ou davantage augmentait la variabilité de l'estimation et nécessitait par conséquent une multiplication des échantillons. EDWARDS et GRUBB (1977), en Nouvelle-Guinée, ont proposé, pour l'évaluation de la biomasse végétale d'une forêt, que la taille des parcelles afin rester homogènes se situe entre 0.025 et 0.25 hectare. Dès avant cette recommandation, un consensus implicite semble s'être dégagé pour des parcelles de l'ordre de 0.25 hectare. La plupart des travaux réalisés en forêts équatoriales et tropicales, notamment ceux de GREENLAND et KOWAL (1960), BONGERS *et al.* (1985) s'y sont référés. Comme dans le cas des apports organiques à la litière, au problème de la taille des parcelles est étroitement lié celui du nombre de celles-ci afin d'échantillonner valablement la biomasse. HOZUMI *et al.* (1969), que reprend l'UNESCO (1979), ont montré que, dans une forêt humide sempervirente du Cambodge, trois cents parcelles de 1 m^2 étaient nécessaires pour une évaluation de la phytomasse au niveau de 0.95. KLINGE et RODRIGUES (1973), par ailleurs, ont conclu que dix parcelles de 100 m^2 ne suffisaient pas pour mesurer la biomasse sur une étendue de 2000 m^2 avec une précision d'au moins 5 %.

Le problème de la taille des parcelles et de leur répartition est ardu. La solution optimale varie selon les forêts étudiées et doit être recherchée en priorité.

2. MÉTHODE DES CLASSES DE DIAMÈTRE

A l'encontre de la méthode des superficies minimales, celle des classes de diamètres évalue, pour chaque compartiment et pour chaque classe de diamètres, la biomasse moyenne à partir de celle du représentant de la classe. En multipliant les valeurs obtenues par les effectifs correspondants et en faisant la sommation, on obtient la biomasse moyenne de la forêt.

A l'heure actuelle, on préfère établir des équations de régression allométrique. Cellesci font intervenir deux variables : Y le poids d'un compartiment de l'écosystème, et X le diamètre ou le produit du diamètre par la hauteur ou encore le produit du

diamètre élevé à la puissance deux par la hauteur. Le diamètre est mesuré au niveau de 1.30 m, parfois de 1.50 m du sol (JORDAN & UHL, 1978)l. Les relations allométriques, bien que variant avec le milieu, pourraient être établies pour tous les types de forêt (DUVIGNEAUD & KESTEMONT, 1977; AUCLAIR & METAYER, 1980).

La méthode des classes de diamètres exige la connaissance préalable des caractéristiques structurales de la forêt.

La différence entre la méthode de superficie minimale et celle de représentant des classes de diamètres est plutôt de nature théorique. Dans la pratique, la structure des forêts naturelles tropicales ne permet ni le déplacement aisé des observateurs d'un point à l'autre, ni le prélèvement, sans encombre, d'un individu. Afin de récupérer efficacement les organes des individus abattus et de travailler commodément, on sacrifie des espaces plus ou moins importants sur lesquels s'organisent toutes les opérations nécessaires à l'établissement de la phytomasse.

Enfin, RAPP (1974), dans un peuplement équienne où l'abattage des arbres était interdit, a trouvé une astuce qui a consisté à estimer la biomasse des parties ligneuses sur les chablis qui jonchaient le sol. Cette astuce qui s'est révelée un palliatif efficace aurait pu être d'un secours inestimable si dans une forêt dense sèche du type de Luiswishi, le bois mort au sol ne représentait pas qu'une partie de la nécromasse.

B. BIOMASSE FOLIAIRE

L'interdiction d'abattre les arbres dans les biotopes de Luiswishi nous a contraint de recourir à des procédures d'extrapolation et de substitution. Nous avons opéré par des approches successives et différentes. Dans le but de déterminer une formule d'extrapolation et de substitution, vingt-huit individus dont les diamètres variaient entre 0.74 et 11 cm ont toutefois été prélevés du muhulu. De la transcription graphique sur papier bilogarithmique des mesures obtenues à partir des individus prélevés, il a résulté un nuage de points de distribution linéaire (fig.10 A) et à partir duquel a été définie une droite de régression :

$$Y = 1.3376(D^2H)^{0.8562}$$

avec D = diamètre à 1.30 m du sol et H = hauteur moyenne des arbres.

L'évaluation de la masse foliaire totale par cette équation a donné un résultat, inférieur à une tonne par hectare.

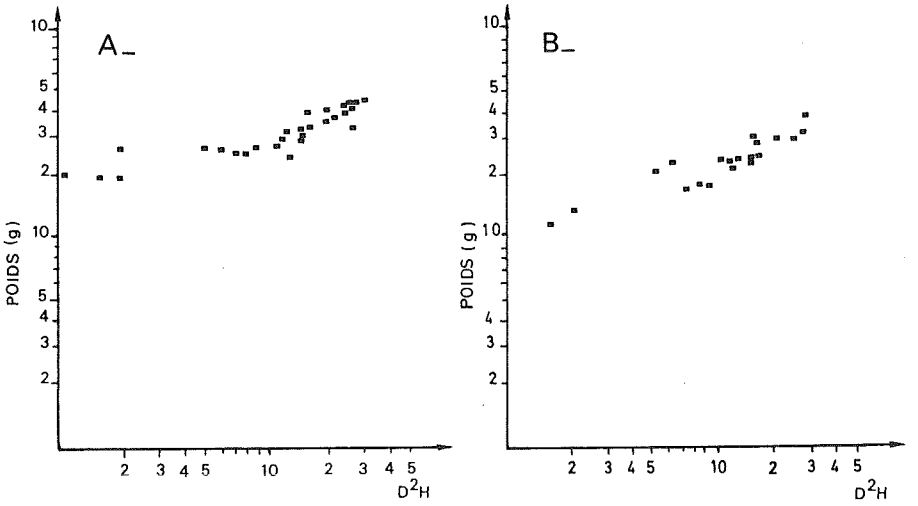


Fig. 10 : Allométrie simple entre le poids de la matière sèche des feuilles (A) ou des troncs (B) et D^2H. D = diamètre à 1.30 m du sol; H = hauteur moyenne des arbres prélevés

- Simple allometry between the weight of dry matter in the leaves (A) or the trunks (B) and the D^2H expression (with D = diameter at 1.30 from the ground , and H = mean height of the sampled trees).

Par ailleurs, il est théoriquement possible d'établir la phytomasse foliaire à partir d'autres formules :

a) le quotient de l'indice de surface foliaire (L.A.I.) sur la surface foliaire spécifique (S.L.A.). Dans le cas de la forêt dense sèche, le L.A.I. moyen est de 4.23 tandis que le S.L.A. est d'environ 113 $cm^2.g^{-1}$ (MALAISSE & COLONVAL-ELENKOV, 1981). On obtient une biomasse moyenne de l'ordre de 4 $t.ha^{-1}$, nettement inférieure aux apports foliaires annuels qui, comme on va le voir, sont de 6.6 $t.ha^{-1}.an^{-1}$.

Bien que la démarche en elle même soit concevable, elle ne conduit pas à des résultats sûrs. La diversité spécifique des forêts tropicales en serait la cause.

b) STARCHURSKI et ZIMKA (1975) estiment que la biomasse foliaire prise en période de développement maximal des feuilles, correspond à la biomasse foliaire de la forêt considérée.

En se référant à la structure de la forêt dense sèche, un L.A.I. maximale de l'ordre de 5.0 est observé en décembre (MALAISSE, 1984). La valeur obtenue de l'ordre de 4 $t.ha^{-1}$ nous apparaît comme trop faible.

c) En considérant les apports foliaires annuels moyens à la litière, on obtient une valeur par défaut. En effet, il faut tenir compte des pertes dues à la translocation et au pluvio-lessivage (STARCHURSKI & ZIMKA,1975). L'application d'un facteur de correction r (v. ci-dessous) entraîne une estimation de la biomasse foliaire de l'ordre de 10 $t.ha^{-1}.an^{-1}$. C'est cette méthode d'approche qui a été retenue en ce qui concerne la biomasse foliaire.

Le coefficient de correction, r, a été calculé à partir du poids frais des feuilles vertes ainsi que de celui des feuilles sénescentes de même surface qui viennent de tomber. Les mesures ont été effectuées sur les mêmes espèces qui ont permis l'évaluation de la composition minérale mensuelle des feuilles (v. II.2). Elles ont concerné les feuilles des mois de décembre et de février pour la saison des pluies, puis des mois d'août, de septembre et d'octobre pour la saison sèche.

La moyenne pondérée de poids d'une feuille verte est de l'ordre de 127 grammes (wg), celle d'une feuille morte est d'environ 91.4 grammes (wd). La correction $r = wg/wd = 1.3895$ est celle qui a été appliquée aux apports foliaires à la litière de muhulu.

C. BIOMASSE LIGNEUSE

1. TRONCS

Comme on l'a constaté à propos de la biomasse foliaire, la transcription graphique des résultats obtenus à partir des individus abattus, a également fait apparaître ici un nuage de points (fig.10B) duquel a été dérivée l'équation de la droite de régression

$$Y = 1.9394\ (D^2H)^{0.7969}$$

D et H ayant la même signification que précédemment.

Si, par cette équation, on ne pouvait s'attendre à des résultats satisfaisants, pour des raisons analogues à celles évoquées ci-dessus, sa forme permet pourtant de la substituer à l'équation d'OGAWA *et al.* (1965) : $Y = 0.0396(D^2H)^{0.9326}$. Celle-ci est cependant considérée comme susceptible d'être appliquée de façon générale à toute forêt tropicale (UNESCO, 1979).

2. BRANCHES

Toujours dans le but d'estimer le poids des branches, on a eu recours à une autre équation d'OGAWA *et al.* (1965) : $Y = 0.006002(D^2H)^{1.027}$. Les erreurs commises au niveau des individus sont cependant estimées très grandes pour donner des résultats précis (UNESCO, 1979).

3. RACINES

Bien que le rôle des racines dans la dynamique des formations sèches ait été jugé essentiel par la Conférence Interafricaine de Ndola (1959) sur les forêts claires (KERFOOT, 1963), l'étude de la biomasse racinaire tant en forêts claires qu'en forêt dense, n'a pas connu le développement que l'on pouvait attendre. Les difficultés et le coût des opérations d'excavation mettent un frein à ce genre d'investigation.

La majorité des travaux consacrés à la biomasse hypogée se basent sur des prélèvements de monolithes. C'est notamment le cas de GREENLAND et KOWAL (1960), au Ghana, de KLINGE (1976) en forêt amazonienne, de STARK et SPRATT (1977) et de BONGERS *et al.* (1985) dans la forêt ombrophile du Vénézuéla.

A Luiswishi, un tel procédé a également été suivi. Cinq monolithes de 1 m3 chacun (1mx1mx1m) ont été prélevés par MALAISSE. Afin de bien saisir la particularité du profil quant à la distribution des racines, les prélèvements ont été effectués par tranches successives d'une épaisseur de 25 cm. L'importance écologique de la tranche de 0 à 25 cm a justifié, dans le cadre de ce travail, un nouvel échantillonnage de huit autres monolithes de 0.3 m3 (1mx1mx0.3 m).

CHAPITRE II.4

DECOMPOSITION DE LA LITIERE

A. LITIERE FOLIAIRE

L'étude expérimentale de la décomposition de la litière foliaire a concerné trois séries successives d'échantillons. Cette démarche s'est avérée nécessaire après que nous ayons constaté que la dégradation des litières comme la libération des éléments

chimiques, sont lentes. De telle sorte que le départ des éléments les plus hydrosolubles se traduit par un phénomène inhabituel en régions tropicales : l'augmentation des teneurs en éléments minéraux du matériel en décomposition à mesure que son poids décroît.

Dans le but de cerner ce phénomène, une procédure nouvelle a remplacé la méthode classique d'observation de la décomposition des litières qui envisage uniquement les horizons holorganiques. Les échantillons ont été placés sur trois paliers différents, à savoir à même le sol nu, sur la litière ainsi que suspendus à des branches d'arbres. L'emplacement des échantillons hors des horizons organiques visait à écarter l'éventualité souvent invoquée d'un enrichissement à partir du milieu édaphique. Son inconvénient est de créer des conditions artificielles d'évolution.

Litière foliaire

Série	Début observ..	Emplac. échantil.	Nature échantil.	Nombre échantil.	Sachet en plastique
1	08.01.81	sol nu	mélange	24	non *
1		litière	mélange	24	oui **
1		suspendu	mélange	16	oui **
2	29.10.81	sol nu	mélange	12	oui **
2		sol nu	*Brachystegia*	30	oui **
2		sol nu	*Marquesia*	12	oui **
2		sol nu	*Parinari*	6	oui **
2		sol nu	*Syzygium*	6	oui **
3	31.10.85	sol nu	mélange	60	oui **

Litière ligneuse

	08.01.81	sol nu	162	non
	–	suspendu	38	non

Brachystegia spiciformis var. *schmitzii*., *Marquesia macroura*, *Parinari excelsa*., *Syzygium guineense* subsp. *afromontanum*.

* Echantillons uniquement couvert d'un plastique synthétique de 0.2 cm de maille pour discriminer les nouveaux apports de l'échantillon.

** Echantillons dans des sachets en plastique de même maille que les précédents.

Tab. X.: Nature de l'échantillonnage pour la mesure de la décomposition des litières

- Nature of the sampling for the measure of the litter decay.

Il est connu que l'intensité de la décomposition peut varier selon la taille des échantillons en observation. En vue de minimiser ce facteur, on a restitué au sol un poids de litière équivalent à celui des feuilles prélevées sur place. Les parcelles sur lesquelles la dégradation a été observée ayant été de 0.27 m^2, la litière foliaire trouvée en place de 128.76 gm^{-2}, le poids de chaque échantillon a été d'environ 35 g. Les feuilles utilisées provenaient des récoltes du mois de septembre (saison sèche) en raison de leur abondance en cette période.

Toutes les informations relatives à chaque série figurent au tableau X. Pour les échantillons au sol, afin de recréer le microclimat initial, une partie du matériel déplacé avait été par la suite remise en place.

Il n'est pas inutile de signaler que l'usage des sachets en plastique dans la dégradation de la litière foliaire, est de pratique courante. Il exclut les apports ultérieurs qui n'entrent pas dans l'expérience et permet une récupération efficace des échantillons.

Il existe, néanmoins, des controverses quant à leur emploi. En effet, certains chercheurs (MADGE, 1965, SWIFT *et al.*, 1981; TANNER ,1981) considèrent que les mailles du filet jouent un rôle sélectif vis-à-vis de la pédofaune. ST JOHN (1980) a d'ailleurs enregistré, en ce qui concerne la perte pondérale, des différences qui pouvaient aller du simple au double, selon que les échantillons se sont trouvés dans des filets ou hors de ceux-ci. D'autres les utilisent parce que, d'après eux, la pédofaune ne jouerait pas un rôle primordial dans ce processus, mais bien la pédoflore (COOPER, 1982).

La seconde série de 66 échantillons complétant la première visait à comparer le comportement d'une litière foliaire monospécifique avec celui de la litière de feuilles mélangées.

Le rythme de retrait est le même pour les deux premières séries : deux échantillons par mois pour ceux qui ont été suspendus, trois pour ceux qui ont été déposés sur la litière ou sur le sol. En saison sèche ce rythme s'est ramené à un échantillon par mois pour ceux qui ont été suspendus.

Compte tenu de la lenteur de la dégradation de la litière, les échantillons de la troisième série ont été destinés à une observation de longue durée. Le rythme de retrait a été de trois échantillons par trimestre.

B. LITIERE LIGNEUSE

Le bois dont on a suivi la dégradation a été prélevé dans la litière. Deux cents morceaux de 20 cm de longueur (Tab. X) et de poids connu après séchage à 85°C, ont été remis sur le terrain.

Trois essences, à savoir *Aidia micrantha* var. *msonju* (pendant six mois), *Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii* et *Entandrophragma delevoyi*, ont été suivies. Leur choix a été guidé d'une part, par le fait que les deux premières essences citées sont les plus abondantes tandis que la troisième est l'espèce dominante caractéristique. Le rythme de retrait est de dix échantillons par mois pris au hasard dont deux de bois suspendu. Le but, les avantages et les inconvénients de la suspension du bois aux arbres, sont les mêmes que ceux qui sont relatifs aux échantillons foliaires (v. II. 4. A).

Le bois qui avait été éventuellement enrobé de terre par les termites, en a été débarrassé avant la mise à l'étuve. En effet, le transfert de terre substituée au bois consommé peut atteindre des proportions importantes. Il a été estimé à 0.4 $kg.m^{-2}.an^{-1}$ en forêt claire (ALONI *et al.* 1983).

C. CHOIX DES EMPLACEMENTS DES ECHANTILLONS

Certains auteurs, JENNY *et al.* (1949), KLINGE (1977a), BERNHARD-REVERSAT (1972); BERNHARD-REVERSAT *et al.* (1979), TANNER (1981), LUGO et MURPHY (1986), entre autres, estiment qu'en changeant la litière de site, celui où elle est déposée exerce une plus grande influence que le site d'origine. En vue de réduire au maximum les influences des microclimats liées à la présence de faciès de type forêt claire ou de type muhuluteux, les échantillons ont été placés dans un faciès typique de la forêt dense sèche.

CHAPITRE II.5

MESURES ET ANALYSES DE LABORATOIRE

Les différents constituants des apports organiques à la litière ont été séchés à l'étuve à 85°C jusqu'à poids constant, atteint généralement en quarante-huit heures.

L'importance pondérale relative des feuilles, des fleurs et des écorces a été directement obtenue à la pesée sans aucune autre forme de traitement particulier.

Pour les apports de bois au sol, en plus de la répartition en classes de diamètres opérée sur le terrain, la longueur de chaque morceau a été mesurée au mètre ruban, au laboratoire. Ensuite, les valeurs ont été cumulées pour chaque catégorie de grosseur. Cette façon de procéder a permis de dégager une seconde variable de substitution, longueur cumulée par unité de surface, en vue de l'estimation de l'importance de chaque catégorie de diamètre de bois récolté. Quant aux fruits, leur poids a été évalué après un tri selon les espèces.

Il convient toutefois de signaler que la répartition des apports de bois au sol, classés selon le diamètre, diffère selon les auteurs.La plupart d'entre eux ne distinguent que deux fractions: le petit bois, c'est-à-dire le bois de diamètre inférieur ou égal à 2 cm et le gros bois, celui dont le diamètre est supérieur à 2 cm mais inférieur à 10 cm. C'est notamment le cas de PROCTOR *et al.* (1983). KLINGE (1974) ne prend en compte que le petit bois, FÖLSTER et DE LAS SALAS (1976), quant à eux, ne considèrent que le bois de diamètre inférieur à 3 cm. EDWARDS (1982) utilise les catégories de grosseur suivantes : < 0.5, 0.5 - 1.0, 1.0 - 2.0, 2.0 - 3.0, > 3.0 cm. La répartition préconisée au laboratoire de botanique et d'écologie de l'Université de Lubumbashi, 0.01 - 0.19, 0.20 - 0.49, 0.50 - 0.99 , 1.00 - 1.99, 2.00 - 2.99, 3.00 - 4.99, ≥ 5.00 cm. se rapproche de celle-ci.

L'intérêt de la distribution des apports de bois à la litière en classes de diamètres, est de pouvoir donner, par l'absence ou au contraire la présence de bois mort de gros diamètre, une indication, certes grossière, de l'âge de la forêt.

A. CONSTITUTION DE L'ECHANTILLON MOYEN DESTINE AU DOSAGE DES ELEMENTS CHIMIQUES

Les travaux de FÖLSTER et DE LAS SALAS (1976) dans trois faciès de forêt tropicale sempervirente de Colombie ont montré qu'à l'exception du potassium, le rythme de récolte des échantillons n'avait aucune influence sur les teneurs en éléments minéraux des échantillons successifs. Un climat à saisons marquées qui imprime une variation périodique à la composition minérale des végétaux, n'a pas permis de bénéficier de cette faculté . On a donc considéré, comme on l'a dit, le mois comme base de référence de travail. Pour chaque constituant des apports organiques à la litière, les quatre ou cinq récoltes mensuelles ont été par conséquent mises ensemble pour constituer un échantillon mensuel. En outre, le bois a été analysé par classe de diamètres. Ces échantillons mensuels ont été versés dans un partiteur à quatre

compartiments. Après des traitements successifs, la fraction enfin retenue, qui est en fait la moyenne de cinq ans (1979-1983) en ce qui concerne les apports foliaires, de quatre ans (1980-1983) en ce qui concerne les apports de bois et de fruits au sol, a été broyée au moulin.

B. ANALYSES CHIMIQUES

Sur les différents échantillons moyens mensuels de matière organique,on a effectué une analyse des éléments totaux suivants: Ca, Cu, Fe, K, Mg, Mn, N, Na, P et Zn. Le choix a été motivé par le fait que ce sont là les éléments biogènes qui sont habituellement analysés dans diverses forêts et permettent ainsi la comparaison. Ils ont été dosés après minéralisation du matériel par voie humide.

1. DOSAGE D'AZOTE

La minéralisation des échantillons a été obtenue à l'aide de l'acide sulfurique concentré, en présence de sel de sélenium pour dosage rapide de l'azote d'après Wieninger. La technique utilisée est celle de la distillation au Kjeldahl. Les eaux de pluie ont d'abord subi une concentration avant minéralisation. Pour le sol, la fraction concernée est celle qui a été récupérée après passage au tamis de 0.297 mm pour l'horizon holorganique et de 0.589mm pour les autres niveaux.

2. DOSAGE DE Ca, Cu, Fe, K, Mg, Mn, Na, Zn

Pour les éléments énumérés ci-dessus, la minéralisation a été réalisée à l'aide des acides nitrique et perchlorique pour le dosage en spectrophotométrie, de l'acide nitrique et de l'eau oxygénée (végétaux) ou des acides fluorhydrique et nitrique (sol) pour le dosage à l'I.C.P.

Les eaux des pluies incidentes et de pluviolessivage ont été analysées directement au PERKIN ELMER, modèle 2280. Le phosphore a été analysé par colorimétrie d'une solution de complexe de l'acide molybdo-vanado-phosphorique à 430 nm.

Le dosage à l'I.C.P. (Inductively Coupled Plasma, modèle 3510) a concerné les apports foliaires à la litière, les apports de fleurs et de fruits, la litière en décomposition,

le sol et une partie des prélèvements sur les plantes vivantes. Ces analyses ont été faites au laboratoire de Chimie analytique de l'Université de Liège.

Les échantillons ont d'abord été calcinés au calcinateur à basse température (L.T.A. = Low Temperature Asher). Celui-ci se caractérise par de faibles pertes, les plus faibles enregistrées pour les méthodes de minéralisation les plus courantes (FABRY, 1971 - 1972).

Troisième partie

RESULTATS ET DISCUSSION

RESULTS AND DISCUSSION

ABSTRACT

The time variation of the organic supplies to the litter as well as the plant mineral content depend on the seasonal bipolarity of the mesoclimate. Total amount of organic supplies to the litter is 10 t.ha^{-1}y^{-1}, 64 % which is collected during the dry season. Leaves stand for 67% in this total, 27 % of which is only collected during the rainy season. The mineral mass restituted to the soil in this way is about 233 kg.ha^{-1} y^{-1}. 80 % of this amount is supplied by the leaves.

During the rainy season, the mineral contents of the leaves increases in parallel with the soil water content. They are diminishing fot the other organs. Reversed phenomena occur in the dry season. A lowering of the mineral contents of the leaves goes with a reduction of the soil humidity resulting from rise in temperature - mainly at the end of the dry season - and of course from the absence of rain.

The mineral content variations in the plants of the dry evergreen forest are thus essentially a process of supply and retrocession of elements between leaves and wood parts. Seasonal migration of biogenetical elements is not linked with the age of the leaves; it is a physiological phenomenon of self-preservation.

The phytomass is of about 242 t.ha^{-1}. It is subdivided into 9 tons of leaves, 168 tons of trunk wood, 64 tons of branch wood and 35 tons of roots. The total mineralomass is 3.13 t.ha^{-1}. Nitrogen dominates by far.

Litter decay is slow. The annual rate observed among the samples set on the ground varies between 10 % for the wood and 55 % for the leaves. The total decay time of the litter is respectively 13 and 6 years.

RÉSUMÉ

La variation temporelle des apports organiques à la litière ainsi que la composition minérale des végétaux, sont sous la dépendance de la bipolarité saisonnière du macroclimat. Les apports organiques totaux à la litière sont d'environ 10 t.ha^{-1}.an^{-1}, 64 % sont recueillis en saison sèche. Les feuilles y représentent une part de 67 % dont seulement 27 % sont récoltés en saison des pluies. La masse minérale restituée au sol par cette voie est de l'ordre de 233 kg.ha^{-1}.an^{-1}, dont plus de 80 % sont fournis par les feuilles.

En saison des pluies, la composition minérale des feuilles est en augmentation, parallèlement à une augmentation de la teneur en eau du sol. Elle est en baisse dans les autres organes. En saison sèche, la situation est inversée. La baisse des teneurs en éléments minéraux dans les feuilles est consécutive à la baisse du degré d'hydratation du sol laquelle résulte de l'élévation de la température dans la seconde moitié de la saison sèche (septembre et octobre) et de l'absence de précipitations.

La variation de la composition minérale des végétaux de la forêt dense sèche se résout donc à un processus de cession et de rétrocession des éléments entre les feuilles et les parties ligneuses. La migration saisonnière des éléments biogènes n'est pas liée à l'âge des feuilles, c'est un phénomène physiologique d'autoconservation.

La phytomasse est de l'ordre de 242 t.ha^{-1}. Elle se subdivise en 9 tonnes de feuilles, 168 tonnes de bois de troncs, 64 tonnes de bois de branches et 35 tonnes de racines. La minéralomasse totale de 3.13 t.ha^{-1} est largement dominée par l'azote.

La décomposition des litières est lente. Les taux de décomposition annuels observés à partir des échantillons déposés au sol, sont compris entre 10 % pour le bois et 55 % pour les feuilles. Le temps d'une dégradation totale des litières annuelles est respectivement de 13 et 6 ans.

CHAPITRE III.1

COMPOSITION MINERALE DE DIFFERENTS ORGANES DE LA PHYTOCENOSE

Nous venons de signaler au chapitre II.2 que les teneurs en éléments minéraux des végétaux vivants du muhulu varient au cours de l'année. Cette variation est discutée de manière détaillée dans la quatrième partie en considérant la composition minérale des apports organiques à la litière. Les raisons de ce choix y sont également exposées.

En se fondant sur la composition minérale moyenne mensuelle des essences échantillonnées, les dix éléments biogènes étudiés (Ca, Cu, Fe, K, Mg, Mn, N, Na, P et Zn) peuvent être répartis en trois grands groupes d'importance inégale, et ce, quel que soit l'organe dans lequel ils sont considérés.

a) Les éléments à hautes teneurs : il s'agit principalement

1) de l'azote (13 300-20 000 ppm) et du potassium (9 200-10 060 ppm) pour les fruits, les feuilles et les fleurs;
2) de l'azote (4 400-5 000 ppm), du calcium (1 300-2 800 ppm) et du potassium (1 200-2 300 ppm) pour les parties ligneuses. On peut, d'ores et déjà, annoncer que dans le cas de la litière ligneuse, le potassium, élément facilement lessivable, se détache de ce groupe, pour se rattacher au magnésium avec lequel il n'occupera plus qu'une position marginale.

b) Les éléments à basses teneurs : ce sont essentiellement les oligo-éléments auxquels se joignent régulièrement le sodium et le phosphore. Leurs teneurs moyennes mensuelles oscillent entre 18 et 900, 20 et 150 et enfin entre 8 et 60 ppm respectivement dans les feuilles, les fruits et les parties ligneuses.

	Racines	Troncs	Branches	Feuilles	Fleurs	Fruits	Moyennes (%)
N	4 954	4 360	4 555	16 291	19 576	13 324	
%	49.5	40.9	49.4	46.3	49.4	48.7	47.4
K	2 267	2 242	1 202	10 063	9 477	9 241	
%	22.6	21.0	13.0	28.6	232.9	33.8	23.8
Ca	1 397	2 778	1 310	3 670	4 871	1 931	
%	14.0	26.0	14.2	10.4	12.3	7.1	14.0
Mg	519	599	715	3 129	2 348	1 421	
%	5.2	5.6	7.8	8.9	5.9	5.2	6.4
P	321	294	394	836	1 996	1 072	
%	3.2	2.8	4.3	2.4	5.0	3.9	3.6
Mn	183	173	177	968	498	151	
%	1.8	1.6	1.9	2.8	1.3	0.6	1.7
Fe	210	26	14	51	658	69	
%	2.1	0.2	0.2	0.1	1.7	0.3	0.8
Cu	103	107	127	102	109	97	
%	1.0	1.0	1.4	0.3	0.3	0.4	0.7
Na	48	64	704	50	42	46	
%	0.5	0.6	7.6	0.1	0.1	0.2	1.5
Zn	8	9	16	18	31	20	
%	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1
Total	10 010	10 652	9 214	35 178	39 606	27 372	100

Tab. XI: Composition minérale moyenne (ppm) de chaque type d'organe des végétaux vivants de la forêt dense sèche de Luiswishi et l'importance relative (%) par rapport à la somme des dix éléments étudiés (n = 28, sauf pour les branches pour lesquelles n = échantillon moyen annuel moyen).

- Mean mineral contents of each type of organ of living vegetation in the dry evergreen forest of Luiswishi and relative importance (%) in terms of the sum of the ten studied elements (n = 28, excepted for the boughs for which n = mean annual sample).

c) Enfin, les éléments à teneurs intermédiaires : Ce groupe rassemble le calcium et le magnésium dans les feuilles, le calcium, le magnésium et le phosphore dans les fruits, le cuivre, le magnésium, le manganèse et le phosphore dans les parties ligneuses. Le sodium et le fer se joignent aux derniers éléments cités dans les branches et les racines. Les teneurs moyennes mensuelles sont de l'ordre de 100 à 700, de 1000 à 2000 et de 3000 à 4000 ppm respectivement pour les parties ligneuses, les fruits et les feuilles.

Bien que l'azote soit, dans tous les organes, l'élément dominant parmi ceux qui ont été étudiés, c'est généralement dans les parties terminales et parfois assimilatrices que sont les feuilles (16 300 ppm), les fleurs (19 600 ppm) et les fruits (13 300 ppm) qu'il est le plus abondant. Il en est de même d'ailleurs de tous les autres éléments.

Le potassium, deuxième élément en importance après l'azote, est relativement du même ordre de grandeur dans les feuilles (10 000 pmm), les fleurs (9 500 ppm) et les fruits (9200 ppm). Sa teneur est faible dans les autres organes.

L'ordre d'importance des teneurs en éléments minéraux de la phytocénose dans son ensemble est largement influencé par la composition minérale des fleurs et des fruits. Les divers éléments s'ordonnent comme suit : N > K > Ca > Mg > P > Mn > Na > Cu > Fe > Zn. Et sur base de l'importance des teneurs globales, les divers organes de la plante se classent de la manière suivante : fleurs > feuilles > fruits > troncs > racines > branches.

A l'échelle des forêts tropicales, nous n'avons pas connaissance, d'étude relative à la variation des teneurs en éléments minéraux des végétaux vivants qui se soit étalée sur une longue période.

Eléments	Septembre	Février
Ca	16 600	19 000
B	17	27
Ba	96	37
Co	51	31
Sr	78	103
Fe	133	218

Tab.XII : Composition minérale moyenne (en ppm) des feuilles des arbres de la forêt de Panama (GOLLEY *et al*, 1975)

- Mineral contents (ppm) of the leaves of the trees in the Panama forest (GOLLEY *et al.*, 1975).

Les données disponibles proviennent de récoltes ponctuelles. C'est par exemple le cas des travaux de STARK (1971), GOLLEY *et al.* (1975), KLINGE *et al.* (1983), GRUBB (1977), EDWARDS et GRUBB (1982), GRUBB et EDWARDS (1982). De l'avis général des auteurs, les teneurs ne varient pas de manière significative au cours de l'année.

Mois	Teneurs en K des feuilles	Teneurs moyennes globales
Janvier	13 078	87 298
Février	8 241	72 827
Mars	12 385	83 575
Avril	8 758	72 001
Mai	11 711	83 805
Juin	6 765	82 587
Juillet	11 218	95 993
Août	13 470	90 380
Septembre	11 103	85 596
Octobre	9 636	79 511
Novembre	4 679	74 742
Décembre	9 719	82 957
Moyenne	10 063	82 606
Coefficient de variation	45 %	9 %

Tab. XIII : Valeurs mensuelles des teneurs moyennes (ppm) en K des feuilles et teneurs globales moyennes en matières minérale des feuilles, des troncs et racines pour les dix éléments étudiés dans la forêt dense sèche de Luiswishi.

- Monthly values of mean K contents of the leaves and mean global mineral content for ten elements in the leaves, trunks and roots of the dry evergreen forest of Luiswishi.

Les prélèvements effectués par GOLLEY *et al.* (1975) dans la forêt de Panama, ont porté sur deux périodes de récoltes : l'une en septembre, l'autre en février. Ils ont montré que les teneurs globales en éléments minéraux de différents organes de la plante, pour ces deux mois, étaient similaires. Et pourtant, comme on peut le constater au tableau XII, les teneurs en Ca, en B, en Ba, en Co, en Fe et en Sr des feuilles ont fortement varié. Dans le cas du muhulu, bien que les teneurs moyennes mensuelles globales en éléments minéraux, puissent être considérées comme constantes (Tab. XIII), les teneurs individuelles en certains éléments (notamment en azote, en calcium et en potassium) ont fortement fluctué. C'est en fait ce même phénomène de constance des teneurs moyennes globales que GOLLEY *et al.* (1975) avaient observé. Par ailleurs, la

variabilité du potassium et sa sensibilité au pluviolessivage sont responsable en grande partie du coefficient de variation de 9 % de la composition minérale.

En considérant les teneurs en éléments minéraux des végétaux de quelques écosystèmes forestiers tropicaux (Tab. XIV), il ressort que les valeurs observées dans le muhulu (Tab.XI) s'intègrent dans la gamme des valeurs relatives aux forêts de basses terres. Cependant, en ne prenant en compte que les feuilles (fig.11), la composition minérale en éléments majeurs (Ca, K, Mg, Na, N, P) et, en particulier en Ca, se situe plutôt à proximité des limites inférieures de l'intervalle de fluctuation de ces macroéléments dans les forêts tropicales, tel que défini par KLINGE *et al.* (1983).

	Ca	K	Mg	N	P	
Forêt semi-décidue (Kade) :						
GREENLAND & KOWAL (1960)	1.54	0.85	0.48	2.52	0.14	F
Forêt dense équat. (Yangambi)						
BARTHOLOMEW (1953)		1.24		2.20	0.12	F
Forêt amazonienne	1.50	1.52	0.48	2.54	0.15	F
Vénézuela	1.11	0.99	0.21	0.87	0.19	T
HASE & FÖLSTER (1982)	0.82	0.42	0.10	0.67	0.11	B
	0.74	0.34	0.06	0.28	0.05	Tr
	0.87	0.64	0.25	0.89	0.12	R
Forêt dense	0.50	0.54	0.22	1.93	0.07	F
Colombie	0.36	0.26	0.10	0.76	0.03	T
FÖLSTER & DE LAS SALAS (1976)	0.28	0.17	0.08	0.37	0.01	B
	0.22	0.15	0.06	0.42	0.01	Tr
	0.53	0.56	0.19	1.94	0.11	F
	0.38	0.33	0.09	0.60	0.06	T
	0.25	0.22	0.07	0.26	0.02	Tr
Forêt amazonienne KLINGE *et al.* (1983)						
Marchantaria, Iranduba, Praia grande	1.91	1.32	0.40	2.59	0.18	F
	1.63	0.86	0.40	2.49	0.09	F
	0.25	0.63	0.12	1.73	0.06	F
Forêt humide	1.47	0.83	0.33	1.29	0.08	F
Nouvelle Guinée	1.10	0.85	0.20	0.80	0.08	T
GRUBB & EDWARS (1982)	0.69	0.24	-	0.24	0.01	B
	0.64	0.43	0.09	0.37	0.02	Tr
	1.07	0.53	0.25	0.49	0.03	R
Muhulu	0.37	1.01	0.31	1.63	0.08	F
Présent travail	0.28	0.22	0.06	0.44	0.03	Tr
	0.14	0.23	0.05	0.50	0.03	R

Tab. XIV : Composition minérale (%) des végétaux vivants de quelques écosystèmes forestiers tropicaux.
F = feuilles; R = racines ; T = tiges; Tr = troncs.

- Mineral contents of living plants of some tropical forest ecosystems.
F = leaves; R = roots; T = stems; Tr = trunks.

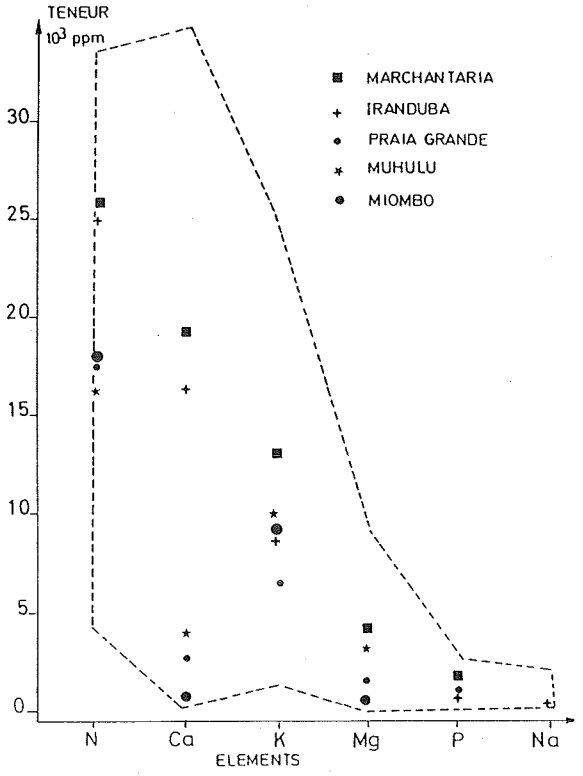


Fig. 11 : Domaine de fluctuation de la teneur en éléments minéraux majeurs des feuilles de certains végétaux des forêts tropicales (KLINGE *et al.*, 1983)

- Fluctuation area of the mean mineral contents of the leaves in some tropical forests (KLINGE *et al.*, 1983).

CHAPITRE III.2

PHYTOMASSE ET MINERALOMASSE DE LA FORET DENSE SECHE

A. PHYTOMASSE

1. PHYTOMASSE ÉPIGÉE

La phytomasse épigée du muhulu s'élève à environ 242 $t.ha^{-1}$. La part la plus importante, de l'ordre de 95 %, revient aux troncs (69%) et aux branches (26%), tandis que les feuilles ne contribuent que pour quelque 4 % (Tab. XV).

Au cours d'années exceptionnelles, notamment celles qui sont marquées par d'abondantes précipitations, la biomasse foliaire peut être légèrement supérieure à la valeur mentionnée au tableau XV. C'est par exemple le cas de l'année 1983 au cours de laquelle 1340 mm de pluies et 9 tonnes d'apports de feuilles au sol avaient été enregistrés. Elle peut également descendre audessous de 8 tonnes lorsque les précipitations sont faibles.

On n'a aucune référence en ce qui concerne l'accroissement annuel de la biomasse ligneuse. Une des rares études réalisées dans une forêt humide semidécidue du Ghana (JOHN,1973), donne des valeurs qui se situent entre 21 et 25 $t.ha^{-1}.an^{-1}$. L'UNESCO (1979), pour sa part, suggère que la valeur moyenne de 86 $t.ha^{-1}.an^{-1}$ obtenue à partir de neuf évaluations de production primaire brute couvrant un éventail de différents types forestiers tropicaux, peut servir de base à certaines hypothèses. En ce qui concerne le muhulu, compte tenu de sa stature, cette valeur de 86 $t.ha^{-1}.an^{-1}$ apparaît comme étant beaucoup trop élevée.

2. PHYTOMASSE HYPOGÉE

Dans le mètre supérieur du sol, le poids des racines vivantes est de l'ordre de 35 $t.ha^{-1}$. (Tab. XV). On peut déjà noter ici l'importance des fines racines dans les horizons superficiels. Leur rôle dans la stabilité ou au contraire dans le manque de stabilité de la forêt, sera évoqué plus tard (quatrième partie). Cette masse de 35 $t.ha^{-1}$ est nettement inférieure à celle que l'on pourrait obtenir par le procédé d'excavation proposé par JENIK (1971). Celui-ci a, en effet, enregistré, dans la forêt subéquatoriale de Kade au Ghana après avoir échantillonné séparemment les fines et les grosses racines, une biomasse hypogée de 200 $t.ha^{-1}$ alors que la biomasse épigée est de 233 $t.ha^{-1}$, est assez comparable à l'estimation obtenue dans le muhulu.

Il est vraisemblable que l'évaluation de la biomasse hypogée au moyen de monolithes, ne prend pas suffisamment en considération les racines pivotantes et sous-estime de ce fait le poids des parties souterraines. Ce type d'évaluation peu biaisé devra servir de base aux recherches à venir.

A l'échelle de la zone tropicale, la répartition géographique des stations pour lesquelles la phytomasse des forêts est connue, ne permet pas de suivre l'évolution de celle-ci de l'équateur vers les tropiques. Quelques renseignements intéressants peuvent néanmoins en être tirés (Tab. XVI).

PHYTOMASSE EPIGEE				
Feuilles	Troncs		Branches	
9.2	168.3		64.2	
PHYTOMASSE HYPOGEE[1]				
Profondeur (cm)	0 à -25	-25 à -75	-75 - -100	Totaux
Diamètres (cm)				
0.01 - 0.19	2.718	0.822	0.123	3.663
0.20-0.49	2.428	1.453	0.134	4.015
0.50 - 0.99	2.706	1.976	0.449	5.131
1.00 - 1.99	3.707	3.717	0.302	7.726
2.00 - 2.99	2.187	10.658	-	12.845
3.00 - 4.99	0.269	-	-	0.269
≥ 5.00	1.635	18.626	1.008	35.284
Totaux	15.650	18.626	1.008	35.284
%	44.3	52.8	2.9	

Tab.XV : Phytomasse épigée et hypogée ($t.ha^{-1}$) de la forêt dense sèche de Luiswishi

- Epigeous and hypogeous phytomass (t.ha-1) of the dry evergreen forest of Luiswishi.

a) La biomasse des écosystèmes forestiers tropicaux arrivés au stade de maturité est élevée. Selon EDWARDS et GRUBB (1977), elle est comprise entre 180 et 700 $t.ha^{-1}$. Les 242 tonnes obtenues en muhulu se situent donc dans cette gamme des valeurs.

b) Les biomasses épigées les plus élevées se rencontrent dans les forêts équatoriales primaires pour lesquelles, la moyenne, d'après RODIN et BAZILEVICH (1967), cités par EDWARDS et GRUBB (1977), dépasserait les 500 $t.ha^{-1}$. La variation de la biomasse hypogée va vraisemblablement dans le même sens.

B. MINERALOMASSE

La minéralomasse de dix éléments chimiques étudiés est de l'ordre de 3128 $kg.ha^{-1}$ de matière sèche (Tab. XVII). Elle représente environ 1.13 % de la phytomasse totale.

[1] Les données relatives à la phytomasse hypogée ont été partiellement empruntées à MALAISSE (résultats inédits).

		Phytomasses ($t.ha^{-1}$)	Ca	K	Mg	N	P	
Brésil		406	104	107	50	599	15	
(KLINGE *et al.*, 1975)		67	124	93	82	825	10	+
Côte d'Ivoire (BERNHARD, 1970)								
Banco		513	234	117	103	273	19	
Yapo		433	439	81	42	231	16	
Panama (GOLLEY *et al.*, 1975)		316	1 234	956	128	-	50	
		11	1 891	736	255	-	55	+
Rio Sabana		276	1 269	582	153	-	31	
Rio Lara		378	1 244	1 216	116	-	64	
Colombie (FÖLSTER, *et al.*, 1976)								
Forêt	BPb	326	248	119	69	307	12	
Sempervirente	BPa	185	234	150	72	401	15	
Tropicale	BS16	203	275	244	77	351	27	
	BS5	68	266	471	59	525	32	
	BS2	19	463	626	137	853	84	
Vénézuela (HASE & FÖLSTER, 1982)								
Forêt saisonnière sempervirente		398	848	458	79	498	73	
Ghana (Kade)		233	1 017	323	137	725	48	
GREENLAND & KOWAL (1960)		54	496	265	120	604	44	+
Porto-Rico (OVINGTON & OLSON, 1970								
in EDWARDS & GRUBB, 1982)		197	454	262	173	413	22	
Forêt dense humide		78	385	295	109	385	21	+
Vénézuela Cloud forest		370	243	400	68	300	19	
(STEINHARDT, 1979,								
in EDWARDS & GRUBB, 1982)								
New Guinea (EDWARDS & GRUBB, 1982)		310	410	215	60	220	12	
Forêt humide		40	833	465	153	343	16	+
Zaïre - BARTOLOMEW *et al.*, 1953								
Yangambi (18 ans)		152	474 *	385		388	68	
(8 ans)		144	388 *	526		332	22	
(5 ans)		102	338 *	426		475	28	
(2 ans)		18	772 *	1 011		967	121	
- Muhulu		242	242	226	72	486	34	
Présent travail		35	140	229	51	500	31	+

Tab. XVI : Phytomasse ($t.ha^{-1}$) et minéralomasse ($kg.100\ t^{-1}$) de quelques forêts tropicales.
* : Ca + Mg ; + : racines.

- Phytomass ($t.ha^{-1}$) and mineralomass ($kg.100\ t^{-1}$) of some tropical forests.
* : Ca + Mg ; + : roots

Quel que soit l'organe que l'on considère, l'azote est l'élément dominant. Il intervient pour 43 % dans la masse minérale totale. Le calcium et le potassium sont présents en proportions équivalentes, de quelque 20 %. La part prise par les autres

éléments est faible, elle se situe entre 0.1 (Zn) et 6 % (Mg). L'ordre d'importance des minéralomasses s'établit suivant la séquence ci-après : N > Ca = K > Mg > P > Fe > Na = Mn > Cu > Zn.

D'une manière absolue, les troncs, grâce à leur masse de 168 $t.ha^{-1}$ de matière sèche, concentrent 57 % de la masse des éléments biogènes. Pour la même raison, les branches, avec 19 %, précèdent les racines et les feuilles qui ne participent respectivement que pour quelque 13 et 10 %.

	Feuilles	Branches	Troncs	Racines	Totaux	%
Ca	33.8	84.1	476.5	49.3	634.6	20.3
Cu	0.9	8.2	18.0	3.6	30.7	1.0
Fe	0.5	0.9	4.4	74.1	79.8	2.6
K	92.6	77.1	377.3	80.0	627.0	20.1
Mg	28.8	45.9	100.8	18.3	193.8	6.2
Mn	8.9	11.4	29.1	6.5	55.8	1.8
N	149.9	292.3	733.7	174.8	1 350.7	43.2
Na	0.5	45.2	10.8	1.7	58.1	1.9
P	7.7	25.3	49.5	11.3	93.8	3.0
Zn	0.2	1.0	1.5	0.3	3.0	0.1
Totaux	323.8	591.4	1 792.6	419.9	3 127.7	100.2
%	10.4	18.9	57.3	13.4	100.2	

Tab. XVII : Minéralomasse ($kg.ha^{-1}$) de la forêt dense sèche de Luiswishi et part (%) de chaque élément et de chaque organe par rapport au total

- Mineralomass ($kg.ha^{-1}$) of the dry evergreen forest of Luiswishi and the part of each element and each organ in terms of the total.

Au niveau des écosystèmes forestiers tropicaux, l'examen du tableau XVI, relatif aux biomasses et minéralomasses de quelques forêts tropicales, permet de tirer de nouveau un certain nombre d'enseignements qui, d'une part, lient la biomasse à la minéralomasse et d'autre part, comparant les forêts tropicales entre elles. A cet égard, on remarque avec HASE et FÖLSTER (1982) que la biomasse et la minéralomasse ne sont pas corrélées. Ce sont les facteurs tels que la composition de la flore et la nature du sol qui sont déterminants dans la fixation de la minéralomasse, tandis que les formes biologiques définissent la biomasse.

Une deuxième observation concerne la grande variabilité des quantités de calcium, de potassium, de magnésium et de phosphore d'un écosystème forestier à l'autre. Le rapport des minéralomasses minimales aux minéralomasses maximales (en excluant les forêts en pleine évolution, notamment celles âgées de deux ans et moins) sont respectivement de 1 à 12, de 1 à 15, de 1 à 6 et de 1 à 7. Cette dispersion concourt à montrer que la disponibilité de ces éléments dans la végétation relève des sites et de la flore. Il est, en effet connu, en ce qui concerne par exemple les concentrations du calcium dans les végétaux, qu'elles dépendent de la richesse du sol en cet élément et que les teneurs en potassium et en magnésium sont corrélées grosso modo celles du calcium (DUVIGNEAUD & DENAEYER-DE SMET, 1964).

Le phosphore (1 à 7), élément assimilable presque exclusivement sous la forme d'ion orthophosphate (PO_4^{3-}), est rare sous cette forme. C'est pourquoi il est souvent un facteur limitant pour les forêts (RAMADE, 1987). Il provient essentiellement des roches en place altérées. Sa variabilité est aussi donc à lier au type de substrat pédologique.

L'azote (1 à 4) enfin, élément important dans l'atmosphère, est aussi en quantité importante dans les végétaux. Il est probable que sa variabilité relativement faible soit la conséquence de son indépendance vis-à-vis du substrat et que sa prédominence dans beaucoup de forêts soit liée à la proportion des légumineuses.

La troisième observation est que la minéralomasse est plus importante dans les forêts de basses terres que dans celles de moyennes et hautes altitudes. De plus, elle est plus élevée dans les forêts jeunes que dans les forêts âgées. La minéralomasse obtenue dans le muhulu s'insère dans l'éventail de valeurs des forêts de basses terres.

Enfin, la quatrième observation est que pour une quantité équivalente de matière sèche, la minéralomasse hypogée est aussi importante que la minéralomasse épigée (Tab. XVI).

CHAPITRE III.3.

APPORTS ORGANIQUES A LA LITIERE

Les apports organiques à la litière constituent un des domaines les plus couramment étudiés en écologie végétale pour quatre raisons majeures :

a) ils représentent la principale source d'énergie pour les organismes du sol, et plus spécialement, pour les organismes humivores et lignivores;

b) ils constituent le réservoir minéral de la forêt (SINGH & GUPA 1967, MALDAGUE, 1970, COOPER, 1982);

c) ils forment un chaînon important du cycle biogéochimique des éléments biogènes,

d) enfin, pour une forêt en équilibre, la valeur annuelle des apports organiques à la litière varie peu et la moyenne est donc facile à établir.

C'est également pour ces raisons qu'ils sont étudiés ici.

Il est à noter toutefois que, malgré l'importance que revêtent les apports organiques à la litière dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers, l'utilisation de certains termes, comme les apports de bois à la litière (ou litière ligneuse), pourtant d'usage courant, couvre souvent des réalités diverses (II.6). En effet, pour certains auteurs, les apports ligneux à la litière se limite au bois de diamètre inférieur ou égal à 2 cm; pour d'autres, cette limite est portée à 10 cm, enfin, pour d'autres encore, il comprend tout le bois qui tombe au sol. Et pourtant ces mêmes auteurs considèrent bien tout bois au sol comme faisant partie de la litière. Il se pose donc un problème réel quant à la validité des comparaisons fondées sur les mesures effectuées dans diverses forêts. On y reviendra dans la suite.

En considérant le rythme des apports organiques à la litière, deux phases ont pu être distinguées pour chacun des constituants. Elles correspondent aux deux grandes saisons de l'année. L'une d'elle est une phase de faibles apports à la litière qui coïncide avec la saison des pluies, en ce qui concerne la chute de feuilles et de fruits et avec la saison sèche quand il s'agit de la chute de bois. L'autre est une phase d'apports massifs à la litière. Elle est observée tout naturellement en saison sèche pour les feuilles et les fruits et en saison des pluies pour le bois. Ainsi qu'on l'observe généralement dans la zone tropicale, aux variations saisonnières des apports organiques à la litière, se superposent des variations interannuelles. Celles-ci découlent principalement de la fluctuation des précipitations reçues au sol et de leur étalement dans le temps.

A. LE CYCLE DE LA DEFOLIATION

L'étude quantitative de la chute périodique de feuilles commencée par MALAISSE (1968-1974) à été poursuivie par nous au cours de cinq années successives (1979 - 1983, fig.12). Les valeurs moyennes obtenues ont été de 4 900 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ dans la première période d'étude (MALAISSE *et al.*, 1970, 1975) et de 6 623 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ dans

le cadre du présent travail. Ce sont ces dernières valeurs qui seront prises en considération ci-dessous.

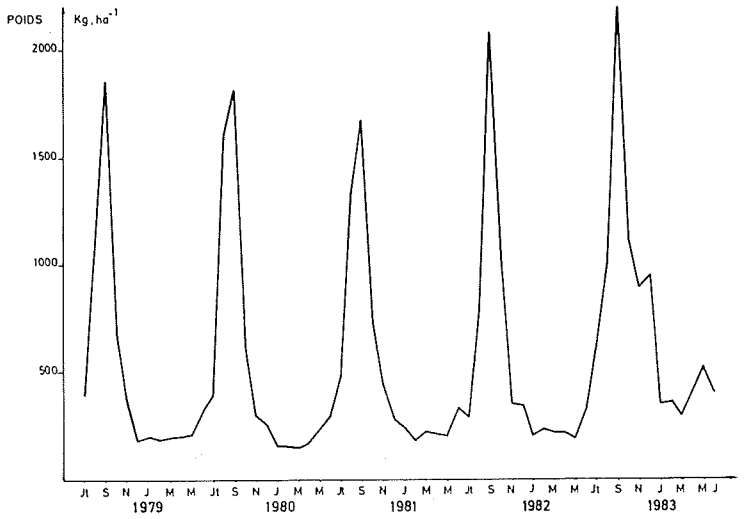


Fig. 12 : Apports mensuels de feuilles à la litière.

- Monthly supplies of leaves to the litter.

La valeur, relativement faible, obtenue par les premiers auteurs, ne peut être imputée aux conditions météorologiques. De 1968 à 1974, les précipitations annuelles, comme leur répartition temporelle, n'ont montré aucune anomalie susceptible d'expliquer cette faible quantité. Elle ne peut non plus résulter d'une évolution de la forêt qui, selon les dires de ceux qui y ont travaillé depuis longtemps, n'a connu aucune modification observable. Cette différence pourrait découler vraisemblablement de la méthodologie utilisée, en particulier de la fréquence des récoltes de feuilles et du nombre de placeaux. En effet, alors que nous avons utilisé 20 placeaux que nous débarrassions hebdomadairement de leur contenu, les auteurs précédents n'ont disposé que de 10 placeaux récoltés une fois par mois. La décomposition de la litière foliaire, bien que lente, comme on le verra plus loin, peut se révéler importante en ce qui concerne les petites feuilles.

Pendant la saison des pluies, la défoliation ne représente que 27 % de la production totale de litière foliaire. C'est en effet, l'époque de la feuillaison, qui atteint

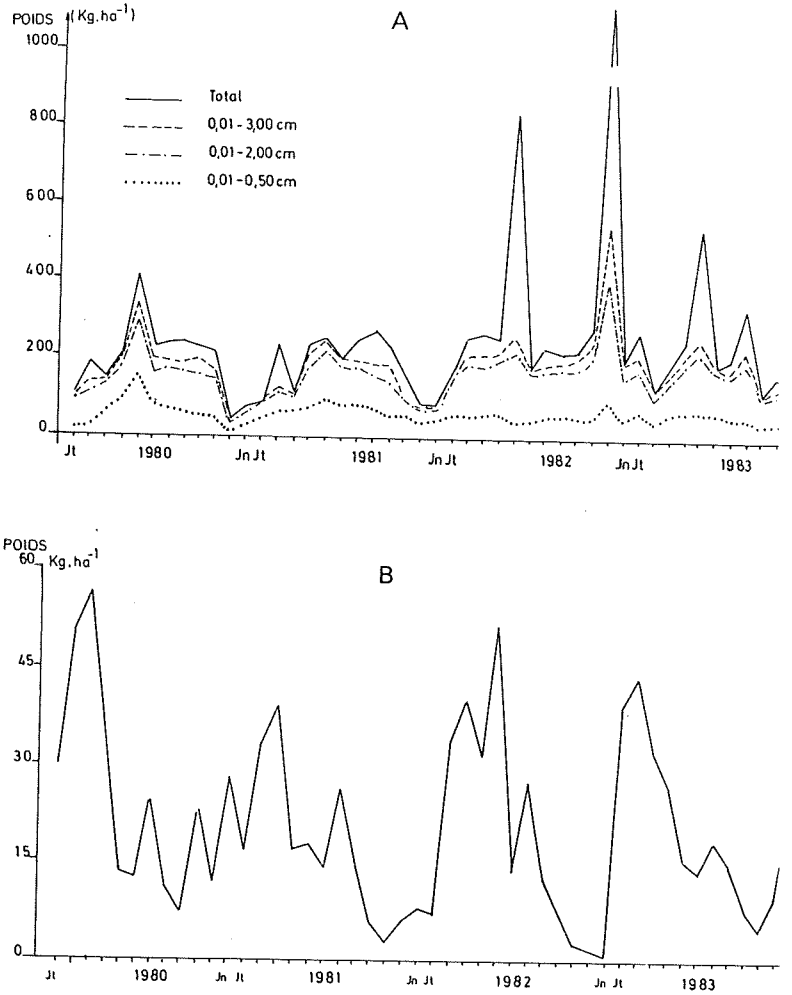


Fig. 13 : Apports mensuels de bois (A) et de fruits (B) à la litière.

- Monthly supplies of wood (A) and fruit (B) to the litter.

influencés par des aléas climatiques. Pour les années 1982 et 1983 ces minimums se sont, en effet, situés respectivement en juillet et en mars. Cette occurrence anormale résulte, pour 1982, de l'orage du mois de mai qui a perturbé le cycle et qui fait apparaître un pic secondaire au cours de ce mois. Pour 1983, elle correspond par contre à un déficit pluviométrique. En effet, alors que le mois de mars se situe habituellement, en pleine saison des pluies, il n'est tombé, en mars 1983, que 45.2 mm.

son paroxysme en décembre, et que la défoliation est minimale. La défoliation la plus faible s'est produite sur cinq ans, deux fois en mars et une fois pendant les mois de en décembre, janvier et février.

En saison sèche, la chute des feuilles a constitué 73 % des apports foliaires à la litière. Le maximum a été observé en septembre, au moment où la teneur en eau du sol est minimale, et l'amplitude thermique moyenne journalière maximale.

Beaucoup d'auteurs qui ont travaillé dans les forêts tropicales, entre autres DEVINEAU (1976), KLINGE (1977b), DANTAS et PHILLIPSON (1989), ont reconnu l'impact de la saison sèche sur la défoliation. On constate effectivement que l'augmentation de la température, qui apparaît ici pendant la seconde partie de la saison sèche, s'accompagne non seulement d'un accroissement de la chute des feuilles mais aussi d'un déficit hydrique important. C'est pourquoi, d'ailleurs MENAUT (1974) et WHITMORE (1975) soutiennent que la chute maximale des feuilles est en relation étroite avec le stress hydrique.

Dans des conditions particulières d'hydromorphie, les effets saisonniers de la défoliation sont marqués en saison des pluies. C'est le cas de certains sites amazoniens inondés (KLINGE & RODRIGUES, 1968), de la forêt à *Acacia albida* au Sénégal (JUNG, 1969) et au Zimbabwe (DUNHAM, 1989), de la forêt dense humide de Trinidad (CORNFORTH, 1970), de la forêt humide subtropicale brésilienne de basse altitude (JACKSON, 1978).

Pour certaines autres forêts telles que celles étudiées par GOLLEY *et al.* (1975) au Panama, c'est plutôt à la longueur de la saison des pluies qu'il convient d'attribuer la grande quantité d'apports foliaires au sol en cette période.

En forêt dense sèche, nous estimons que le degré d'hydratation du sol (v. IV. 1. A), et la température, interviennent dans la phénologie de la défoliation. L'importance de ces deux facteurs sera envisagée ultérieurement.

B. LE CYCLE DE LA CHUTE DE BOIS

De 1980 à 1983, la chute moyenne annuelle de bois mort s'est élevée à 3057 $kg.ha^{-1}$ (fig.13) dont 44 %, ont été récoltés pendant la saison sèche. Les quantités minimales (3 % du total) se produisent en mai, c'est-à-dire, tout juste après l'interruption de la saison des pluies. Le rythme et les quantités mensuels ont quelquefois été fortement

La saison des pluies coïncide donc avec la période de chute massive. Le maximum est enregistré en novembre, tout au début de la saison des pluies. Il marque la première hydratation du bois mort et la première grande vague des orages. Les apports de ce mois représentent environ 16 % de la chute annuelle de bois.

Si des apports totaux on décompte ceux qui ont été récoltés en 1982,le poids du bois de la saison sèche passera de 44 à 38 %, tandis que celui du bois de la saison des pluies de 56 à 62 %. Le contraste entre les deux saisons s'amplifie.

Les travaux qui ont été effectués dans diverses forêts tropicales (KLINGE, 1977b; KUNKEL-WESTPHAL & KUNKEL, 1979; PANDEY & SINGH, 1981; SWIFT *et al.*, 1981; MOSANGO & LEJOLY 1987), expriment des tendances analogues à celles que nous tirons des observations réalisées en muhulu. Les auteurs ci-dessus ont en général remarqué, à l'exception de PANDEY et SINGH , que le rythme de chute de bois est saisonnier et, de surcroît, soumis à une certaine irrégularité d'origine aléatoire.

APPORTS DE BOIS AU SOL PAR CATÉGORIE DE GROSSEUR

Alors que le bois de diamètre compris entre 0.20 et 2.00 cm est régulièrement présent dans les récoltes, la fréquence annuelle de ramassage de celui de diamètre supérieur à 2.00 cm est tout à fait aléatoire. Elle varie entre 5 et 80 %.

Diamètres (cm)	Poids moyen ($kg.ha^{-1}.an^{-1}$)	%	Longueurs cumulées ($m.ha^{-1}.an^{-1}$)	%
0.01 - 0.19	5.5	0.2	6 340	3.5
0.20 - 0.49	730.3	23.9	136 140	75.3
0.50 - 0.99	582.7	19.1	26 960	14.9
1.00 - 1.99	566.0	18.5	8 184	4.5
2.00 - 2.99	268.7	8.8	1 473	0.8
3.00 - 4.99	248.8	8.1	1 095	0.6
≥ 5.00	654.7	21.4	589	0.3

Tab. XVIII : Chute moyenne annuelle de bois (poids moyen en $kg.ha^{-1}$ et longueurs cumulées en $m.ha^{-1}$) et importance relative par catégorie de grosseur

- Mean annual fall of wood (mean weight in kg.ha-1 and cumulated length in m.ha-1) and relative importance of each size category.

Vu sous l'angle des valeurs pondérales (Tab. XVIII), le bois de diamètre égal ou supérieur à 5.00 cm donne l'impression d'être d'une grande importance alors qu'un seul

morceau de quelques centimètres de longueur suffit pour donner un poids élevé. Pour relativiser l'importance du bois de gros diamètre, nous avons exprimé les mêmes apports sous forme des longueurs cumulées (Tab. XVIII). Les proportions sont plus ou moins gardées pour les diamètres compris entre 0.20 et 0.49 cm, et représentent 75 %. Le bois de diamètre compris entre 0.50 et 0.99 cm intervient pour 15 %, la part prise par celui d'un de diamètre égal ou supérieur à 5.00 cm n'est plus que de 0.65 % au maximum pour les valeurs observées en 1982.

On peut donc constater que par rapport au poids, la longueur cumulée, bien que constituant une expression peu usuelle, présente l'avantage de donner une idée plus proche de l'importance de chaque catégorie de bois dans les récoltes.

C. LE CYCLE DE LA CHUTE DES FRUITS ET DES FLEURS

Le cycle de la dissémination de fruits et de graines est marqué par une irrégularité aussi bien d'ordre quantitatif que qualitatif. La masse moyenne annuelle obtenue de 1980 à 1983 est de 245 $kg.ha^{-1}$ (Tab. XIX). Le cycle est dominé par trois essences, à savoir *Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii, Albizia adianthifolia* et *Combretum gossweileri.* Elles interviennent, dans la production annuelle des diaspores, pour une part variant entre 40 et 70 %. Environ 62 % de celles-ci sont recueillies en saison sèche; le maximum étant observé, soit en septembre, soit en novembre. Il représente en moyenne environ 19 % de la quantité annuelle.

La saison des pluies, période de fructification de la plupart des espèces, fournit en moyenne 38 % des diaspores annuelles. Celles-ci comprennent à la fois les fruits immatures et les fruits mûrs dont la dissémination a habituellement lieu en cette période. Le mois de janvier se caractérise constamment par des apports importants qui proviennent à la fois de la chute conjuguée des fruits et des graines de *Diospyros hoyleana, Entandrophragma delevoyi, Albizia adianthifolia, Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii, Landolphia eminiana* et *Ochna afzelli.* Cette chute est souvent provoquée par les frugivores, en particulier les oiseaux, très actifs en cette période de l'année.

Les apports les plus faibles (environ 1.50 % des apports annuels) proviennent essentiellement d'*Albizia adianthifolia*, de *Combretum gossweileri* et de *Grewia schmitzii.* Comme dans le cas des apports foliaires, le mois où s'observe le minimum n'est pas fixe. Il se situe tantôt en mars tantôt en avril ou même en juin (1982).

En ce qui concerne les fleurs, les apports moyens annuels sont de l'ordre de 1 $kg.ha^{-1}$. La périodicité de la fructification suggère une floraison étalée tout au long de

1980	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Totaux	%
Albizia				0.064		15.010	23.524	48.518	52.360	32.334	12.738	4.444	188.988	61.97
Brachystegia sp.								0.640	2.010	1.726	0.348	0.814	5.538	1.82
Combretum					0.972	5.696	4.604	0.010					11.282	3.70
Entandrophragma												0.144	0.144	0.05
Landolphia										1.556			1.556	0.51
Parinari				21.976	10.364	6.540	1.140	0.798	0.962	0.888		0.888	42.756	14.02
Rothmania								0.284	0.636			6.058	6.978	2.29
Non déterminé	23.817	14.067	7.221	0.568	0.230	0.478	0.600					0.760	47.741	15.65
Totaux	23.817	14.067	7.221	22.608	11.566	27.724	29.868	50.250	55.968	36.504	13.086	12.304	304.983	
%	7.81	4.61	2.37	7.41	3.79	9.09	9.79	16.48	18.35	11.97	4.29	4.03		

1981	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Totaux	%
Albizia adiantifolia	3.374	2.764	1.114	1.258	0.922	1.422	0.338	1.794	0.996	0.692	0.664		15.338	7.69
Brachystegia	1.552	1.020	0.326	0.288	3.650	5.934	12.844	28.932	34.584	7.316	4.484		100.930	50.63
Combretum										0.180	0.124		0.304	0.15
Diospyros	12.698	4.862											17.560	8.81
Entandrophragma	4.924	3.588	2.710	0.400								3.638	15.260	7.65
Grewia					0.868	0.628	0.018						1.514	0.76
Landolphia	1.510	2.718	1.576	0.066				0.090	2.044	6.562	5.622	7.012	27.200	13.64
Marquesia										1.158	3.566		4.724	2.37
Ochna												1.788	1.788	0.90
Parinari			0.066	0.026									0.092	0.05
Ritchiea											0.340		0.340	0.17
Rothmania	1.686												1.686	0.85
Syzygium										0.148	2.192	1.448	3.788	1.90
Tabernaemontana								0.310	0.990				1.300	0.65
Non déterminés	0.352		0.054	0.546	0.554		2.838	1.980		0.482	0.528	0.190	7.524	3.77
Totaux	26.096	14.952	5.846	2.854	5.994	7.984	16.038	33.106	38.614	16.538	17.520	14.076	199.348	
%	13.09	7.50	2.93	1.30	3.01	4.01	8.05	16.61	19.37	8.30	8.79	7.06		

Tab. XIX : (cette page et la page suivante) Chute des fruits, mois par mois (en kg)

- (the next page inclued) Fall of fruit (kg) for each month of the year

Dénominatin complète des essences citées dans les tableaux

Aidia micrantha var. *msonju* (RUBIACEAE)
Albizia adianthifolia (MIMOSACEAE)
Apodytes dimidiata subsp. *dimidiata* (ICACINACEAE)
Artabotrys monteiroae (ANNONACEAE)
Baphia bequaertii (FABACEAE)
Brachystegia spiciformis var. *schmitzii* (CAESALPINIACEAE)
Canthium gueinzii (RUBIACEAE)
Combretum gossweileri (COMBRETACEAE)
Dichapetalum bangii (DICHAPETALACEAE)
Diospyros hoyleana subsp. *hoyleana* (EBENACEAE)
Discorea sp. (DIOSCOREACEAE)
Entendrophragma delevoyi (MELIACEAE)
Ficus sp. (MORACEAE)
Grewia schmitzii (TILIACEAE)
Landolphia eminiana (APOCYNACEAE)
Marquesia macroura (DIPTEROCARPACEAE)
Monanthotaxis schweinfurthii var. *schweinfurthii* (ANNONACEAE)
Ochna afzelii (OCHNACEAE)
Opilia celtidifolia (OPILIACEAE)
Parinari excelsa (CHRYSOBALANCEAE)
Ritchiera quarrei (CAPPARACEAE)
Rothmania whitfieldii (RUBIACEAE)
Syzygium guineense subsp. *afromontanum* (MYRTACEAE)
Tabernaemontana angolensis (APOCYNACEA
Uvaria angolensis var. *angolensis* (ANNONACEAE)

1982	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Totaux	%
Aidia						0.066	0.770	0.030				0.458	1.324	0.58
Albizia				0.392	1.428	0.054	0.474	16.246	31.656	9.654	2.994	6.244	69.142	30.27
Apodytes											2.622	0.594	3.216	1.41
Artabotrys						0.386	0.704	3.390	1.642	0.102	0.050		6.274	2.75
Baphia									0.028	0.040			0.068	0.03
Brachystegia	0.042	0.056						0.382	1.824	1.010	0.788	0.130	4.232	1.85
Canthium										0.080			0.080	0.04
Combretum			0.442	0.852	0.236	0.112	4.790	10.542	1.742	5.194	2.672		26.582	11.64
Dichapetalum									0.564	0.174	0.286		1.024	0.45
Diospyros		2.470	3.756									0.188	6.414	2.81
Discorea											0.028		0.028	0.01
Entandrophragma	9.888	3.786	0.820	0.644				0.744		0.090		0.040	16.012	7.01
Ficus									0.152				0.152	0.07
Grewia					0.148	0.020	0.518	2.006	0.040	0.070			2.802	1.23
Landolphia	13.508	6.252	2.656	0.822					0.210	0.314	0.982	2.540	27.284	11.94
Marquesia										11.586	38.842		50.428	22.07
Monanthotaxis										0.086			0.086	0.04
Ochna	3.810												3.810	1.67
Opilia											0.820	3.336	4.156	1.82
Parinari								0.372					0.372	0.16
Tabernaemontana			0.110						1.682	2.376	0.482	0.274	4.924	2.16
Uvaria									0.040				0.040	0.02
Totaux	27.248	12.564	7.784	2.710	1.812	0.638	7.256	33.712	39.580	30.776	50.566	13.804	228.450	
%	11.93	5.50	3.41	1.19	0.79	0.28	3.18	14.76	17.33	13.47	22.13	6.04		

1983	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Totaux	%
Albizia	11.900	7.990	2.554	1.550	0.938		0.030	0.044					24.996	10.060
Aidia	0.212	0.126	0.034			0.032							0.404	0.16
Apodytes	0.082												0.082	0.03
Brachystegia	0.332	0.836	2.494	1.302	2.486	16.784	34.114	31.744					90.092	36.25
Canthium							0.080	0.070					0.150	0.06
Combretum			0.272	0.182	0.002								0.456	0.18
Dichapetalum								0.578					0.578	0.23
Diospyros	2.196	4.200	0.016										6.412	2.58
Entandrophragma	0.212	0.832	2.186	1.182	0.614		2.578	0.896					8.500	3.42
Ficus			0.034	0.226	2.438	0.986							3.684	1.48
Landolphia	1.424	0.520	0.032	0.062	0.072	0.132	0.800	1.536					4.578	1.84
Opilia	1.750	0.076											1.826	0.73
Parinari		0.106		0.246	3.054	6.794	0.982						11.182	4.50
Tabernaemontana			0.422				0.196	8.530					9.148	3.68
Non déterminés									31.400	26.322	15.304	13.396	86.422	34.78
Totaux	18.108	14.686	8.034	4.750	9.604	24.728	38.780	43.398	31.400	26.322	15.304	13.396	248.510	
%	7.29	5.91	3.23	1.91	3.86	9.95	15.61	17.46	12.64	10.59	6.16	5.39		

Tab. XIX : (suite) - (continued)

l'année. Cependant, des quantités appréciables ne sont apparues que pendant les mois de juillet, d'octobre et de novembre.

CHAPITRE III.4.

VARIATION SAISONNIERE DE LA COMPOSITION MINERALE DES APPORTS ORGANIQUES A LA LITIERE

Rappelons, avant d'entrer dans le détail, que les teneurs en éléments minéraux des différents constituants des apports organiques à la litière ont été établies à partir d'échantillons moyens mensuels. Cette démarche a permis la mise en évidence des variations saisonnières et périodiques des concentrations et confirmé les variations observées dans les végétaux vivants. Elle a ensuite permis de procéder à une évaluation plus précise de la masse minérale contenue dans les apports organiques à la litière susceptible d'être reprise par la végétation.

Quel que soit le type d'apport organique à la litière que l'on considère, deux phases ont été distinguées dans la variation de la composition minérale. La phase de hautes teneurs se situe, en ce qui concerne les apports foliaires au sol, en saison des pluies; elle se place en saison sèche quand il s'agit des apports ligneux. La seconde phase, qui coïncide évidemment avec la période d'apports massifs à la litière, est celle de faibles teneurs. La composition minérale des apports de fruits au sol fait toutefois partiellemnt exception, surtout en ce qui concerne particulièrement l'azote. La période de fortes teneurs coïncide avec la saison sèche froide; tandis que pour le potassium, elle se situe au plus fort de la saison des pluies.

Quatre éléments (N, Ca, K, Mg) relatifs aux apports de feuilles au sol, deux (N, Ca) à ceux de bois et également deux (N, K) à ceux de fruits, se détachent de l'ensemble des éléments étudiés par l'importance de leurs teneurs et par celle de leur variation mensuelle (fig.14). Les teneurs passent par deux maxima et par deux minima. L'amplitude entre ces extrêmes s'atténue jusqu'à disparaître complètement en allant des éléments majeurs vers les éléments mineurs. Les concentrations des six ou huit autres éléments restants, ne s'éloignent que de très peu de leur valeur moyenne respective.

(Pour besoin de clarté du dessin, ne sont repris sur le graphique que les éléments qui présentent une variation évidente).

A. APPORTS DES FEUILLES, DES BOIS ET DES FRUITS AU SOL

1. FEUILLES

Un premier maximum se situe en décembre et il est quasiment général pour tous les éléments. Il correspond à l'hydratation complète des différents horizons du sol. Un second maximum se situe en mars pour l'azote et le calcium, en avril pour le magnésium et en mai pour le potassium. Il marque le passage de la saison des pluies à la saison sèche.

Pendant le mois de janvier, période de "la petite saison sèche", les teneurs en N ont baissé de 8 % par rapport au maximum de décembre. Cette diminution est très faible et n'existe pratiquement pas pour les autres éléments.

En saison sèche, les apports fléchissent de manière continue à partir du mois d'avril pour l'azote, de mai pour les autres éléments, jusqu'à l'époque du minimum de septembre ou d'octobre (N). A l'exception de la baisse des teneurs en N du mois de mai, ce minimum est le seul à être apparent. Il se situe en période chaude, la plus chaude de l'année, au cours de laquelle l'hydratation du sol est minimale.

2. BOIS

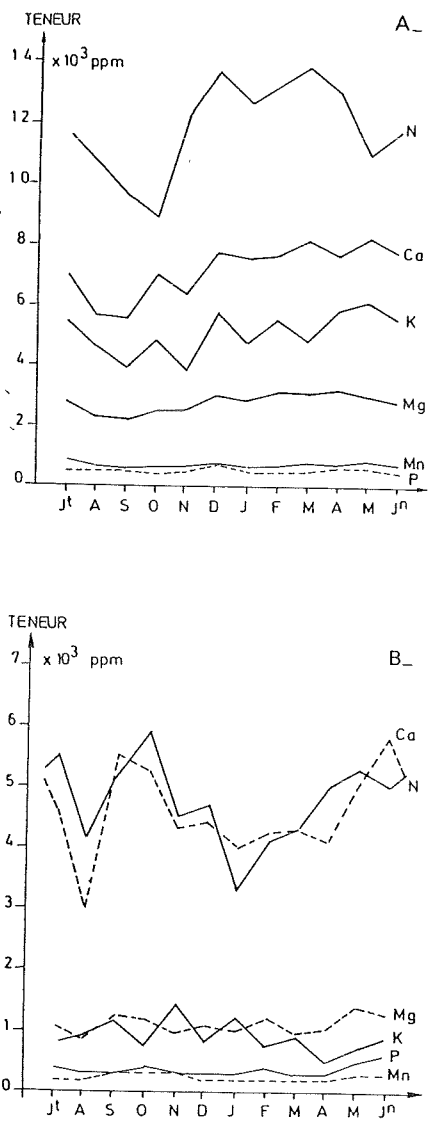
Les apports en N et en Ca varient de manière presque synchrone et sont à peu près équivalents. Ils atteignent respectivement leur maximum en juillet (5 600 ppm) et en octobre (5 800 ppm) pour l'azote, en juin (5 900 ppm) et en septembre (5 600 ppm) pour le calcium. Au mois d'août, les teneurs avaient baissé de 26 et 32 % par rapport aux maxima absolus respectifs et marquent le premier minimum.

En saison des pluies, les teneurs étaient parvenues, au mois de janvier, au second minimum, en ayant subi, par rapport au mois d'octobre pour l'azote, de septembre pour le calcium, une baisse respective de 43 et de 26 %.

3. FRUITS

Bien que l'azote et le potassium se détachent des autres éléments étudiés par l'importance de leurs teneurs, la variation saisonnière des concentrations du premier se dissocie nettement de celle du second. A part la période du minimum d'avril qui, à peu

de chose près, est commune à tous les éléments, les teneurs en N varient selon un schéma qui leur est propre. Elles atteignent le premier maximum en juillet. Seul ce maximum est bien apparent. Le second, plus effacé, se situe en janvier.



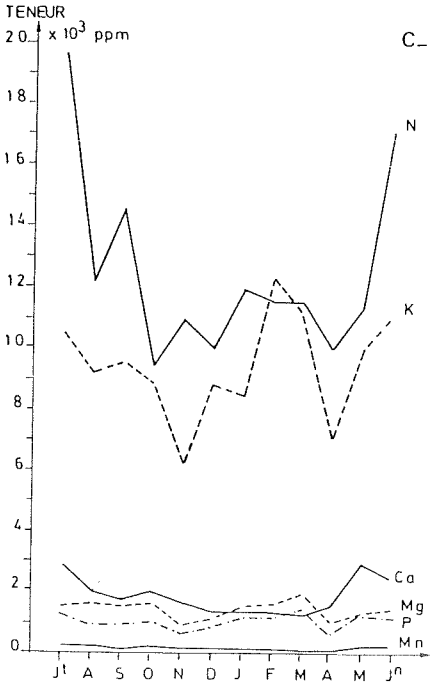


Fig. 14 : Composition minérale moyenne des apports à la litière selon les mois de l'année : A = feuilles (1979 - 1983); B = bois (1980 - 1983); C = fruits (1980 - 1983).

- Mean mineral contents of the supplies to the litter during the year of : A = leaves (1979 - 1983); B = wood (1980 - 1983); C = fruits (1980 - 1983).

Les minima se placent en octobre et en avril. Par rapport à juillet, les valeurs observées au mois d'octobre ont représenté une baisse de 40 %. Le mois d'août est de nouveau bien individualisé comme dans le cas des apports de bois au sol.

En saison des pluies, les diminutions des teneurs au mois de décembre et de février, comme les augmentations de janvier ont correspondu à des périodes particulières du climat régional.

Pour le potassium, le fait le plus marquant est l'occurrence en février d'un maximum mieux marqué; un second se plaçant en juin, quatre mois plus tard. Les minima se situent en novembre et en avril. A ce schéma de variation des teneurs en potassium s'apparente celui des teneurs en magnésium et en phospore.

Le calcium, tout en restant dans la gamme de faibles valeurs, varie suivant un schéma également particulier. Ses teneurs sont minimales en septembre et en mars. Dans cet intervalle elles diminuent de manière continue. Elles sont maximales en mai et en juillet.

Périodes	teneurs	Périodes	teneurs
Janvier	64 300	Juillet	7 7961
Février	70 710	Août	61 016
Mars	70 260	Septembre	65 190
Avril	63 510	Octobre	62 222
Mai	61 663	Novembre	59 287
Juin	77 291	Décembre	66 570

Teneur moyenne mensuelle des apports totaux : 66 665 ppm, coefficient de variation : 9 %

Tab. XX : Composition minérale (ppm) des apports organiques à la litièreselon les mois de l'année

- Mineral contents (ppm) of the organic contributions to the litters, for each month of the year.

En conclusion, la variation de la composition minérale des apports organiques à la litière est une réalité indubitable. Elle répond à des sollicitations du climat régional dans le sens de la conservation de l'équilibre. Celuici se traduit, comme on l'a aussi remarqué dans le cas des végétaux vivants, par la constance des teneurs mensuelles globales (Tab. XX).

B. CONSIDERATIONS D'ENSEMBLE

L'impact des contraintes climatiques sur les végétaux est souligné par la simultanéité de l'apparition de leurs effets sur la modification des teneurs en éléments minéraux. Cette simultanéité permettra d'en expliquer le mécanisme (v. quatrième partie) et partant, de comprendre la migration saisonnière des éléments ainsi que les fluctuations interannuelles de la composition minérale des apports organiques à la litière constatées par BERNHARD (1970) dans une forêt ombrophile de la Côte d'Ivoire.

	Fleurs	Fruits	Feuilles	Bois	Moyenne
N	19 576	12 513	11 802	4 834	
%	49	47	42	39	44
K	9 477	9 401	5 048	894	
%	24	35	18	7	21
Ca	4 871	1 844	7 157	4 625	
%	12	7	25	37	20
Mg	2 348	1 407	2 777	1 112	
%	6	5	10	9	7.5
P	1 996	1 010	527	379	
%	5	4	2	3	3.5
Mn	498	144	763	246	
%	1	0.5	3	2	1.6
Fe	658	80	176	222	
%	2	0.3	0.6	2	1.2
Cu	109	102	99	28	
%	0.3	0.4	0.3	0.3	0.3
Na	42	45	50	35	
Zn	31	19	27	46	
Totaux	39 606	26 565	28 426	12 421	

Tab. XXI : Teneurs en éléments minéraux (ppm) des apports des différents types d'organe à la litière et importance relative (%) par rapport à la somme des dix éléments étudiés.

- Mineral contents (ppm) of the supplies to the litter of different organ types. Relative value (%) in terms of the sum of the ten elements studied.

La variation plus ou moins anarchique du potassium semble être un phénomène courant mais reste non expliqué. AUSSENAC *et al* (1972) en forêt de climat tempéré en ont jugé de même. L'examen des tableaux XIII et XX des teneurs moyennes

mensuelles globales des végétaux vivants et des apports organiques à la litière, permettent de supputer que cette variation répondrait à une nécessité de régulation de la composition minérale de divers organes de la plante, de telle sorte que les teneurs mensuelles globales demeurent relativement constantes.

En ce qui concerne la richesse en éléments minéraux de différents constituants des apports organiques à la litière (Tab. XXI), les fleurs restent l'organe le plus important, suivi par les fruits et les feuilles. L'azote demeure l'élément dominant. Sa teneur moyenne représente quelque 44 % de la teneur globale des dix éléments étudiés. Le potassium et le calcium interviennent pour une part équivalente, à savoir 21 et 20 %. Tous les autres éléments sont faiblement représentés. Le classement par ordre d'importance s'établit de la manière suivante : N > K > Ca > Mg > P > Mn > Fe > Cu > Na > Zn. Cette organisation est largement influencée par l'ordre des valeurs de concentrations de mêmes éléments dans les apports de fleurs au sol.

Ca	+ 95	Cu	3
K	- 50	Fe	+ 245
Mg	- 11	Mn	- 21
N	- 28	Na	0
P	- 37	Zn	+ 50

Tab. XXII : Comparaison entre la composition minérale des apports de feuilles au sol et celle des feuilles vivantes (en %, + augmentation, - baisse)

- Comparison between the mineral contents of the leaf supplies to the litter and those of the living leaves (in %; +, increse; - , decrease).

En considérant les dix éléments ci-dessus, la composition minérale des feuilles mortes accuse, par rapport à la composition minérale des feuilles vivantes (Tab. XIII), une diminution due à la migration et au pluvio-lessivage d'environ 19 %. En ce qui concerne l'azote, la baisse de 30 % est exclusivement due à la migration avant l'abcission (v. III. 7. B), elle est supérieure à la valeur de 20 % obtenue pour le pommier par COMBES (1926) valeur qui est souvent reprise comme valeur moyenne dans les forêts tropicales (BRAY & GORHAM, 1964).

La baisse est la plus élevée pour le potassium et la plus faible pour le sodium. D'autres éléments notamment le calcium et le fer, voient augmenter leurs teneurs. Pour le potassium, il est connu que cet élément augmente de teneur en fonction de l'âge des feuilles (DUVIGNEAUD & DENAEYER-DE SMET, 1964). On se souvient que les feuilles

analysées n'étaient pas sénescentes. Pour les autres éléments, il pourrait s'agir d'une hausse nécessitée par un besoin d'équilibre.

C. COMPOSITION MINERALE COMPAREE DES VEGETAUX DES FORETS DENSES TROPICALES DE BASSES TERRES ET DES VEGETAUX DES FORETS EXTRATROPICALES

Hormis les variations du potassium qui ont été signalées par FOLSTER et DE LAS SALAS (1976) dans une forêt amazonienne soumise à un climat de quatre mois de saison sèche (de décembre à avril), la composition minérale des végétaux en climat équatorial et subéquatorial, reste relativement constante au cours de l'année (KLINGE & RODRIGUES, 1968 en forêt amazonienne, BERNHARD, 1970 en forêt ombrophile de la Côted'Ivoire, BRASSELL *et al.*, 1980 dans une pluviisylve australienne, MOSANGO & LEJOLY, 1987 en forêt secondaire de la région équatoriale zaïroise). D'une année à l'autre toutefois, BERNHARD (1970) a remarqué que les teneurs pouvaient varier.

La stabilité des teneurs, bien qu'observée dans des forêts particulières, est souvent étendue à l'ensemble des forêts tropicales. Ce qui justifie les réserves que certains ont exprimées, dans un premier temps, à l'égard des résultats que nous avons obtenus dans la forêt dense sèche de Luiswishi.

La présence de saisons de plus en plus marquées, au fur et à mesure qu'on s'éloigne des régions équatoriales, entraîne non seulement des adaptations écomorphologiques des végétaux aux conditions généralement très rudes de la saison sèche, mais aussi la variation de leur composition minérale. Ainsi, les travaux d'ERNST (1975) en forêt claire de type miombo au Zimbabwe (17°50'S, 30°57'E), de BATE et GUNTON (1982) en savane à *Burkea* en Afrique du Sud (24°36' - 24°42'S, 28°40' - 28°44'E), de TOLSMA *et al.* (1987) dans une savane semi-aride du Botswana (24°40'S, 25°56'E), ont indiqué que la composition minérale des feuilles varie au cours de l'année. Les variations correspondent aux saisons qui caractérisent les climats de ces diverses régions.

CHAPITRE III.5

RESTITUTION AU SOL DES ELEMENTS MINERAUX PAR LES APPORTS ORGANIQUES A LA LITIERE

La quantité moyenne d'éléments minéraux restituée annuellement au sol par l'intermédiaire des apports organiques à la litière est de l'ordre de 233 kg.ha^{-1} de matière sèche.

	Feuilles *	Bois **	Fleurs et fruits **	Totaux	%
Ca	47.40	14.14	0.46	61.99	26.63
Cu	0.66	0.09	0.03	0.77	0.33
Fe	1.17	0.68	0.02	1.87	0.80
K	33.43	2.73	2.31	38.48	16.53
Mg	18.39	3.40	0.35	22.14	9.51
Mn	5.05	0.75	0.04	5.84	2.51
N	78.16	14.78	3.08	96.02	41.25
Na	0.33	0.11	0.01	0.45	0.19
P	3.49	1.16	0.25	4.90	2.10
Zn	0.18	0.14	0.01	0.32	0.14
Totaux	188.26	37.97	6.55	232.78	99.99
%	80.87	16.31	2.81	99.99	

* : 1979 - 1983, ** : 1980 - 1983

Tabl. XXIII: Quantité annuelle moyenne (kg.ha^{-1}.an^{-1}) d'éléments minéraux apportés au sol par les débris organiques et importance relative (%) de chaque élément et de chaque type d'organe.

- Mean annual amount (kg.ha^{-1}.y^{-1}) of the mineral elements brought to the soil by the organic debris and relative value (%) of each element and each organ.

Comme on devait s'y attendre, les différents constituants des apports organiques à la litière sont riches en azote, en calcium, en potassium et en magnésium. Ces quatre éléments constituent déjà à eux seuls environ 94 % des apports minéraux totaux au sol; l'azote (41 %) et le calcium (27 %) étant dominants dans ce groupe. Les oligo-éléments ainsi que le sodium et le phosphore ne contribuent que pour quelque 6 %.

En fournissant un peu plus de 80 % de la masse minérale, les feuilles constituent le réservoir minéral le plus important. Le bois, les fleurs et les fruits, n'apportent ensemble qu'une part relativement faible, moins de 20 %.

	Ca	K	Mg	N	P
RODIN & BAZILEVICH (1967) *in* EDWARDS & GRUBB (1977)	181-307	53-84	58-72	260	12-18
FÖLSTER & DE LAS SALAS (1976)	18-206	12-104	12-53	100-225	2-11
Synthèse actuelle (1991)	8-373	1-129	9-64	30-224	1-21
Luiswishi (résultats du présent travail)	62	38	22	96	5

Tabl. XXIV : Valeurs extrêmes des apports en éléments minéraux à la litière ($kg.ha^{-1}.an^{-1}$) dans diverses forêts tropicales.

- Extreme values of the supplies of mineral elements to the litter ($kg.ha^{-1}. y^{-1}$) in some tropical forests.

Dans l'ensemble, les masses minérales en éléments majeurs évaluées en forêt dense sèche, bien que faibles (96 kg de N, 62 kg de Ca, 38 kg de K, 22 kg de Mg et 5 kg de P), se situent dans la gamme des valeurs des forêts tropicales (Tab. XXIV). Ces valeurs assez basses ne concernent que la composition minérale des apports organiques à la litière.

CHAPITRE III.6

APPORTS D'ELEMENTS MINERAUX PAR LE PLUVIOLESSIVAGE

A. BILAN DE L'EAU

La préoccupation principale ici a été l'établissement de la lame d'eau précipitée (précipitation incidentes, PI), ainsi que de celle qui arrive au sol après le transit au travers des cimes (égouttement : EG) et le long des troncs (écoulement : EC) afin de juger de l'importance des éléments apportés à la forêt par l'atmosphère et quantifier ainsi le pluviolessivage.

Pour étudier les précipitations incidentes, deux pluviographes ont été placés à découvert dans la savane, à moins de 300 m de la forêt dense sèche. Les enregistrements réalisés, ont contribué à la réalisation du diagramme ombrothermique de la station de Luiswishi (fig.3).

La quantité d'eau égouttée à été évaluée à partir de onze pluviomètres. Il s'agit des bouteilles en plastique dont on a utilisé la partie contenant le goulot comme surface de réception (60 cm2). Elles ont été implantées sur une parcelle de 10 m x 10 m, relevant d'un faciès typique du muhulu. Le rythme de récolte a été hebdomadaire. Compte tenu de la forte humidité qui règne dans le muhulu, lorsqu'il pleut, on a considéré que l'évaporation a été négligeable.

Huit arbres appartenant à sept essences, à savoir *Aidia micrantha* var. *msonju*, *Baphia bequaertii*, *Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii*, *Canthium gueinzei*, *Diospyros hoyleana*, *Syzygium guineense* subsp. *afromontanum* et *Tabernaemontana angolensis* ont été sélectionnés sur la même parcelle qui a servi à l'évaluation de la lame d'eau égouttée. Des gouttières en mastic situées à 80 cm du sol ont été construites autour des troncs de ces arbres de circonférence variant entre 20 et 65 cm. Elles ont été prolongées par un tuyau collecteur en plastique jusque dans un bidon ou dans des chaînes de bidons en vases communicants. On n'a eu à déplorer que de rares débordements des récipients.

L'absence de données relatives à la projection horizontale des cimes, nécessaire à la connaissance de la surface de réception des eaux de pluies écoulées, nous a contraint à considérer la superficie de travail (10 m x 10 m) comme surface de réception des eaux écoulées ainsi que l'ensemble des arbres de diamètre ≥ 5 cm de cet espace. L'écoulement moyen sur cette étendue a été établi à partir de l'écoulement des arbres pris en compte ci-dessus.

Les résultats, exprimés en $kg.ha^{-1}.an^{-1}$, se présentent comme suit : PI : 11 731 000, EC : 67 722, EG : 6 704 527, Interception : 4 958 751. Exprimées en hauteur de lame d'eau, ces valeurs sont de 1 173 mm pour les précipitations, 7 mm pour l'écoulement, 670 mm pour l'égouttement et 496 mm pour l'interception. Cette dernière valeur qui représente environ 42 % des précipitations directes, est analogue à celle qui a été obtenue par FRESON *et al.* (1974).

B. COMPOSITION MINERALE DES EAUX DES PLUIES

Suite à la perte de la plupart des échantillons d'eaux de pluviolessivage, on ne dispose (Tab. XXV), en ce qui concerne la composition minérale, que des résultats relatifs au mois de novembre. D'autre part, les techniques classiques de récolte des pluviolessivats n'ont pas permis un dosage séparé des dépôts secs et des exsudats. Les valeurs mentionnées sont par conséquent globales.

L'extension du cône de pollution industrielle détectée par imagerie Landsat du 15 juin 1985, sur base de la dégradation de la végétation (SOYER & ALEXANDRE, 1987), couvre une étendue maximale d'un rayon de 30 km autour de la ville de Lubumbashi. La station de Luiswishi est donc située à proximité des limites de ce cône. Cependant les effets de cette pollution, n'ont jamais été observés à Luiswishi.

La rareté, à proximité du sol, des vents de sud et de sud-ouest susceptibles d'exporter efficacement les polluants en direction de Luiswishi, justifie l'absence de pollution industrielle. En définitive, on considère les résultats des analyses chimiques comme reflétant la réalité du site.

	Pluies incidentes		Eaux d'égouttement		Eaux d'écoulement	
Ca	0.2667	*3.13*	3.017	*20.23*	5.211	*0.35*
Cu	0.739	*8.67*	0.587	*3.94*	0.710	*0.05*
Fe	0.164	*1.93*	0.088	*0.59*	0.040	*0.003*
K	0.739	*8.68*	13.840	*92.79*	8.106	*0.55*
Mg	0.674	*7.92*	2.091	*14.02*	1.942	*0.13*
Mn	0.673	*7.90*	0.307	*2.06*	0.363	*0.03*
N	0.0004	*4.69*	0.0007	*4.69*	0.0006	*0.40*
Na	0.812	*9.53*	0.727	*4.87*	0.741	*0.05*
P	0.688	*8.08*	1.803	*12.09*	0.592	*0.04*
Zn	0.685	*8.04*	0.035	*0.24*	0.020	*0.001*
Totaux		*68.57*		*155.52*		*1.604*

Tab. XXV: Composition minérale ($mg.l^{-1}$) des eaux de pluviolessivage et des pluies incidentes (résultats du mois de novembre) et, en italiques quantité d'éléments minéraux apportée à la forêt ($kg.ha^{-1}.an^{-1}$)

- Mineral content ($mg.l^{-1}$) of the rain wash water and of the incident rain (results of November) and, in italic type, amount of mineral elements brought to the forest ($kg.ha^{-1}.y^{-1}$).

Trois observations essentielles peuvent être faites sur la composition minérale des eaux d'écoulement et d'égouttement :

a) leur richesse en potassium, en magnésium et en calcium. Le comportement des deux derniers éléments est contraire à celle qu'ils manifestent au cours de la décomposition des litières;

b) la rétention aussi bien par la frondaison que par les troncs d'un certain nombre d'éléments mineurs, notamment le cuivre, le fer, le manganèse, le zinc auxquels s'associent le sodium et le phosphore.

c) la quasi-absence de l'azote tout autant dans les eaux des pluies incidentes que dans les pluviolessivats. Ceci est très intéressant à noter dans une région où les orages sont fréquents. En effet, comme le souligne DOMMERGUES (1963, p. 22) : "un préjugé très répandu, par suite de fréquence et de l'intensité des décharges électriques durant les orages tropicaux, veut que l'eau de pluie apporte des quantités très importantes d'azote au sol, nettement plus élevées qu'en régions tempérées. En fait, il n'en est rien".

C. LE PLUVIOLESSIVAGE

A l'exception du calcium, du fer et de l'azote, les pluies incidentes apportent des masses d'éléments minéraux de même ordre d'importance (Tab. XXV). Le pluviolessivage annuel est de l'ordre de 88 $kg.ha^{-1}$. On pourrait penser que cette quantité est surestimée dans la mesure où l'action du pluviolessivage ne paraît vraiment efficace, en ce qui concerne par exemple le potassium, que durant le premier mois de la saison des pluies (fig.8). On ignore cependant ce qui se produit, quant à l'exsudation des plantes, au moment où les teneurs en éléments minéraux des feuilles augmentent durant la saison des pluies. Le potassium qui intervient alors pour environ 61 %, constitue la part de loin la plus importante; le calcium vient en deuxième position avec 14 % et enfin le magnésium et le phosphore y participent pour une part égale d'environ 9 %.

En ce qui concerne l'azote, élément lessivé difficilement dans la litière (BLACK, 1968, cité par PROCTOR *et al.*, 1989), il le serait encore moins dans les feuilles vivantes, en particulier dans celles des essences du muhulu dont les limbes sont protégés par une épaisse cuticule de 260µm en moyenne. Par ailleurs, EDWARDS (1982) estime qu'un faible index de surface foliaire (L.A.I.), 4.23 dans le cas du muhulu, et des faibles précipitations relativement faibles, empêcheraient également l'entraînement d'une grande quantité de cet élément.

Dans les pluviolessivats de certaines forêts tropicales, les valeurs sont cependant parfois élevées en ce qui concerne l'azote. Par exemple, environ 59 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ dans les

forêts de basse montagne de Porto-Rico (EDMISTEN, 1970, cité par EDWARDS, 1982), 12 kg dans la forêt dense humide du Ghana (NYE, 1961), 13 à 60 kg dans les forêts de Yapo et de Banco en Côte d'Ivoire (BERNHARD-REVERSAT, 1976), 30 kg dans les forêts de montagne de la Nouvelle-Guinée (EDWARDS, 1982), ont été enregistrés. Leur importance relative, faible ou forte, pose donc un sérieux problème d'interprétation. Malgré les particularités de chaque forêt qui pourraient en être l'explication, on peut conclure avec EDWARDS (1982) qu'il semble vraisemblable qu'une quantité appréciable ait été fixée par des algues bleues.

Sources	Ca	K	Mg	N	P
NYE (1961), Ghana	29.14	219.69	17.93	12.33	3.70
BERNHARD-REVERSAT (1976),	31.00	170.00	41.00	60.00	10.00
Côte d'Ivoire	19.00	82.00	16.00	13.00	6.00
EDWARDS (1982), Nouvelle-Guinée	19.00	71.00	11.00	29.00	2.50
Muhulu (présent travail)	17.45	84.66	6.23	0.40	4.05

Tab. XXVI : Apports au sol des cinq éléments majeurs ($kg.ha^{-1}.an^{-1}$) par le pluviolessivage des frondaisons dans quelques forêts tropicales

- Contributions to the soil of the main mineral elements through the leaching of the canopy in some tropical forests.

Par rapport aux forêts tropicales, les résultats obtenus dans la forêt dense sèche, à l'exception de ceux de l'azote et du magnésium, s'intègrent dans l'ensemble de quelques valeurs publiées et reprises au tableau XXVI. Le potassium reste l'élément le plus hydrosoluble. Le gradient d'entraînement par lessivage est le suivant : K > Ca > N > Mg > P. En muhulu, l'azote occupe la dernière position (K > Ca > Mg > P > N).

CHAPITRE III.7.

DECOMPOSITION DE LA LITIERE

La décomposition de la litière est l'une des principales voies de transfert des éléments minéraux du matériel végétal mort au sol. Nous entendons donc par le vocable

décomposition de la litière, l'ensemble des phénomènes qui provoquent la disparition de la litière indépendamment de la pédofaune et de la pédoflore. Les termes taux, coefficient et facteur de décomposition, seront considérés comme synonymes.

Le taux de décomposition de la litière ainsi que les valeurs qui l'intègrent, à savoir les apports organiques annuels à la litière (A) et la litière accumulée en place(B), sont des caractéristiques d'une forêt en équilibre.

A. TAUX ANNUELS DE DECOMPOSITION DES LITIERES (k)

Deux méthodes peuvent être envisagées pour évaluer le taux annuel de décomposition d'une litière. On peut, soit appliquer un modèle après avoir déterminé au préalable les variables indispensables A et L, soit déposer, dans le milieu d'étude, des échantillons de poids connu dont on suit la dégradation.

Lorsqu'on applique les modèles préétablis, deux relations peuvent être utilisées :

a) celle de JENNY *et al.* (1949) : $k = A/A+L$, lorsque les apports organiques annuels à la litière présentent un caractère saisonnier prononcé;

b) celle de NYE (1961) et OLSON (1963) : $k = A/L$, lorsque les apports organiques annuels à la litière sont continus et qu'ils ne sont pas assujettis à des variations saisonnières sensibles.

A partir de la connaissance du coefficient annuel de décomposition de la litière, on peut estimer le temps nécessaire pour atteindre un équilibre donné; c'est-à-dire pour que la dégradation d'une quantité déterminée de litière ait lieu. On se sert pour cela des relations de JENNY *et al.* (1949) : $FE = L$ (la litière à l'automne : minimum), $FE_1 = L$ (litière au début de l'hiver : maximum). En écrivant l'identité $A = k'FE_1 = k' (FE + A)$ et après développement en séries géométriques et intégration, on en déduit $t = - \ln [(E - F)/FE] / k$. Dans cette relation, FE est la quantité initiale (100 %), F l'équilibre désiré. On peut estimer ainsi à 0.693 k^{-1} le temps nécessaire à une décomposition de 50%, à 3 k^{-1} pour celui de 95% et à 4.6 k^{-1} le temps pour une décomposition de 99 %.

1. LITIÈRE FOLIAIRE

En considérant la moyenne de 2 115 $kg.ha^{-1}$ comme quantité de litière foliaire en place (MALAISSE, comm.pers.), 6 623 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ comme apports organiques moyens annuels à la litière, le coefficient annuel de décomposition de JENNY *et al.* (1949) est relativement faible et égal à 0.76. Le temps nécessaire à une décomposition de 50 % est de 0.91 an (11 mois), celui de 95 % de 4 ans et enfin celui de 99 % d'environ 6 ans. Ces

valeurs laissent nettement entrevoir que la décomposition de la litière foliaire en forêt dense sèche est lente (Tab. XXVII).

Litière foliaire				Litière ligneuse			
A = 6623	L = 2115	kJ = 0.76 kNO = 3.13		A = 3056	L = 5288	kJ = 0.37 kNO = 0.58	
	$t_{50} = 0.693\ k^{-1}$			$t95 = 3\ k^{-1}$	$t99 = 4.6k^{-1}$		
	t50	t95	t99	t50	t95	t99	
t50	0.91			1.87			(1)
t95		3.95			8.11		(1)
t99			6.05			12.43	(1)
t50	0.22			1.19			(2)
t95		0.96			5.17		(2)
t99			1.47			7.93	(2)

kJ Coefficient de décomposition de JENNY *et al.* (1949)
kNO Coefficient de décomposition de NYE (1961) et OLSON (1963).
(1) et (2) temps de décomposition sur base de kJ ou de kNO.

Tableau XXVII : Taux et temps (en années) de dégradation des litières

- Rate and time (in years) of the litter decay.

Si l'on se fonde sur le modèle de NYE (1961) et de OLSON (1963), on se trouve aux conditions limites de son utilisation. En effet, si les apports organiques à la litière sont continus durant l'année, ils peuvent varier parfois fortement d'une année à l'autre. De plus, les variations saisonnières peuvent atteindre des proportions de 1 à 3.

En faisant fi de ces variations, les résultats auxquels on aboutit par ce modèle sont les suivants : k = 3.13, le temps d'une demi-décomposition est de 3 mois tandis que celui de la décomposition totale est de 18 mois. A l'encontre du faible taux de décomposition obtenu par la première formule, celui établi d'après l'équation de NYE et de OLSON présente un muhulu où la dégradation de la litière foliaire est beaucoup plus rapide. En fait, c'est habituellemnt cette idée qui est admise. Les travaux de terrain (v. III. 7. B) vont montrer qu'il n'en est en réalité pas ainsi.

2. LITIÈRE LIGNEUSE

La litière au sol étant de 5 288 $kg.ha^{-1}$ (MALAISSE, comm. pers.) et les apports organiques annuels au sol de 3 056 $kg.ha^{-1}$. an^{-1}, l'équation de JENNY *et al.* (1949)

donne dans ce cas le résultat suivant : k = 0.37, soit environ 23 mois le temps d'une décomposition de 50 % et près de 153 mois pour une décomposition totale (99%) (Tab. XXVII). En étudiant ces mêmes données selon le modèle de NYE (1961) et de OLSON (1963), le coefficient de décomposition est de 0.58, au demeurant tout aussi faible que le premier. On en conclut donc que dans le muhulu, la dégradation de la litière de bois est très lente. Cette conclusion concorde bien avec celle à laquelle SWIFT *et al.* (1981) étaient parvenus dans un fourré en friche au Nigéria; elle s'éloigne, par contre, de celle de DEVINEAU (1982) en savane préforestière de Côte d'Ivoire. Celui-ci avait obtenu des vitesses de dégradation élevées même en l'absence de l'intervention des termites. Elle s'éloigne également des conclusions de l'UNESCO (1979) en forêt humide d'Olokemeji (Nigéria), où 5 à 8 mois suffisent pour une demi-décomposition.

Après cette première approche basée sur le rapport entre les apports organiques annuels au sol et la litière y accumulée, la deuxième étape concerne les données expérimentales. Les résultats auxquels on a abouti ont été comparés à ceux du modèle précédent.

B. PERTES PONDERALES

1. LITIÈRE FOLIAIRE

Afin de suivre la dégradation de la litière foliaire, trois séries d'échantillons ont été remises dans le muhulu là où elles avaient été prélevées auparavant.Pour des motifs qui ont été données au chapitre II.2, les échantillons ont été placés à trois niveaux d'observation différents, à savoir le sol nu, la litière et la suspension aux arbres.

Quels que soient la série et le niveau considérés, deux phases, en rapport avec les deux saisons de l'année, ont été distinguées. La première phase, qui correspond à la saison des pluies, montre des pertes pondérales assez fortes. Elle débute dès les premières pluies, et se prolonge jusqu'au début de la saison sèche (mai). Les pertes les plus importantes ont lieu principalement au cours du premier mois des précipitations. Selon l'emplacement des échantillons, elles oscillent entre 15 et 30 % du poids initial. Les échantillons suspendus sont ceux qui perdent relativement le moins de poids.

La deuxième phase, qui débute avec la saison sèche, est marquée par de très faibles pertes de poids. Elles deviennent quasiment nulles après la dissipation des dernières influences de la saison des pluies. La reprise des précipitations lors de la seconde année ne s'accompagne que d'une faible augmentation des pertes pondérales par rapport à celles enregistrées en début de la saison sèche (fig.15). Ce comportement

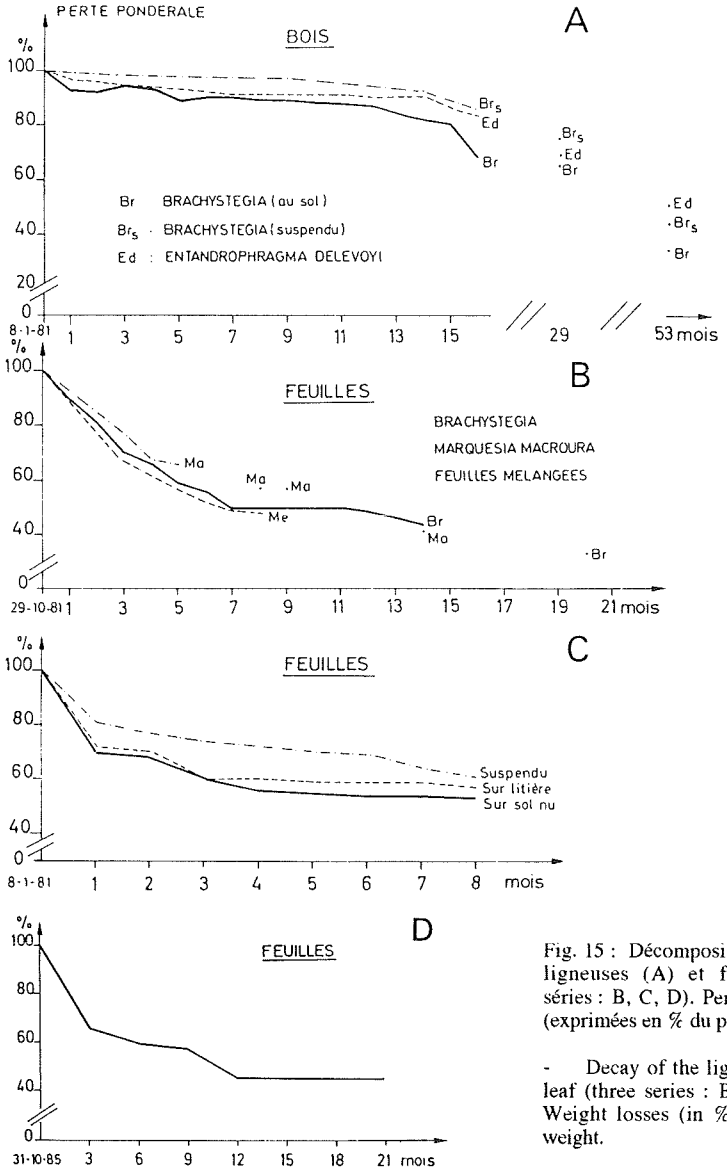


Fig. 15 : Décomposition des litières ligneuses (A) et foliaires (trois séries : B, C, D). Pertes pondérales (exprimées en % du poids initial).

- Decay of the ligneous (A) and leaf (three series : B, C, D) litter. Weight losses (in % of the initial weight.

s'explique par la diminution du taux de décomposition en fonction de l'âge de la litière.

En observant les résultats de trois séries d'échantillons, il apparaît que les taux annuels de décomposition sont faibles et, proches de ceux établis précédemment par le modèle de JENNY *et al.* (1949). Ils sont les plus faibles pour les échantillons déposés sur

le terrain en pleine saison des pluies. Ceci souligne l'influence de la date du début des expérience dans la fixation des taux de décomposition des litières.

Lorsqu'on examine d'un peu plus près chaque série, les observations qui se sont échelonnées du 29.10.81 au 08.07.82 (fig.15 B) ont enregistré, par rapport au poids initial, des pertes de 50 % pour *Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii*, de 44 % pour *Syzygium guineense* subsp. *afromontanum*, de 43 % pour *Marquesia macroura*, de 33 % pour *Parinari excelsa* et de 52 % pour la litière foliaire mélangée.

Pour les observations du 08.01.81 au 03.09.81 (fig.15 C), les échantillons ensachés ou non placés sur le sol nu, ont perdu 47 % de leur poids initial. Ceux qui ont été déposés sur la litière ou suspendus aux arbres, ont vu baisser leur poids initial de 43 ou de 36 %. Hormis donc cette dernière catégorie d'échantillons, les vitesses de dégradation de la litière foliaire pour les deux premiers niveaux peuvent être considérées comme pareilles. Cette similitude des taux de décomposition prouve que les filets n'ont pas constitué un obstacle aux différents agents et facteurs de décomposition des feuilles, contrairement aux avis que nous avons rapportés au chapitre II.5.

Quant aux échantillons de la troisième série (31.10.85, fig.15 D), la baisse de poids est de l'ordre de 35 % durant les trois premiers mois, de 41 % en six mois, de 43 % en neuf mois, de 55 % en douze mois. Du douzième au vingt-et-unième mois les pertes sont restées nulles. Cela laisse supposer qu'à ce stade la litière était presque vidée de ses substances les plus hydrosolubles.

En conclusion, le taux annuel de décomposition des litières est faible en muhulu. Il peut légèrement varier d'une année à l'autre en fonction des conditions thermohydriques, de la date d'initiation de l'expérience, mais reste proche du taux obtenu par la formule de JENNY *et al.* (1949).

2. LITIÈRE LIGNEUSE

Ainsi qu'on l'a observé dans la dégradation de la litière foliaire, deux phases ont été également reconnues dans le cas de la litière ligneuse. La première phase est celle de faible perte pondérale. Elle a perduré jusqu'aux environs du quinzième mois d'observation. A la fin de la première année, les pertes de poids se sont situées aux environs de 10 % pour le bois au sol et seulement de 5 % pour le bois suspendu.

Dans le cas de dégradation d'un échantillon sain, les pertes de poids s'avère beaucoup plus importantes en l'espace d'une année. En effet, en forêt claire où ALONI *et*

al. (1983) ont utilisé un bois sain de *Baphia bequaertii,* les pertes ont été de l'ordre de 52 % en 12 mois et ce sans l'intervention des termites.

La seconde phase, celle de forte perte pondérale, n'est apparue que tardivement, au-delà du quinzième mois, et ce quelles que soient l'espèce et la position considérées. A la fin des observations (1642 ème jour), le bois au sol avait vu son poids baisser en moyenne de 58 %, celui qui était suspendu de 54 %. En considérant les espèces les plus caractéristiques, *Brachystégia spiciformis* var. *schmitzii* au sol, avec 66 % se dégrade légèrement plus vite qu'*Entandrophragma delevoyi* (50 %).

Ces résultats dans leur ensemble sont de nouveau proches de ceux prévus par le modèle de JENNY *et al.* (1949).

C. DISCUSSION

1. LES FEUILLES

Les travaux qui ont trait à la décomposition de la litière en attribuent le rôle essentiel soit à la pédofaune (CROSSLEY & HOGLUND, 1962; BARTHOLOMEW *et al.*, 1953; EDWARDS & HEATH, 1963; MADGE , 1965, 1969; GUPTA & SINGH, 1977), soit à la pédoflore (DE LA CRUZ , 1964; WENT & STARK 1968; FITTKAU & KLINGE, 1973; COOPER, 1982), soit enfin aux deux en présence de facteurs écoclimatiques bien définis, notamment l'humidité et la température (JENNY *et al.*, 1949; HOPKINS, 1965; SWIFT *et al.*, 1981; MALDAGUE, 1970,).

Les tentatives de corréler les pertes pondérales à la température et à l'humidité du sol (JANSSON & BERG, 1985) ou aux activités des animaux (ANDERSON *et al.* 1983), ont été faites. Les effets individuels ou des groupes d'animaux, ne sont pas apparus statistiquement significatifs.

La chronologie séquentielle de différentes attaques du matériel végétal par les décomposeurs telle qu'elle a toujours été décrite (MALDAGUE, 1970, JENSEN, 1974), ne semble plus faire l'unanimité. On penche plutôt, de plus en plus, en faveur d'attaques simultanées.

Pour mieux discuter de ce problème, il aurait fallu des études microbiologiques à chacune des étapes de la décomposition. En leur absence, nous nous bornerons aux résultats des observations des pertes pondérales et d'éléments chimiques.

L'ALTERNANCE DES SAISONS

L'existence de deux phases distinctes qui marquent la dégradation des litières dans la plupart des forêts, procède avant tout de la variation du taux de décomposition en fonction du temps, donc de l'âge de la litière, et ensuite de la présence de deux saisons dont l'une est celle d'une grande activité tandis que l'autre celle d'une diapause.

Une humidité suffisante du sol est en fait la condition sine qua non du maintien des activité des décomposeurs de la litière foliaire. Et c'est uniquement dans la forte réduction de cette humidité en saison sèche qu'il convient d'en trouver les raisons de l'inhibition. SWIFT *et al.*(1981); COOPER (1982); DESHMUK (1985) la considèrent, à juste titre, comme la contrainte majeure. C'est également dans l'importance et le maintien de l'humidité qu'il faut chercher l'explication de l'absence de modification morphologique notable dans les feuilles des échantillons suspendus, humidité, source de modifications chimiques sensibles.

Une telle assertion est apparemment en contradiction avec les points de vue défendus par KAWANA (1981). En effet, celui-ci travaillant dans un climat de type Af, avait établi une relation directe entre la décomposition de la litière et l'augmentation de la température. En réalité, comme on l'a vu en ce qui concerne la défoliation, un excès d'eau dans le sol provoque souvent des réactions contraires à celles auxquelles on s'attendait.

VARIATION SAISONNIÈRE DES POPULATIONS DE LA PÉDOFAUNE ET FAIBLE VITESSE DE DÉCOMPOSITION DE LA LITIÈRE

La variation quantitative et qualitative saisonnière des effectifs des populations de la pédofaune et de la pédoflore ne peut justifier l'absence de décomposition en saison sèche. En considérant la pédoflore par exemple, les effectifs passent de 14.106 à 15.9.106 germes par gramme de terre sèche, de la saison des pluies à la saison sèche (MALAISSE-MOUSSET, 1974). Quant aux animaux du sol, GOFFINET (1973) a montré que leur migration saisonnière est peu importante dans la forêt de Luiswishi.

En ce qui concerne spécialement la faible vitesse de décomposition de la litière foliaire, on peut considérer que l'utilisation dans les expériences de feuilles récoltées au mois de septembre, au moment où leurs teneurs en azote sont proches de la valeur minimale, peut avoir contribué à renforcer cette lenteur. On estime généralement en effet, qu'une litière appauvrie en azote a perdu sa succulence et qu'elle est moins appétissante et donc moins sollicitée par les biodégradeurs.A l'inverse, une litière riche en N pour certains, en N et en P pour d'autres, est rapidement biodégradée (BOCOCK ,

1964; BERG, 1979; TANNER, 1981). Ce dernier auteur a d'ailleurs montré que la décomposition est positivement liée à la teneur en N et en P des feuilles sénescentes, mais qu'elle n'est pas liée à leur anatomie. Ces considérations pourraient traduire la libération plus ou moins importante par pluviolessivage des éléments tels que le calcium, le cuivre, et d'autres encore qui se sont revelé, lors des expériences de décomposition des litières in situ, plutôt fortement retenus.

D'autre part, beaucoup de travaux récents indiquent que le contenu en carbone total, ainsi que la qualité biochimique de la litière, influencent le changement de poids et l'entraînement des éléments chimiques. La qualité biochimique la plus utilisée est la teneur initiale en lignine, en tannin et en polyphenols (BOCOCK, 1964; BERNHARD-REVERSAT, 1976; COOPER , 1982; ANDERSON *et al.*, 1983; O'CONNELL,1988). La présence, en proportions diverses, de ces substances aux effets répulsifs conditionne la vitesse de la dégradation des feuilles (BENOIT *et al.*, 1968 cité par BERNHARD-REVERSAT, 1976).

L'humus des forêts tropicales est couramment assimilé au mull voire au mull calcique, à cause de sa vitesse de dégradation élevée et donc de la faible épaisseur de l'horizon holorganique. Si cette présomption peut se vérifier dans de nombreux cas, il apparaît néanmoins que dans certains milieux, l'activités des termites brouille les pistes.

Pour le muhulu de Luiswishi, l'acidité et la forte épaisseur de l'horizon holorganique (10 cm), incline à penser que l'humus de cette forêt est du type intermédiaire entre le mull et le moder. L'absence d'une activité termitique importante contribue à particulariser ce milieu. En effet, alors qu'en forêt tropicale les termites forment un groupe important, en forêt dense sèche ils ne représentent que 5 % des macro-arthropodes intercaliques (GOFFINET, 1973). Sur l'ensemble des échantillons foliaires, 2.5 % seulement ont été "termités".

2. LE BOIS

Les travaux, relatifs à la dégradation du bois en région tropicale, tels que ceux de ANDERSON *et al.* (1983), considèrent que les insectes, plus particulièrement les termites, sans toutefois sous-estimer le rôle des champignons, sont les principaux responsables de la digestion du bois, sinon de la litière en général. HOPKINS (1966), BECK (1971), FITTKAU et KLINGE (1973), COLLINS (1980, 1981), situent entre 50 et 80 % la part prise par les termites dans la consommation du bois.

D'autres auteurs, notamment EDWARDS (1974), ABBE (1980), ont noté l'importante activité du groupe de coléoptères et surtout de leurs larves qu'ils estiment

également être de grands consommateurs de bois. A ce groupe, ABBE (1980) ajoute celui des diplopodes.

Les observations de terrain ont montré en première analyse une abondance de carpophores sur la litière et même une colonisation spécifique des principales essences. Les coléoptères qui représentent 25 % des macroarthropodes intercaliques (GOFFINET , 1973) sont également très actifs. Leur activité a été apparente aussi bien sur les échantillons déposés au sol ou suspendus aux arbres que sur le bois mort encore sur pied. A titre d'exemple, les excréments sous forme de galettes de *Myodermum laevicostatum* Basilewsky représentant 35 % du poids initial d'un échantillon, ont été enregistrés. En saison sèche, on a également observé de larges plages saupoudrées de sciure rejetée par les coléoptères à partir de bois mort.

Les termites qui sont en proportion de 5.5 % des macroarthropodes intercaliques du muhulu et 45 % en miombo (GOFFINET, 1973), n'ont consommé en forêt dense sèche que 7.5 % des échantillons de bois. En forêt claire en revanche, à la fin de la troisième année d'observation, tous les échantillons de bois avaient été attaqués par les termites (ALONI *et al.*, 1983).

Si on a pu quantifier l'intervention des termites dans la dégradation de la litière et signaler celle des coléoptères, il est difficile, voire impossible, de faire de même quant aux autres groupes qui ne laissent pas toujours une empreinte particulière. On peut simplement établir qu'en muhulu, les termites ne sont pas les principaux agents de la décomposition. A ce propos, les travaux de BECK (1971), FITTKAU et KLINGE (1973), COOPER (1982) et d'autres encore en forêt amazonienne, avaient abouti auparavant à la mise en évidence de l'absence totale de l'action des termites et même pour certains (COOPER, 1982) de la pédofaune en général, dans la dégradation directe de la litière. Pour ce dernier auteur, ce sont plutôt les champignons qui se nourrissent de la litière et à leur tour sont consommés par la faune du sol.

Les habitudes alimentaires de divers groupes de la pédofaune en forêts tropicales sont mal connues. Dans la plupart des cas, on transpose à ces forêts des phénomènes observés en forêt tempérée. C'est le cas des termites qui sont vite comparés aux lombricides de l'Europe. Cette transposition aboutit souvent à des contradictions avec les travaux de terrain. Ainsi par exemple, FITTKAU et KLINGE (1973) ont montré dans les forêts amazoniennes que les diplopodes qui, en régions tempérées se nourrissent d'humus, consomment exclusivement des spores et des myceliums fongiques en Amérique du Sud.

Si nul ne doute des activités des termites dans les forêts tropicales, les étendre à tous les écosystèmes forestiers denses comme le fait ABBE (1980) est exagéré.

D. VITESSE DE LIBERATION DES ELEMENTS MINERAUX (fig.16)

Quels que soient l'emplacement et le type de litière, la variation de la composition minérale fait apparaître trois groupes d'éléments.

a) Le premier groupe comprend deux éléments : le *potassium* et le *fer* ou le *potassium* et le *phosphore*, selon qu'il s'agit de la litière foliaire ou de la litière ligneuse. Ces éléments se caractérisent par une vitesse de libération élevée

b). Le *magnésium* et le *sodium* pour les feuilles mélangées, le *magnésium* et le *calcium* pour les feuilles de *Brachystegia spiciformis* var. *schmitzii*, le *magnésium* et parfois le *calcium* selon les espèces en ce qui concerne le bois, forment le second groupe. Celui-ci se distingue du premier par le fait que les éléments sont relâchés moins vite que ne se produit la perte de poids. Les teneurs en ces éléments oscillent donc autour de 100%.

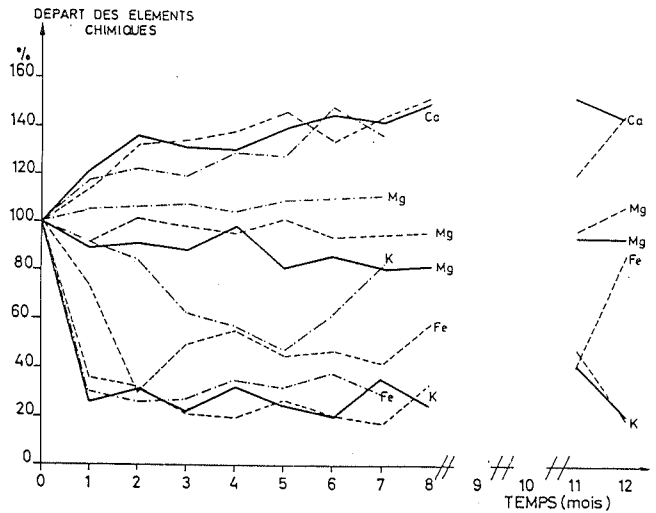
c) Enfin, les cinq ou six éléments restants, selon le type de litière, à savoir le *calcium*, le *cuivre*, le *manganèse*, *l'azote*, le *phosphore* et le *zinc*, constituent le dernier groupe. Celui-ci se démarque des deux précédents par une augmentation des teneurs au cours d'une première période avant qu'elles ne subissent ensuite des baisses successives. A l'exception du magnésium qui est plus retenu dans les échantillons suspendus que dans ceux déposés au sol et sur la litière, les différences qui sont liées aux espèces et à l'emplacement des échantillons sont moins marquées qu'elles ne le sont dans les pertes de poids.

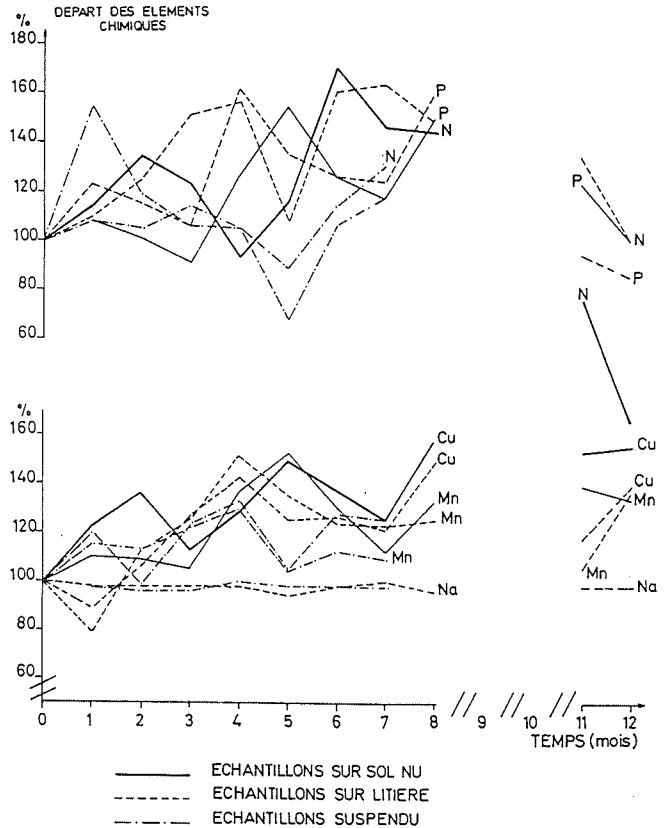
En ce qui concerne les éléments du premier groupe, l'adjonction du *fer* ou du *phosphore* au potassium, constitue une particularité de la forêt dense sèche de Luiswishi. Habituellement, c'est plutôt le sodium qui rejoint le potassium.

L'augmentation des teneurs consécutive à la baisse de poids des échantillons pouvant atteindre des proportions de 3 (N, Ca) à 10 fois (Fe) la concentration initiale , suscite deux réflexions. L'augmentation est ou bien absolue (BOCOCK, 1963, 1964; EWEL, 1976; MURPHY & LUGO, 1986), ou bien relative (BERNHARD-REVERSAT, 1972; REMACLE & VANDERHOVEN, 1973; BERG, 1979, ANDERSON *et al.*, 1983).

Les partisans de la première éventualité admettent que c'est par un apport (import) des animaux du sol,des hyphes fongiques, des étages supérieurs et par les

FEUILLES


DEPART DES ELEMENTS CHIMIQUES
%
160
140
120
100
80
60
40
20
0
Ca
Mg
Mg
K
Mg
Fe
Fe
K
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12
TEMPS (mois)
Ca
Mg
Mg
Fe
K


DEPART DES ELEMENTS CHIMIQUES
%
180
160
140
120
100
80
60
P
P
N
N
%
160
140
120
100
80
60
Cu
Cu
Mn
Mn
Mn
Na
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12
TEMPS (mois)
P
N
P
N
Cu
Cu
Mn
Mn
Na
ECHANTILLONS SUR SOL NU
ECHANTILLONS SUR LITIERE
ECHANTILLONS SUSPENDU

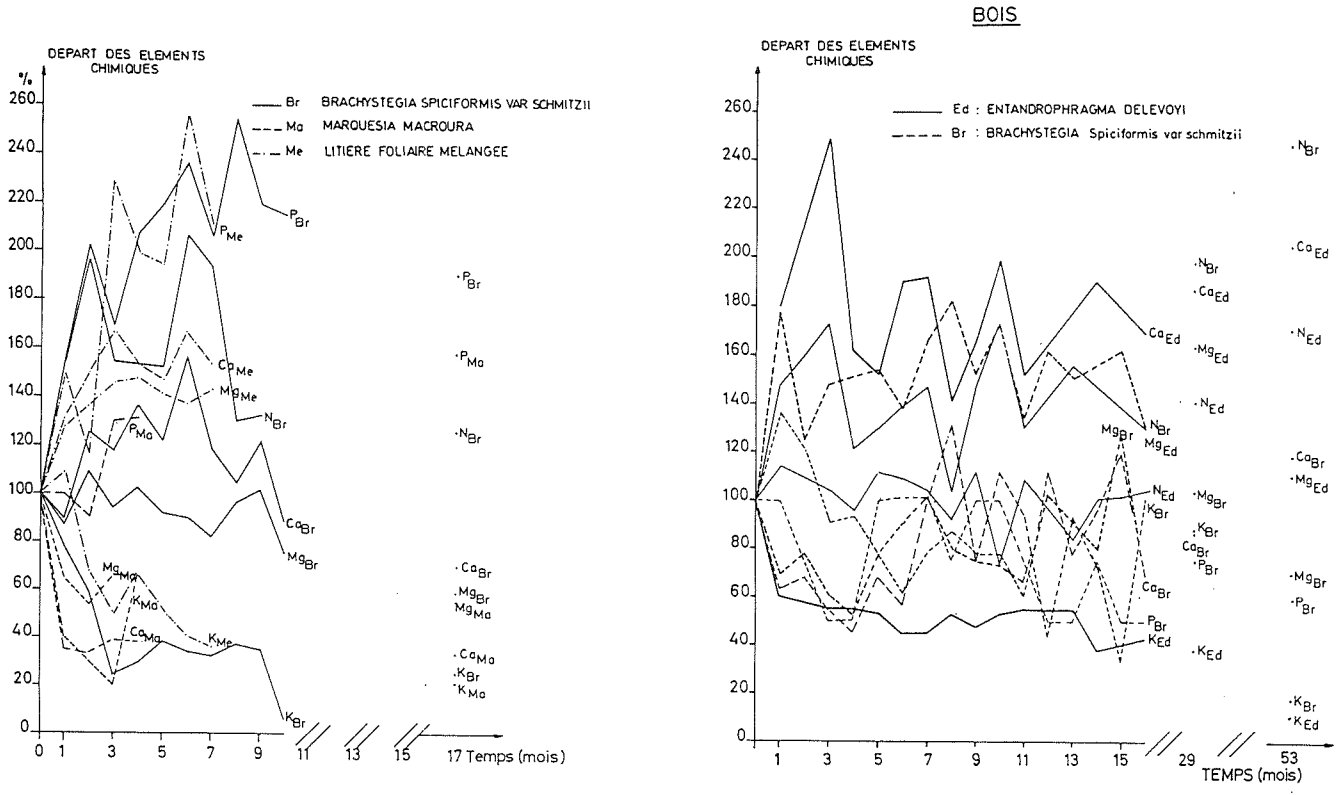


Fig. 16 : Décomposition des litières, vitesse de libération des éléments minéraux.

- Decay of the litters, velocity of mineral elements release.

excréments de la zoocénose que les échantillons en décomposition sont contaminés et pollués.

Pour ceux qui prônent une augmentation relative des concentrations, c'est la différence de solubilité des éléments qui engendre le phénomène. Le départ des éléments les plus hydrosolubles et la rétention des autres. La disparition de la matière organique, entraînent ipso facto l'augmentation relative de la teneur de ces derniers. Ainsi, REMACLE et VANDERHOVEN (1973) et PARMENTIER et REMACLE (1981) ont pu évaluer à la fin de la période d'incubation la fixation relative de l'azote par la litière d'une hêtraie et l'ont exprimée par la formule $N_2 = N_1 . (100 - C_2) / (100 - C_1)$, avec N_1 et N_2, C_1 et C_2 : concentrations en N et en C au début et à la fin de l'incubation.

Le fait d'avoir placé les échantillons en décomposition à différents niveaux permet de mieux cerner le problème, de minimiser l'impact d'un apport extérieur et donc d'opter davantage pour un enrichissement relatif plutôt qu'absolu.

L'idée d'une décomposition rapide des litières, celle d'une libération rapide des nutriments et ainsi que celle des activités prépondérantes des termites dans la dégradation des litières en régions tropicales, restent une généralisation trop naïve.

Quatrième partie

INTERPRETATIONS DES RESULTATS

INTERPRETATION OF THE RESULTS

ABSTRACT

Wheter the organic contributions to the litter or the mineral contents of the plants are concerned, the observed variations are connected with the fluctuations of rainwater supply. Temperature has an effect upon those phenomena only when water is lacking. The biochemical cycle is mainly occuring during the rainy season. About 390 kg.ha-1 of mineral elements reach annually the soil through leaching of the canopy and detritivorous activity. 82 % of this total mass (320 kg.ha-1) is transferred from the roots to the other organs of the plants. Leaves and fruit recover 88 % and the wood 12 %. During the dry season, the cycle is inhibited at the level of the roots. This inhibition and the fragility of the extremities (leaves and roots) in relation of the low water supply explain better the recession of the dry evergreen forest during the Quaternary dry episods and the parcelling into small patches. When considering the high mobility of the main chemical elements (from 64 for N to 1.55 for Co), their high renewing rate and their good efficiency , the organic matter yield of the dry evergreen forest of Luiswishi is comparable to that of the dense forest of lowlands. One cannot base himself on the behaviour of the main chemical elements to subdivide the tropical forests.

Finally, its functioning is like that of an ecosystem at its climax stage.

RÉSUMÉ

Qu'il s'agisse des apports organiques à la litière ou de la composition minérale des végétaux, les variations enregistrées sont liées à la fluctuation du rythme de l'approvisionnement de la forêt en eau de pluie. La température n'exerce d'nfluence sur ces éléments qu'en l'absence d'une humidité suffisante. Le cycle biogéochimique est soumis de facto à la bipolarité saisonnière du climat régional. Il est totalement fonctionnel en saison des pluies. Environ 390 kg.ha^{-1} d'éléments minéraux arrivent annuellement au sol par le lessivage de la frondaison des arbres et les activités des détritivores.

De cette masse, les racines transfèrent 320 kg.ha^{-1} (82 %) vers les autres organes des plantes. Les feuilles et les fruits y recupèrent 88 % et le bois 12 %. En saison sèche, le cycle est inhibé au niveau des racines. Cette inhibition et la fragilité des parties terminales (feuilles et racines) en l'absence d'une quantité d'eau suffisante, expliquent mieux le recul de la forêt dense sèche lors d'épisodes secs de type désertique et son morcellement en îlots de dimensions réduites. Quand on considère la grande mobilité des éléments majeurs , de 0.64 (N) à 1.55 (Ca), les taux de renouvellement élevés et la bonne efficacité, de ceux-ci, la production de la matière organique dans la forêt dense sèche de Luiswishi est comparable à celle des forêts denses de basses terres. On ne peut donc se fonder sur le chimisme des éléments majeurs pour différencier les forêts tropicales.

Enfin, le fonctionnement du muhulu serait celui d'un écosystème parvenu au stade climacique.

CHAPITRE IV.1

INTERPRETATIONS DES RESULTATS

Dans la troisième partie, on a montré que les apports organiques à la litière ainsi que la composition minérale tant des végétaux vivants que des végétaux morts, variaient sensiblement au cours de l'année en raison des fluctuations des éléments du climat régional.

Cette quatrième partie se propose :

a) d'évaluer l'impact des fluctuations climatiques sur le fonctionnement du muhulu,

b) de définir les mécanismes qui assurent le transfert des éléments minéraux, c'est-à-dire la migration de ceux-ci,

c) de situer le muhulu vis-à-vis des forêts de basses terres auxquelles il est souvent rattaché,

d) de discuter enfin de la nature climacique de ces îlots de forêts denses sèches à la lumière de données nouvelles.

La variation temporelle de la composition minérale des végétaux est interprétée à partir des teneurs en éléments minéraux des apports organiques à la litière plutôt que des variations individuelles liées à certaines essences. La raison majeure de ce choix délibéré réside dans le fait que cette variation, bien que visible dans la composition minérale des végétaux vivants, est cependant plus apparente dans les teneurs en éléments minéraux des apports organiques à la litière.

En outre, les données sur la structure du muhulu, les apports organiques à la litière et le contenu minéral des végétaux ont servi de base à la quantification de différents flux et transferts des éléments entre les divers compartiments de la forêt. Cette procédure a permis de dégager d'autres variables de caractérisation du mode de fonctionnement de la forêt dense sèche (quotient de pluviolessivage, quotient de prélèvement, taux de renouvellement, mobilité et efficacité des nutriments).

A. CYCLE DES APPORTS ORGANIQUES A LA LITIERE

Le cycle des apports organiques à la litière, plus particulièrement lors de la défoliation est habituellement expliqué par les fluctuations de la température et,

secondairement par celles de l'alimentation en eau de la forêt. Les travaux qui reconnaissent ce que MENAUT (1974) appelle la "canalisation des rythmes internes (biologiques) par le climat", c'est-à-dire l'accentuation climatique des cycles biologiques des espèces composant les peuplements, sont, en fait, assez rares.

Les effets conjugués du climat et des cycles biologiques des essences de la forêt dense sèche concernent non seulement les feuilles, mais s'étendent également à l'ensemble des organes de la plante, ainsi qu'annoncé ci-dessus.

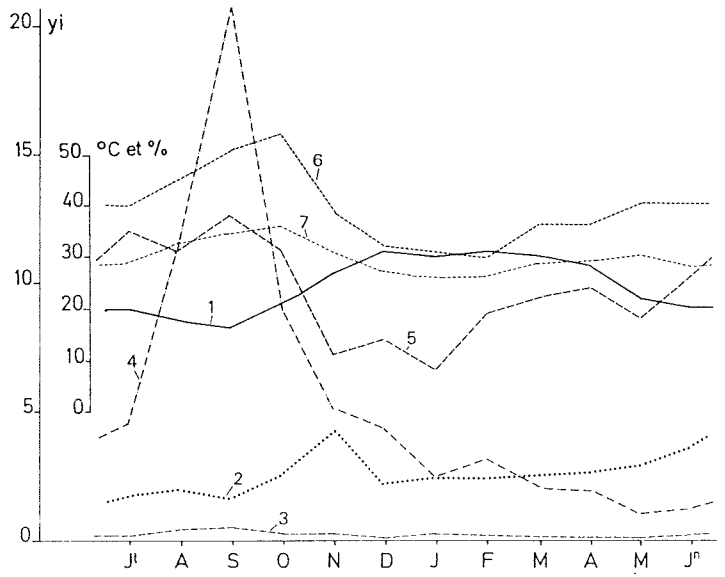


Fig. 17 : Variation des apports organiques à la litière en fonction des éléments du climat.
1. Humidité moyenne du sol (1981 - 1983) en % terre sèche. Chute mensuelle moyenne : 2. de bois mort, 3. de fruits, 4. de feuilles. Valeurs mensuelles moyennes exprimées en % de la valeur annuelle moyenne. Température du sol en savane (en °C) : 5. amplitude thermique journalière moyenne, 6. température maximale, 7. température moyenne.

- Variation of leaves, wood and fruit supplies to the litter compared with the variations of climatic elements.
1. Mean soil humidity (% of dry earth) (1981 - 1983). Mean monthly fall of : 2. deadwood, 3. fruit, 4. leaves. Mean monthly values in terms of mean annual value. Ground level temperature in savanna (°C) : 5. mean daily temperature range, 6. maximum temperature, 7. mean temperature.

La confrontation des résultats consignés à la figure 17, relatifs à la variation mensuelle des apports organiques à la litière et aux facteurs du climat, révèle qu'une élévation de la température moyenne mensuelle et des amplitudes thermiques moyennes journalières, peut être concomitante d'une augmentation du poids de matière organique

morte, notamment en ce qui concerne les feuilles et les fruits. C'est précisement cette idée du rôle majeur de la température sur la défoliation que développe la majorité des auteurs qui travaillent dans les forêts équatoriales et tropicales. C'est par exemple le cas de MADGE (1965) en forêt dense humide du Ghana, de BERNHARD (1970) en forêt ombrophile de la Côte-d'Ivoire, de FÖLSTER et DE LAS SALAS (1976) dans la forêt amazonienne, de IMBERT et PORTECOP (1986) dans la pluviisylve guadeloupéenne.

Ainsi, en corrélant les apports foliaires au sol à la température maximale absolue de l'air, LEE et CORRELL (1978) en forêt sèche sclérophylle (sud de l'Australie) ont obtenu, au seuil de 0.05, un coefficient de corrélation significatif de 0.56. BERNHARD-REVERSAT *et al.* (1972) en forêt subéquatoriale de la Côte-d'Ivoire pour leur part, ont montré que la chute des feuilles et l'insolation mensuelle étaient corrélées positivement ($r = 0.79$). Ces auteurs ont exclu l'influence des précipitations sur la défoliation. Il en est de même de NJOKU (1963) en forêt dense humide du Nigéria.

Dans la forêt dense sèche, le maximum des apports de feuilles et de fruits à la litière se situe en septembre et précède d'un mois le maximum de température qui intervient seulement en octobre. Cette discordance amène, dans l'hypothèse où la température serait le facteur essentiel de la défoliation et de la chute des diaspores, à s'interroger sur le mécanisme excipé.

Ne faut-il voir là qu'une stratégie de réduction de surface de l'évapotranspiration, en ce dernier mois très chaud de l'année, ou au contraire l'influence d'un facteur plus subtil, en l'occurence l'eau ?

La correspondance entre le mois du maxima des amplitudes thermiques et celui des maxima de la chute de feuilles et de fruits, indiquerait d'autre part que c'est le stress thermique qui explique le mieux la défoliation et la chute massive des diaspores au mois de septembre. On peut d'ailleurs le constater sur le terrain à cette époque, par la déhiscence ininterrompue des gousses durant les après-midi.

Par ailleurs, on constate également que l'hydratation minimale moyenne du mètre supérieur des sols du muhulu (16.8 ± 4.2) se situe en septembre; elle demeure cependant au-dessus du point de flétrissement permanent (pF 4.2 = 13.5 % dans les horizons supercifiels (à 5 cm), 7.5 % dans les horizons sous-jacents : GOFFINET, 1973). Etant donné le rôle important de l'eau dans le développement des plantes, n'est-il pas permis de penser que le rythme des apports en eau influence mieux que d'autres facteurs, le cycle des apports organiques à la litière?

FITTKAU et KLINGE (1973) notamment, en forêt amazonienne, déduisaient de leurs travaux que la périodicité des précipitations entraîne celle de la chute de "litière". DEVINEAU (1976), en savane préforestière de la Côte d'Ivoire, corrobore cette idée et affirme que la périodicité de la défeuillaison dépend de l'action simultanée des rythmes biologiques et des facteurs du milieu. "Et parmi ces derniers, les facteurs hydriques ont,en pays tropicaux, une importance particulière qu'illustre la relation, souvent citée, entre une saison sèche de plus en plus marquée et une période de défoliation de plus en plus affirmée au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'Equateur" (MENAUT, 1974, p 392).

MURPHY et LUGO (1986), LUGO et MURPHY (1986) de leur part, ont mis en évidence le rôle dominant de l'humidité du sol dans l'augmentation de la biomasse foliaire. Après avoir constaté que le cycle de la défoliation présentait deux maxima situés pendant la grande et la petite saison sèche, ces auteurs ont ensuite montré que le rapport chute des feuilles-biomasse foliaire variait de manière exponentielle en fonction de l'augmentation de l'humidité du sol. Ils en ont conclu que "...this reflects the sensitivity of leaf turn-over to changes in water availability" (MURPHY & LUGO, 1986, p. 74).

Pour des raisons écologiques évidentes (l'eau qui intéresse la plante est celle qui est dans le sol) et en raison de l'interruption des précipitations en saison sèche (de mai à septembre), nous avons eu recours au degré d'hydratation du sol comme expression de l'alimentation de la forêt en eau par les pluies incidentes. Cette substitution n'est pas arbitraire. Elle se fonde sur le fait que le taux moyen mensuel d'hydratation du sol est dépendant des précipitations mensuelles. En effet, en période pluvieuse, la corrélation entre ces deux éléments, au seuil de 0.05, varie entre 0.88 et 0.94 selon que l'on considère la teneur moyenne en eau dans le premier mètre du sol ou dans l'horizon holorganique. Elle permet, en outre, d'examiner l'impact direct et indirect de l'eau dans la variation des apports organiques à la litière.

L'examen des coefficients de corrélation partielle (Tab. XXVIII), montre, au seuil de 0.05, que la teneur moyenne mensuelle en eau du sol n'a d'influence significative que sur la chute de bois mort, tandis que la température moyenne mensuelle sur celle de feuilles. Les valeurs obtenues (0.64 et 0.70) sont cependant comparables.

Le rôle de l'eau de pluies dans la chute des organes aériens morts peut être envisagé sous deux aspects :

a) soit que l'on considère que la pluie dans sa chute entraîne avec elle ces organes. Dans ce cas, les observations réalisées dans le muhulu ne permettent de l'attester que pour

la chute de bois mort. Celle-ci est favorisée, en cette période, par les orages fort fréquents dans la région et par le fait que ce bois est imbibé d'eau. il est donc plus facilement entraîné au sol par son poids. En ce qui concerne la chute de feuilles et de fruits, nos conclusions corroborent plutôt celles de BERNHARD-REVERSAT *et al.* (1972) et de NJOKU (1963) énoncées ci-dessus.

	Feuilles	Bois	Fruits
Humidité du sol	- 0.16	0.64	- 0.23
T mensuelle au sol en savane	0.70	0.47	0.44

Tab. XXVIII : Coefficient de corrélation partielle entre les différents constituants de la litière et certains éléments du climat

- Partial correlation coefficients between some mineral contents of the litter and some climatic elements.

b) soit que l'on considère que la pluie intervient de manière indirecte par le biais de son interruption momentanée qui oblige les plantes à réduire leur surface d'évapotranspiration en perdant massivement leurs feuilles. C'est évidemment le cas de la défeuillaison. Dans ces conditions, nos résultats confirment ceux des travaux récents sur l'écologie des forêts sèches tropicales, en particulier sur la forêt sèche de Guanica (Porto-Rico, MURPHY & LUGO, 1986a, 1986b; LUGO & MURPHY, 1986). Ils s'opposent en revanche à ceux des auteurs déjà cités (BERNHARD-REVERSAT *et al.* 1972, NJOKU, 1963).

La défoliation progressive qui se développe à mesure que la saison sèche tend à sa fin et donc que la température augmente, est consécutive au cheminement normal du cycle biologique des essences du muhulu (à partir de la feuillaison en saison des pluies jusqu'à la sénescence en saison sèche) et à la baisse concomitante du degré d'hydratation du sol. Cette diminution, comme on l'a dit précédemment, atteint son point le plus bas en septembre.

C'est grâce au mécanisme de réduction de la surface d'évapotranspiration que l'on peut comprendre la défoliation massive des forêts de climat équatorial ou subéquatorial à forte évapotranspiration (environ 1500 $mm.an^{-1}$: UNESCO, 1979) où la saison sèche, aussi courte soit-elle, s'y marque par une augmentation de la chute de feuilles.

Curieusement le cycle des apports de fruits au sol ne semble montrer, malgré les quantités importantes de diaspores récoltées en saison sèche, que des liens très lâches avec les facteurs du climat.

L'alternance des périodes d'alimentation et de non-alimentation de la forêt en eau conduit à reconnaître deux cycles opposés quant aux apports de matière organique à la litière (fig.18). On a d'un côté, le cycle de la chute de feuilles et de fruits qui prédominent en saison sèche, de l'autre celui de la chute de bois qui, à l'opposé, est maximal en saison des pluies.

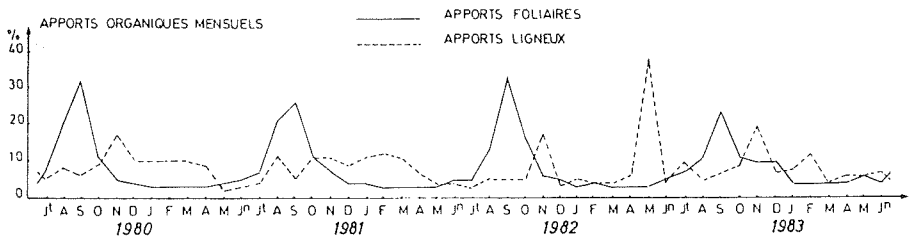


Fig. 18 : Périodicité des apports organiques à la litière (les valeurs mensuelles sont exprimées en % de la valeur annuelle moyenne).

- Periodicity of the organic supplies to the litter (monthly values are expressed in terms of the mean annual value).

En conclusion, des résultats obtenus dans le cadre du présent travail et de certaines données de la littérature, notamment de MENAUT (1974), il ressort que c'est plutôt au travers de facteurs indirects et concomitants, comme le dessèchement du sol, la coïncidence de la période de feuillaison et de la saison des pluies, ou de la période de jaunissement des feuilles et de la saison sèche, que les influences de la température s'exercent sur la végétation. Il se confirme que l'alimentation de la forêt en eau reste l'élément fondamental des cycles relatifs aux apports organiques à la litière. De même que la température conditionne les activités biologiques dans les régions tempérées, l'eau météorique définit de manière déterminante les saisons et en même temps règle les activités biologiques dans les régions tropicales.

B. VARIATION DE LA COMPOSITION MINERALE

La migration de certains éléments biogènes tels que les composés azotés des feuilles sénescentes, est connue depuis longtemps. L'idée la plus répandue est celle d'une baisse de 20 % des teneurs en éléments minéraux des feuilles au profit des parties ligneuses survenant avant l'abcission (COMBES, 1926, BRAY & GORHAM, 1964).

En ce qui concerne les forêts de climat équatorial et subéquatorial, nous n'avons pas une idée précise de l'ampleur de ce phénomène. Les travaux antérieurs signalent simplément que la composition minérale des apports organiques à la litière ne varient pas de manière significative au cours de l'année, de telle sorte que l'on peut la considérer comme constante. Ce qui laisse supposer en fait que la migration, le pluvio-lessivage et les facteurs du climat, ont une influence continue, plus ou moins uniforme au cours de l'année. Dans les climat à saisons marquées en revanche, les observations (v. III.4. D, ont mis en évidence des changements saisonniers dans la composition minérale des végétaux.

Le muhulu de Luiswishi, écosystème de climat tropical humide de saisons contrastées, s'éloigne des forêts de basses terres pour se rapprocher des formations végétales des régions arides. Il n'en manifeste pas moins une individualité propre. Les teneurs en éléments majeurs, plus particulièrement en azote, potassium et calcium, des différents organes étudiés, sont affectées de fluctuations saisonnières manifestes.

L'analogie entre les fluctuations de la composition minérale des apports à la litière et celles des éléments du macroclimat (fig.19), évoque des relations étroites de dépendance du métabolisme de la plante vis-à-vis des conditions météorologiques.

On sait, en effet, par les lois de la physique du sol, que dans la nature, la tendance spontanée et universelle de toute substance est de se déplacer d'un point où l'énergie potentielle est plus élevée vers un point où elle est plus basse (HILLEL, 1974). On sait par ailleurs que lorsqu'un sol est saturé, son eau est à une pression hydrostatique plus élevée que la pression atmosphérique; son potentiel de pression est dit positif. Cette eau tend donc à se déplacer vers l'atmosphère. Lorsque par contre l'évapotranspiration est élevée et le dessèchement du sol est prononcé, comme c'est le cas en saison sèche, la pression hydrostatique de l'eau du sol baisse fortement par rapport à la pression atmosphérique. Son potentiel de pression est négatif; l'écoulement se fait dans le sens opposé (HILLEL, 1974).

Un processus analogue se développe dans les végétaux vivants. Lorsque en effet, le sol est humide et la transpiration négligeable, l'eau au sein des plantes est à une

pression positive et tend également à s'écouler dans l'atmosphère. Elle circule à travers les hydathodes et ressort généralement sur les bords des feuilles la nuit et s'égoutte : c'est la guttation. Quand l'air n'est pas humide, les gouttes exsudées s'évaporent plutôt que de s'accumuler (RUTTER, 1975).

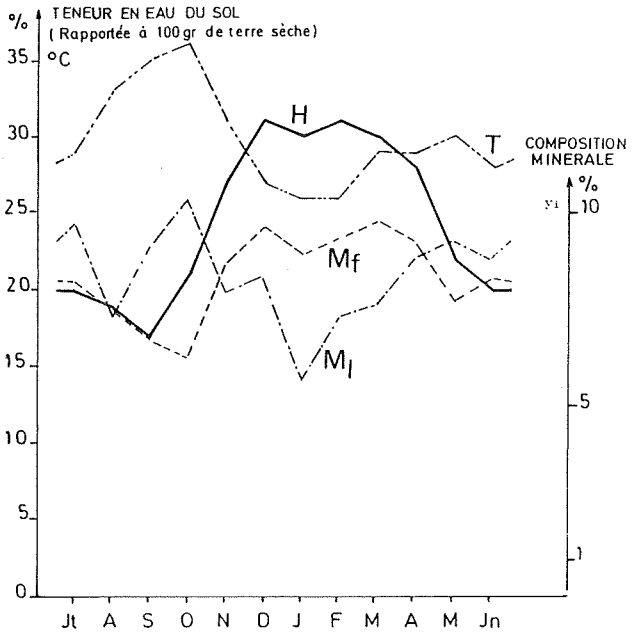


Fig. 19 : Variation au cours de l'année de la composition minérale globale des apports organiques à la litière vis-à-vis de la température et du degré d'hydratation du sol (Les apports mensuels sont exprimés en % des apports annuels moyens). M_f, apports foliaires; M_l, apports ligneux; T, température du sol; H, humidité du sol.

- Variation over the year of the global mineral content of the organic supplies to the litter in relation with the variations of temperature and soil humidity. Monthly supplies are expressed in terms of the mean annual one. M_f, leaf supplies; M_l, wood supplies; T, ground temperature; H, soil humidity.

Dans le cas de la forêt dense sèche, ce sont ces phénomènes qui paraissent mieux exprimer la similitude des courbes des teneurs en éléments minéraux des végétaux et des éléments du climat.

En saison sèche, l'absence totale de précipitations, le dessèchement du sol, l'augmentation progressive de l'évapotranspiration au fur et à mesure que la saison sèche approche de sa fin, entraînent un décalage de plus en plus marqué. Il en résulte donc un mouvement de reflux d'éléments vers les parties ligneuses. C'est la translocation.

Au début de la saison des pluies, avec les premières précipitations qui humectent le sol de la forêt, les courbes de la teneur moyenne mensuelle en eau du sol (image de l'alimentation de la forêt en eau par les pluies) et en éléments minéraux des feuilles, prennent des allures similaires (fig.19). Il y a un mouvement ascensionnel des

nutriments au profit des parties foliaires. Entretemps, dans les parties ligneuses, la cession des éléments aux feuilles se traduit par une chute de valeurs.

Les corrélations partielles, au seuil de 0.05 (Tab. XXIX), entre la composition minérale des différents apports organiques à la litière et les éléments du climat, montrent un certain un antagonisme exprimé par les signes. La variation de la composition minérale des feuilles est corrélée positivement avec la variation de la teneur en eau du sol et négativement avec la température moyenne mensuelle. La composition minérale de bois, par contre, manifeste un comportement opposé. Les teneurs en éléments minéraux des fruits restent pratiquement indifférentes à la température moyenne mensuelle et au degré d'hydratation du sol, comme cela a été le cas dans les apports organiques à la litière.

Par cette opposition des signes des corrélations, par la simultanéité des variations du climat et des teneurs en éléments minéraux des feuilles et des parties ligneuses, la variation temporelle de la composition minérale des végétaux constitue un échange ou un transfert réciproque des éléments biogènes entre ces organes. Cet échange qui n'est pas lié à l'état des feuilles, explique en fait le processus de migration saisonnière et périodique des éléments majeurs.

	Humidité du sol			Température minimum au sol en savane		
	Feuilles	Bois	Fruits	Feuilles	Bois	Fruits
Ca	0.13	- 0.24	- 0.82	- 0.51	0.01	- 0.62
Cu	- 0.44	- 0.14	0.15	- 0.07	0.30	0.39
Fe	0.46	- 0.08	0.11	0.63	- 0.50	- 0.28
K	- 0.35	0.14	- 0.42	- 0.61	0.22	- 0.45
Mg	0.24	- 0.28	- 0.15	- 0.61	- 0.16	0.01
Mn	- 0.64	- 0.21	- 0.85	- 0.71	0.21	- 0.68
N	0.60	- 0.30	- 0.83	- 0.67	0.19	- 0.74
Na	0.28	- 0.15	- 0.25	0.04	- 0.34	- 0.09
P	0.10	- 0.67	- 0.36	- 0.39	- 0.55	- 0.40
Zn	0.39	- 0.18	0.19	- 0.24	0.43	0.18

Tab. XXIX : Coefficients de correlation partielle entre les compositions minérales des apports à la litière pour les différents types d'organe et certains éléments du climat .

- Partial correlation coefficients between the mineral contents of the supply to the litter by different organ types and some climatic elements.

En ce qui concerne le degré de dépendance, il apparaît dans l'ensemble que la fluctuation de la température semble avoir plus d'effet que le degré d'hydratation du sol sur la variation de la composition minérale des végétaux. Elle influence cependant plus les teneurs en éléments minéraux des feuilles et de bois que celles des fruits. Pour ces dernières, et particulièrement en ce qui concerne les teneurs en calcium, en manganèse et en azote, l'hydratation du sol a plus d'emprise que la température. Toutefois, comme dans le cas des apports organiques à la litière, le rôle de la température est indirect et ne se manifeste qu'en présence d'un sol desséché.

Insistons sur le fait que toute l'attention que nous accordons aux facteurs écoclimatiques réside uniquement dans leur capacité d'influencer fortement le cycle biologique et non dans celle de le déclencher. Cette capacité fait apparaître, dans la variation de la composition minérale des végétaux du muhulu, des anomalies du climat telles que la "petite saison sèche de janvier" ainsi que les principaux repères du climat régional tels qu'ils ont été mentionnés aux chapitres I.1 et I.2.

Ainsi, la reprise d'activité de la végétation qui se situe souvent avant le début des pluies, répond à un rythme propre des espèces de la région. En effet, les pluies occultes de la saison sèche qui peuvent représenter plus de 10 % des précipitations annuelles dans certaines régions du Zaïre, notamment dans le Bas-Zaïre (AUBREVILLE, 1949), ou la rosée que WALLIN (1967, cité par RUTTER, 1975) considère comme une source d'eau importante pour les plantes ainsi que pour la germination des spores ou le développement des organismes pathogènes foliicoles, ne peuvent être invoquées, car la période en cause présente une température et une humidité de l'atmosphère qui sont très basses. C'est d'ailleurs en ce moment qu'on enregistre la tension de saturation la plus élevée (MBENZA, 1982).

Il n'est toutefois pas exclu que la fluctuation de certains éléments biogènes pendant certaines périodes particulières soit plutôt liée plus aux facteurs écoclimatiques qu'à une nécessité du fonctionnement normal du cycle biologique. Ce doit être le cas pour la teneur en N et en Ca du bois et des fruits au cours du mois d'août, de celles en N pendant le mois d'octobre, quelle que soit la nature des apports organiques à la litière.

Comparativement aux mois voisins, le mois d'août se caractérise par des amplitudes thermiques moyennes journalières faibles (v. I.2. B). Le phénomène d'aoûtement qui se manifeste dans l'hémisphère boréal pendant une thermopériode chaude pourrait en être ici aussi l'explication. D'autre part, le mois d'octobre est le plus chaud de l'année. C'est vraisemblablement dans la sensibilité de l'azote à la chaleur (caractère volatil de N) qu'il convient de chercher sa corrélation avec la température.

La migration saisonnière des éléments engendre deux cycles d'éléments biogènes qui évoluent de manière opposée par rapport aux cycles des apports organiques à la litière. En effet, en saison des pluies, au moment où la quantité de feuilles qui tombe au sol est faible, ces feuilles sont pourtant riches en éléments minéraux alors que le bois est appauvri. En saison sèche, les parties foliaires rétrocèdent leurs éléments chimiques aux parties ligneuses qui s'enrichissent On a donc alors des feuilles appauvries et du bois enrichi.

Contrairement à une idée répandue, la migration des éléments biogènes n'est pas liée exclusivement à l'âge des feuilles. La prise en compte des espèces sempervirentes sur lesquelles les feuilles adultes non sénescentes ont été prélevées et dont les témoins ont pu franchir le cap de la mauvaise saison, montre à suffisance que la migration est un processus physiologique fortement influencé par le climat. Elle devient plus apparente dans les écosystèmes forestiers de saisons contrastées tels que la forêt dense sèche. Elle est indispensable au maintien de leur équilibre. Ceci étant, la translocation avant l'abcission est encore beaucoup plus importante dans ce type de climat, en particulier pendant la saison sèche.

Il convient de noter en ce qui concerne les apports ligneux mensuels à la litière que le bois récolté n'est pas en totalité celui qui est mort et tombé au cours du même mois. Ce dernier est toutefois bien présent dans une forêt où le petit bois représente quelque 62 % des apports ligneux au sol. On ne peut non plus attribuer la baisse des teneurs au pluvio-lessivage de bois. Les teneurs obtenues pour les eaux d'écoulement sont faibles (v. III.6. A). Notre assertion s'appuie sur la correspondance entre la variation de teneur des feuilles et des bois, particulièrement en octobre et en mai. D'autre part, la variation s'observe assez nettement quand il s'agit d'organes encore sur l'arbre ou d'apports organiques à la litière.

Etant donné la quasi-constance des teneurs globales en éléments minéraux des végétaux et des teneurs en chaque élément minéral des horizons superficiels du sol (5 cm supérieurs), on déduit que l'écosystème fonctionne en circuit fermé, en ce sens qu'il se réduit, en fonction des saisons, à un processus de cession et de rétrocession des éléments entre les divers organes végétaux. Cette situation traduit en fait l'autorégulation ou homéostasie des essences du muhulu. Elle indique en définitive que le muhulu a atteint le type de fonctionnement caractéristique d'un stade climacique, terme ultime d'une série évolutive progressive.

La forêt dense sèche, la forêt claire et la savane relevant du même climat régional, on peut admettre que la composition minérale de leurs végétaux est soumise

aux mêmes contraintes. En outre, étant donné que les deux dernières formations végétales sont en pleine "expansion", la roche-mère continue à être leur source primordiale d'éléments nutritifs. Cette dépendance est renforcée par les feux de brousse et les termites qui prélèvent des quantités appéciables de matière organique.

En ce qui concerne en revanche la forêt-galerie, bien qu'elle soit aussi soumise aux contraintes du climat régional, la permanence d'une bonne humidité des sols pourrait la rapprocher des écosystèmes de basses terres. Elle constitue une préoccupation de l'avenir.

CHAPITRE IV.2

CYCLES BIOGEOCHIMIQUES DES ELEMENTS BIOGENES DANS LA FORET DENSE SECHE A *ENTANDROPHRAGMA DELEVOYI*

Le transfert des éléments biogènes du sol aux divers organes de la plante et vice versa, se fait selon un circuit bien connu, généralement défini par la séquence sol - végétation - sol.

Au niveau des plantes, une partie des éléments prélevés par les racines est retenue dans les organes ligneux pour la croissance de certains tissus, l'autre arrive aux organes terminaux après avoir transité par les troncs et les branches. Ils reviennent au sol à la mort de ces organes.

On entend donc par cycles biogéochimiques des éléments biogènes, le passaqe des éléments dans les différents maillons du circuit s'achevant par un retour à la situation initiale. Quelques maillons de la chaîne trophique ont été intentionnellement écartés de cette étude (fig.20). Il s'agit notamment de la consommation des feuilles par les herbivores (les chenilles entre autres), des herbivores par les carnivores, et ce pour deux raisons principales évoquées ci-après.

a) L'activité des chenilles, particulièrement *Elaphrodes lactea,* qui pullulent en saison des pluies dans la forêt claire, n'a pas été constatée en forêt dense sèche pendant les observations.

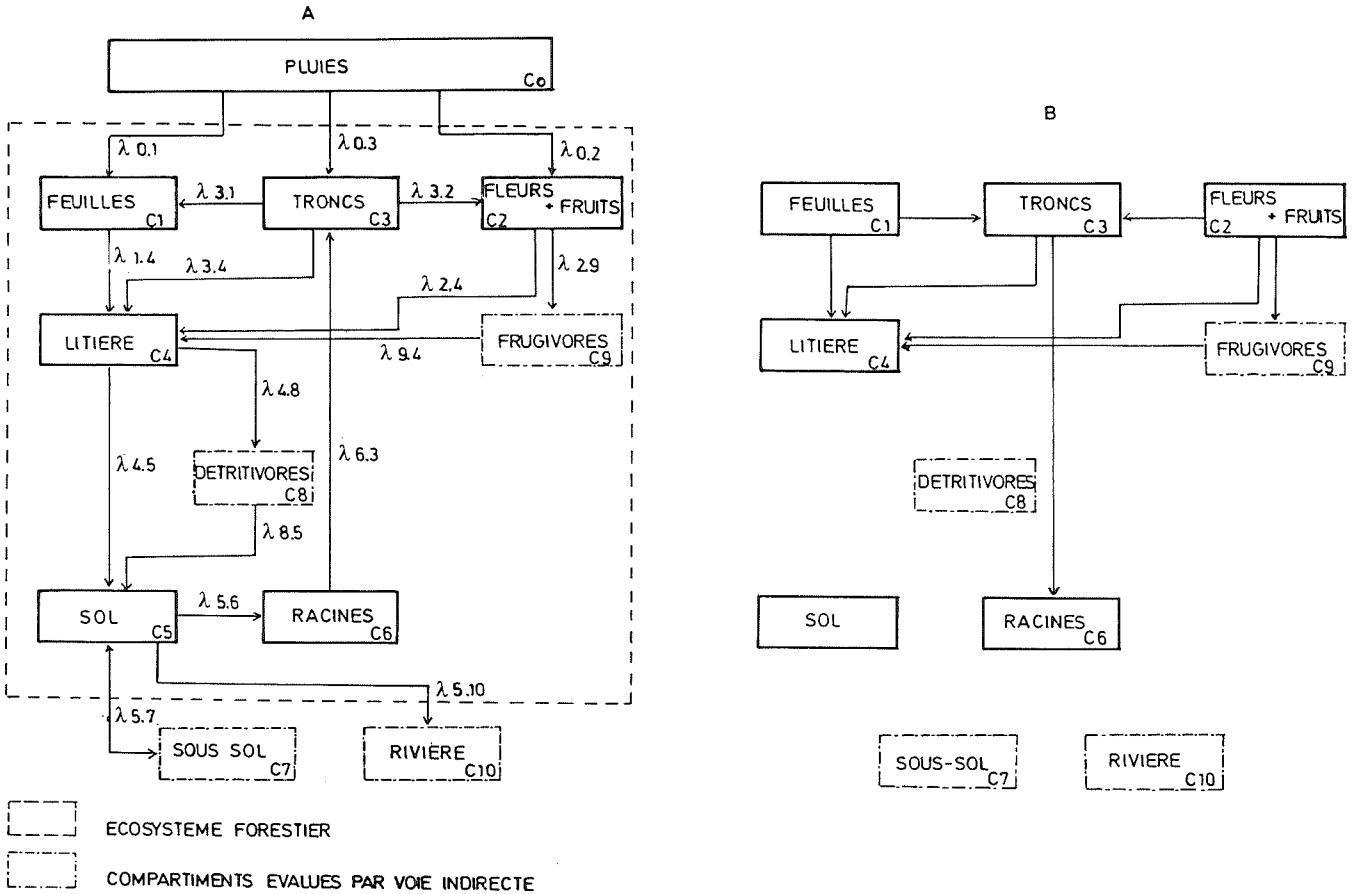


Fig. 20 : Schéma des cycles bio-géochimiques de la forêt dense sèche. A : saison des pluies; B : saison sèche.

- Diagram of bio-geochemical cycles in the dense evergreen forest. A : rainy season; B : dry season.

	Ca	Cu	Fe	K	Mg	Mn	N	Na	P	Zn	Totaux
$\lambda_{0,1}$	3 13	8.67	1.92	8.68	7.91	7.89	4.69	9.53	8.07	8.04	68.5
$\lambda_{1,4}$	20.23	3.94	0.59	92.79	14.02	2.06	4.69	4.87	12.09	0.24	155.5
$\lambda_{0,3,4}$	0.35	0.05	0.003	0.55	0.13	0.02	0.04	0.05	0.04	0.001	1.2
$\lambda_{1,4}$	47.41	0.66	1.17	33.44	18.39	5.05	78.17	0.33	3.49	0.18	188.3
$\lambda_{2,4}$	0.45	0.03	0.02	2.31	0.35	0.04	3.07	0.01	0.25	0.005	6.5
$\lambda_{3,1}$	64.51	- 4.07	- 0.16	117.55	24.50	- 0.78	78.25	- 4.33	7.51	- 7.62	275.4
$\lambda_{3,2}$	0.45	0.03	0.02	2.31	0.35	0.04	3.07	0.01	0.25	0.005	6.5
$\lambda_{3,4}$	14.14	0.09	0.68	2.73	3.40	0.75	14.78	0.11	1.16	0.14	38.0
$\lambda_{4,5}$	20.58	3.99	0.59	93.34	14.15	2.08	4.73	4.92	12.13	0.24	156.8
$\lambda_{4,8}$	62.00	0.78	1.87	38.48	22.14	5.84	96.02	0.45	4.90	0.33	232.8
$\lambda_{5,6}$	79.10	-3.95	0.54	122.59	28.25	0.01	96.10	-4.21	8.92	-7.48	319.9
$\lambda_{6,3}$	79.10	-3.95	0.54	122.59	28.25	0.01	96.10	-4.21	8.92	-7.48	319.9
$\lambda_{8,5}$	62.00	0.78	1.78	38.48	22.14	5.84	96.02	0.45	4.90	0.33	232.8

Tab. XXX : Transfert des éléments minéraux ($kg.ha^{-1}.an^{-1}$) . λ_{ij} : coefficient de transfert d'un compartiment i vers un compartiment j

- Mineral transferts ($kg.ha^{-1}.an^{-1}$) λ_{ij} coefficient of transfer from compartment i to compartment j

Teneurs en éléments minéraux:

$\lambda_{0,1}$ = 11 731 000 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ des eaux des pluies incidentes (Tab. XXVI)

$\lambda_{0,1,4}$ = 6 704 527 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ des eaux d'égouttement (Tab. XXVI).

$\lambda_{0,3,4}$ = 67 722 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ des eaux d'écoulement (Tab. XXVI)

$\lambda_{1,4}$ = 6 623 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ des apports foliaires (Tab. XXIV)

$\lambda_{2,4}$ = 245 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ des apports de fruits (Tab. XXIV).

$\lambda_{3,4}$ = 3 057 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ des apports de bois (Tab. XXIV)

$\lambda_{4,5} = \lambda_{0,1,4} + \lambda_{3,4}$.

$\lambda_{3,1} = \lambda_{1,4} + \lambda_{1,4} - \lambda_{0,1}$

$\lambda_{3,2} = \lambda_{2,4}$ (en supposant qu'il n'y a qu'une fructification annuelle)

$\lambda_{6,3} = \lambda_{3,1} + \lambda_{3,4} + \lambda_{3,2}$

$\lambda_{4,8} = \lambda_{1,4} + \lambda_{3,4} + \lambda_{2,4}$

$\lambda_{5,6} = \lambda_{6,3}$

$\lambda_{8,5} = \lambda_{4,8}$

Certains auteurs (MADGE, 1969, FITTKAU & KLINGE, 1973) estiment que l'opinion selon laquelle, dans les régions tropicales, une proportion élevée de feuilles est consommée par les animaux avant qu'elles ne tombent au sol, n'est pas avérée dans toutes les forêts et semble en tout cas exagérée. Dans les rares forêts tropicales où la consommation des feuilles a été évaluée, elle est apparue comme assez faible. DE LA CRUZ (1964) l'a estimée à 5.6 % de l'ensemble des feuilles pour des forêts tropicales de montagne, GOLLEY *et al.* (1975), dans la forêt de Panama, à environ 10 % des feuilles vertes et des fruits. La synthèse réalisée par ALEXANDRE (1981) pour les forêts tropicales donne une estimation moyenne de 7.8 % de la biomasse foliaire.

A Luiswishi, la pullulation des chenilles, comme la consommation des feuilles par les phytophages considérés dans leur ensemble, se cantonnent à la forêt claire et à la savane. On peut les considérer comme négligeables en muhulu.

b) En ce qui concerne les carnivores, la faible étendue du muhulu n'y permet qu'un passage sporadique dont on ne peut comptabiliser efficacement les effectifs et l'incidence. Il existe, en outre, une difficulté majeure, celle d'identifier et de répertorier les carnivores, en particulier les prédateurs de petite taille; une telle entreprise sortirait des limites de nos préoccupations.

Pour établir les cycles des éléments minéraux dans la forêt dense sèche, référence a été faite au modèle déterministe linéaire de GOLLEY *et al.* (1975). Celui-ci présuppose que si un écosystème forestier donné est en équilibre, les flux entrant et les flux sortant de cet écosystème sont également en équilibre. Il en résulte que le transfert minéral réciproque entre organes ou entre compartiments est également en équilibre. Celui-ci s'exprime par la relation : $dCi/dt = \sum (\lambda ij - \lambda ji) = 0$. Ci est la teneur en éléments dans un compartiment i, λij le coefficient de transfert d'un compartiment donneur i à un compartiment receveur j, t étant le temps de transfert.

L'analyse des cycles biogéochimiques en forêt dense sèche a été faite à deux niveaux compte tenu des manifestations particulières aux saisons. La manifestation la plus importante est la paralysie, en saison sèche, du cycle principal au niveau édaphique.En effet, selon GOLLEY *et al.* (1975), en saison sèche prononcée, les prélèvements des nutriments du sol par les racines ne s'opèrent plus. Et comme nous venons de le voir, il se produit alors simultanémant un transfert des feuilles au tronc et aux racines par translocation et un apport au sol des organes aériens morts, tandis qu'à la saison des pluies, tout le cycle biologique est opérationnel. Nous étudierons donc d'abord la saison des pluies et ensuite la saison sèche.

La circulation des éléments biogènes emprunte deux circuits distincts. Le circuit principal, le seul qui sera analysé dans la suite, C_1 - C_4 - C_8 - C_5 - C_6 - C_3 - C_1 (fig. 20), véhicule plus de 90 % du flux de ces éléments. C'est donc le cycle biologique. Le cycle secondaire, un cycle ouvert, prend en compte les entrées (input ou import) et les sorties (output ou export) de l'écosystème par des processus divers. Les principales entrées s'effectuent par les eaux météoriques ($\lambda_{0,1}$) et par le sous-sol ($\lambda_{7,5}$). Ces dernières, qu'on estime égales à la différence entre $\lambda_{0,1}$ et $\lambda_{5,10}$, n'ont pas été établies en raison du manque de données sur le bassin versant de Luiswishi et de la distance de plus de 1 km qui sépare la forêt dense sèche de la rivière. Cette dernière est, en effet, de plus de 1 km.

D'autres voies d'entrée et de sortie peuvent également être envisagées, par exemple les pertes et les gains dus au vent et aux déplacements des animaux, à la volatilisation des substances comme l'ammoniaque ou l'eau, à la fixation de l'azote atmosphérique (UNESCO, 1979). L'estimation de ces flux est évidemment difficile, et est rare, sinon inexistante dans la littérature. Les sorties concernent l'entraînement par ruissellement ou lessivage et aussi les exportations dues à l'exploitation humaine ou aux animaux qui migrent d'un écosystème à l'autre (TOUFFET, 1982). Les prélèvements de fruits par les frugivores, l'homme y compris (C_2, C_9), n'en représentent qu'une part minime. Dans une forêt de Panama où cette part a été évaluée, elle n'a représenté que 1 % des transferts totaux. Dans le muhulu, les signes de consommation des fruits ne sont visibles que pendant un laps de temps assez court, durant la petite saison sèche de janvier. La valeur correspondante y est vraisemblablement moindre encore.

A. LA SAISON DES PLUIES

Le transfert des éléments minéraux au sol par le pluviolessivage ($\lambda_{4,5}$) et par les détritivores ($\lambda_{4,8}$) forme le plus important flux, de l'ordre de 390 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ (fig. 20, Tab. XXX). Les prélèvements par les racines sont d'environ 82 % ($\lambda_{6,3}$).

La différence de 70 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ (18 %) constitue la quantité qui migre vers les profondeurs et les rivières. On peut remarquer qu'elle est équivalente à celle qui entre par les eaux de pluie incidentes ($\lambda_{0,1}$ = 69 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$), répondant ainsi aux conditions d'application du modèle déterministe linéaire.

Les transferts vers les organes assimilateurs et reproducteurs prennent 88 % des prélèvements par les racines ($\lambda_{3,1}+\lambda_{3,2}$). Les 12 % restants sont retenus dans le bois et retournent au sol par la chute des fractions ligneuses ($\lambda_{3,4}$).

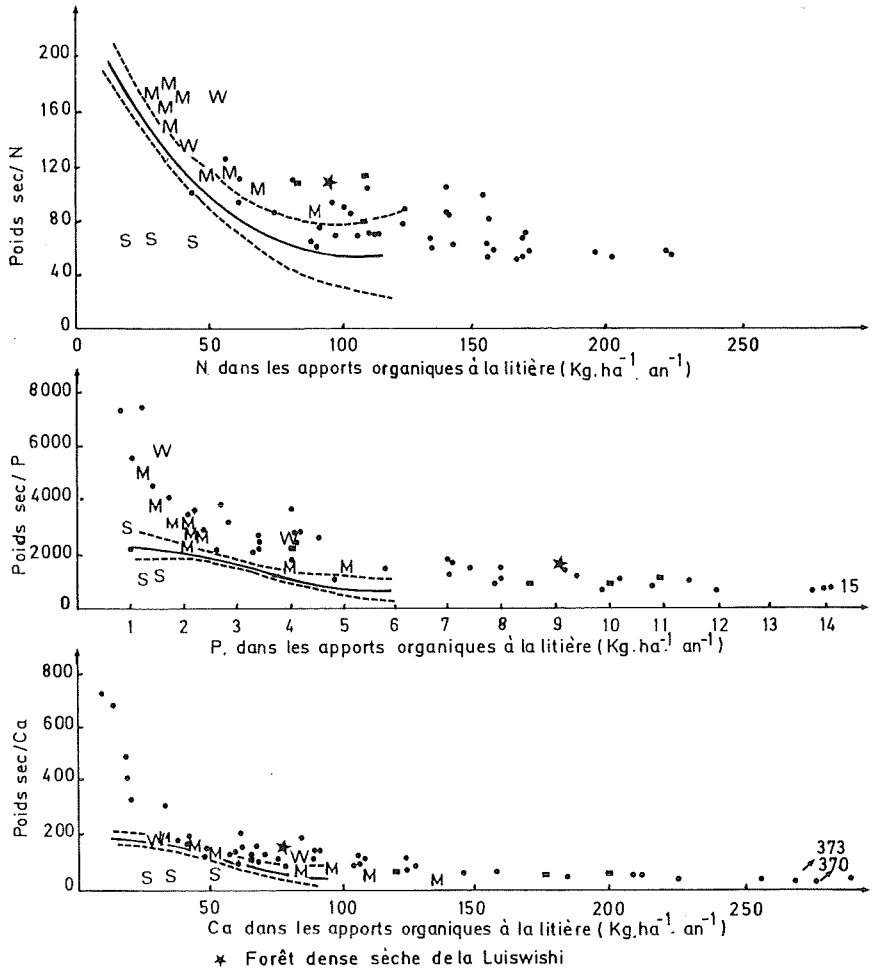


Fig. 21 : Indice d'efficacité de N, Ca et P au sein des forêts tropicales et du muhulu. • = plantations; M = forêts de montagne; W = forêts sur spodosol; S = savanes sèches; (en trait continu ; la régression polynomiale et l'intervalle de confiance au niveau 0,05, en traits discontinus). A partir d'une étude similaire des écosystèmes tempérés et boréaux (VITOUSEK, 1982, 1984).

- Efficiency index of N Ca and P into tropical forests and the muhulu. • = plantations; M = montane forests; W = forests on spodosols; S = dry savannas. Polynomial regression and confidence interval at the 0,05 level (dashed lines). From similar analysis in temperate and boreal ecosystems (VITOUSEK, 1982, 1984).

Remarquons l'importance du flux direct entre la frondaison et le sol par le pluvio-lessivage ($\lambda_{0.1.4} + \lambda_{0.3.4} - \lambda_{0.1} = 88.2$ kg. $ha^{-1}.an^{-1}$). Il constitue 38 % du transfert au sol des éléments minéraux par la litière.

L'accumulation des éléments biogènes dans la matière végétale vivante ou morte, la lenteur de la décomposition de la litière et la récupération presqu'instantanée et totale de la masse minérale que le sol reçoit annuellement des parties aériennes et des horizons holorganiques, entraînent l'absence d'horizon d'accumulation d'éléments chimiques et la concentration des racines dans les horizons organiques. La forêt dense sèche se trouve ainsi en équilibre chimique avec son substrat (homéostasie). Cet équilibre exprime la "grande plasticité écologique du muhulu" en ce qui concerne les conditions édaphiques et engendre malheureusement son instabilité vis-à-vis des facteurs anthropiques et climatiques; comme il en est d'ailleurs des forêts primaires équatoriales. On y reviendra au chapitre IV.4, étant donné son importance écologique et géographique.

Cinq variables, à savoir le quotient de pluviolessivage foliaire, le quotient de prélèvement des nutriments au sol, le taux de renouvellement, la mobilité et l'efficacité des éléments au sein du muhulu, ont été étudiées en vue de définir la vitesse de cheminement spécifique de chaque élément à travers les différents maillons du circuit principal de l'écosystème et ainsi d'en évaluer le dynamisme.

1. QUOTIENT DE PLUVIO-LESSIVAGE FOLIAIRE (P_1/A)

Il compare l'importance des éléments pluviolessivés par rapport aux éléments restitués au sol par la chute annuelle de feuilles. Quatre groupes d'éléments (Tab. XXXI) ont été identifiés.

a) Le potassium et le phosphore sont les plus facilement lessivés. Des quantités de l'ordre de 2.8 et 3.5 fois la valeur des apports foliaires à la litière atteignent annuellement les horizons édaphiques.

b) Le calcium et le magnésium sont pluviolessivés en raison de 43 et de 76 % de leur poids dans les apports foliaires au sol.

c) Cinq éléments, le cuivre, le fer, le manganèse, le sodium et le zinc, sont à l'opposé, résorbés ou retenus par les feuilles lors des précipitations et n'en sont donc pratiquement pas enlevés. La forte concentration de ces éléments dans les apports foliaires au sol par rapport à leurs teneurs dans le pluvio-lessivat, entraîne un rapport des valeurs relatives très élévé.

d) Enfin, l'azote n'est quasiment pas entraîné par les précipitations. Les teneurs élevées qui en font l'élément le plus abondant des essences du muhulu, suggèrent qu'il est sans doute récupéré dans la litière par les nombreuses radicelles mychorrhizées des horizons superficiels. Les essais de mise en évidence des bactéries libres fixatrices d'azote telles que *Azotobacter* spp., *Beijrinkia indica* et *Clostridium* spp., généralement citées, se sont révélés négatifs (MALAISSE-MOUSSET, 1974). L'atmosphère, source

importante d'azote, n'a cependant pas fourni de quantités appréciables dans les eaux des précipitations (v. III.6. A). Si cette constatation n'implique pas une pauvreté de l'atmosphère en cet élément, il permet de donner une place non négligeable aux prélèvements par les racines.

A l'examen des valeurs du tableau XXXI, concernant notamment le calcium, le potassium, le magnésium et le phosphore, il paraît clair que les feuilles du mois de septembre utilisées dans les expériences de décomposition étaient fortement appauvries à la fois par le pluviolessivage et par la translocation des éléments biogènes.

	P_l/A		P_r/A	
Ca	43	17	167	121
Cu	597	371	-598	-143
Fe	50	-	46	-
K	277	46	367	170
Mg	76	47	154	146
Mn	41	148	0.2	178
N	6	-	123	-
Na	1476	-	-1276	-
P	346	8	256	139
Zn	133	300	-4156	-2
	1	2	3	4

N.B. Colonnes 1 et 2 (P_l/A) quotient de pluviolessivage foliaire: Colonnes 3 et 4 (P_r/A) quotient de prélèvement défini ci-après. Les valeurs des colonnes 2 et 4 sont tirées de GOLLEY *et al.* (1975).

Tab. XXXI : Quotient (%) de pluviolessivage foliaire et taux de prélèvement des éléments minéraux pour deux forêts tropicales : 1, 3 (forêt dense sèche) 2, 4 (forêt de Panama)

- Leaves leaching ratio (%) and uptake ratio of mineral elements in two tropical forests. Column 1 and 3, dry evergreen forest; column 2 and 4, Panama forest.

Cela contribue également à expliquer la vitesse de dégradation lente de la litière foliaire. La comparaison des quotients (P_l/A) obtenus dans le muhulu avec ceux établis dans la forêt de Panama par GOLLEY *et al.* (1975), montre, sauf pour le manganèse et le zinc, des valeurs élevées pour le premier milieu et faibles pour le second.

2. QUOTIENT DE PRÉLÈVEMENT DES ÉLÉMENTS (Pr/A)

C'est le rapport des éléments prélevés au sol par les racines sur les éléments y amenés par la chute foliaire annuelle. Il donne, une autre dimension du fonctionnement du muhulu.

Les quantités de calcium, de potassium, de magnésium, d'azote et de phosphore prélevées sont relativement importantes. Elles sont de 1 à 4 fois plus élevées que leur masse respective dans les apports foliaires au sol. Les quantités relativement élevées de Fe et de Mn (Tab. XXXI) dans les apports foliaires à la litière par rapport à celles qui sont prélevées, entraînent des quotients assez faible, respectivement de 46 et 0.2 %. Ce sont en fait, des éléments qui sont retenus ou résorbés par les feuilles lors des chutes de pluie (III.6).

Enfin, la remarque faite précédemment au point 1 concernant les valeurs élevées du cuivre, du sodium et du zinc reste également valable dans le cas présent. De même, la comparaison des valeurs établies dans les deux forêts montre des prélèvements élevés en muhulu et faibles en forêt de Panama.

En ce qui concerne l'azote, bien que sa vitesse de libération par décomposition des litières soit faible et que le transfert par pluviolessivage soit presque nul, son taux de prélèvement est de plus d'une fois sa masse dans les apports foliaires au sol et souligne une activité relativement importante des racines. A ce propos, les travaux récents réalisés dans les écosystèmes forestiers africains par HÖBERG(1989) signalent une importante activité des mycorrhizes dans les zones soumises à une saison sèche marquée.

3. TAUX DE RENOUVELLEMENT (TURN-OVER)

On définit ce coefficient comme étant le rapport de la quantité de matière ou d'éléments biogènes renouvelée chaque année dans un compartiment de l'écosystème sur la quantité stockée dans ce même compartiment. Il s'exprime en années.

TOUFFET (1982) précise que ce taux relie la structure au fonctionnement de l'écosystème et permet d'y apprécier la vitesse de recyclage du flux d'énergie et d'éléments biogènes et donc l'état d'équilibre.

Le taux de renouvellement des éléments n'est pas constant; il varie avec l'écosystème et avec l'organe (Tab. XXXII). En général, la vitesse de recyclage des éléments est élevée, elle est maximale dans C_1, faible dans C_4 et encore plus réduite dans C_3. A l'exception du fer (2.9) et du manganèse (11.4), pour lesquels les vitesses de

renouvellement sont plus grandes en C_4 qu'en C_1, pour les autres éléments, elles s'établissent selon le gradient $C_1 > C_4 > C_3$. Il est intéressant de noter déjà ici la vitesse de recyclage relativement élevée du calcium en C_1 (0.50) et en C_4 (1.30). Il en est de même de l'azote (1.90 en C_1 et 1.00 en C_4), qui se révèle plus vite recyclé que le potassium ou le phosphore en C_4.

En comparant la forêt dense sèche de Luiswishi à la forêt dense humide de Panama, on constate en général que la vitesse de circulation des éléments est plus élevée dans la forêt de Panama que dans le muhulu. Dans les feuilles cependant, en dehors du fer, du magnésium et du manganèse, la vitesse de renouvellement devient beaucoup plus élevée dans la forêt dense sèche de Luiswishi. Ce comportement est à rattacher, vraisemblablement, à la présence d'une longue période de repos qui écourte la période végétative et augmente la vitesse de recyclage des éléments. Le phénomène est bien connu dans les zones désertiques où la germination autant que le développement et la mort des végétaux se font en un espace de temps relativement court.

	Feuilles C1		Bois C3		Litière C4	
Ca	0.50	0.90	48.60	12.40	1.30	1.10
Cu	0.20	1.30	3.10	14.00	5.10	0.30
Fe	2.90	0.40	4.30	4.60	0.30	1.00
K	0.80	0.80	84.20	15.20	3.20	0.20
Mg	1.20	0.90	33.50	11.80	1.30	0.60
Mn	11.40	1.70	5.70	66.30	0.002	1.40
N	1.90	-	101.30	-	1.00	-
Na	0.10	0.90	6.00	11.40	9.40	0.10
P	1.00	1.60	10.90	11.70	1.80	1.20
Zn	0.02	0.90	0.30	167.50	22.70	0.40
	1	2	3	4	5	6

N.B. Colonnes 1, 3, 5 forêt dense sèche de Luiswishi; Colonnes 2, 4, 6 forêt dense de Panama (GOLLEY *et al*, 1975).

Tab. XXXII: Taux de renouvellement des éléments biogènes (années) dans deux forêts tropicales humides

- Renewing rate (years) of biogenic elements in two humid tropical forests.

4. MOBILITÉ DES ÉLÉMENTS

La mobilité des éléments est définie comme étant le rapport en poids des éléments restitués au sol par la végétation sur les éléments que cette même végétation a

absorbé (ULRICH, 1968, cité par CLEMENT & TOUFFET, 1980). Elle rend compte de la vitesse de circulation dans le cycle biologique.

L'absorption par les plantes désigne la quantité de chaque élément contenue dans les parties vertes, à laquelle s'ajoute la fraction pluviolessivée (ROZE, 1980). A cause de la résorption ou de la rétention du cuivre, du fer, du manganèse, du sodium et du zinc lors de chutes de pluies, on ne tiendra compte que des éléments majeurs pour lesquels les taux de mobilité respectifs sont :

Ca	Mg	P	K	N
1.55	0.81	0.76	0.69	0.64

Le calcium présente un taux de mobilité élévé. Il vaut pratiquement deux fois celui de chacun des éléments pris isolement. Cette grande vitesse de circulation du calcium se comprend par le fait que la végétation du muhulu est pauvre en cet élément (fig.11). (Cette pauvreté se retrouve aussi dans la composition minérale des végétaux de la forêt claire. Elle est donc liée au site. Cela explique d'ailleurs que son temps de renouvellement en C1 et C4 est, à quelques exceptions près, plus court que celui de chacun des macroéléments (Tab. XXXII).

Pour l'ensemble de cinq éléments, leur mobilité reste relativement élevée. Elle répond d'une part, à la courte période d'activité des plantes du muhulu, comme souligné plus haut; d'autre part, à la faible vitesse de libération des éléments, laquelle crée au moment de reproduction un appel important et permanent vers les parties vertes.

5. EFFICACITÉ DES ÉLÉMENTS AU SEIN DU MUHULU

VITOUSEK (1982, 1984) définit l'efficacité (efficience ou rendement) d'un élément au sein d'un peuplement, comme la quantité (A) relativement importante de matière organique produite par unité de nutriment prélevée (EA). (A apports organiques à la litière en $kg.ha^{-1}.an^{-1}$, EA masse de l'élément dans les apports organiques à la litière en $kg\ ha^{-1}.an^{-1}$).

La discussion de cet indice ne concerne que trois éléments, à savoir le calcium, l'azote et le phosphore. Il s'agit des seuls éléments que VITOUSEK (1984) avait analysés dans 62 forêts tropicales. Ils permettent en conséquence d'établir des comparaisons pour mieux situer le muhulu au sein des forêts tropicales. Les écarts à la moyenne établis à partir des données fournies par l'auteur étant cependant beaucoup trop grands, aucune information utile n'en peut être tirée.

	Muhulu	Moyennes		Muhulu	Moyennes
Ca	125	134 ± 122	Mn	-1708	
Cu	-2121		N	103	96 ± 46
Fe	-7463		Na	-2153	
K	81		P	1110	2515 ± 2058
Mg	350		Zn	-1273	

Tab. XXXIII : Indices d'efficacité des éléments biogènes dans la forêt dense sèche et indice d'efficacité moyen de Ca, de N et de P calculés pour 62 forêts tropicales

- Efficiency index of the biogenic elements in a dry evergreen forest and mean efficiency index of Ca, N and P, evaluated for 62 tropical forests.

Au travers de la figure 21 néanmoins, il ressort qu'à l'exception du phosphore, les valeurs obtenues dans la forêt dense sèche se rapprochent ou sont parmi celles des forêts de montagne à efficacité élevée. Cela permet d'assurer, malgré six mois de repos de la végétation, une production annuelle de matière végétale équivalente à celle des écosystèmes tropicaux de basses altitudes où, selon DOMMERGUES (1963), un même élément peut revenir plusieurs fois dans le circuit. Quant aux autres éléments, l'absence d'une échelle de référence ne permet aucune indication significative.

En conclusion, le muhulu à *Entandrophragma delevoyi* fonctionne comme les forêts primaires de basses et hautes altitudes. Par des mécanismes complexes de compensation, la présence d'une saison sèche de six mois ne constitue pas un handicap susceptible d'entraver son équilibre.

B. LA SAISON SECHE

Alors que les débris végétaux des parties épigées continuent à alimenter la litière tout au long de l'année et de manière plus importante encore pendant la saison sèche, un certain nombre de postes, notamment ceux relatifs au prélèvement des éléments du sol par les racines, deviennent inexistants et par conséquent les transferts des éléments sont inhibés à ces niveaux. Le cycle principal se trouve disloqué et comporte plusieurs sections indépendantes (fig.20 B). La seule circulation interne qui subsiste encore s'effectue en sens unique, des organes terminaux vers les parties ligneuses.

A partir de ces constatations, on peut supputer ce qui s'est passé lors des épisodes climatiques secs au cours desquels la forêt dense sèche avait fortement reculé

pour ne subsister que dans les sites les plus favorables à partir desquels son expansion s'est faite à nouveau lors d'épisodes chauds et humides. Le mécanisme de cette mouvance sera discuté au chapitre IV.4. Mais d'ores et déjà, on peut retenir que la structure racinaire et la sécheresse prolongée du climat sont les éléments essentiels de la compréhension du recul de la forêt dense sèche.

CHAPITRE IV.3

PLACE DU MUHULU A *ENTANDROPHRAGMA DELEVOYI* AU SEIN DES FORETS DENSES TROPICALES

Un des objectifs de ce travail est de situer la forêt dense sèche à *Entandrophragma delevoyi* par rapport à l'éventail des forêts tropicales. La question que l'on se pose ici est celle de savoir si la connaissance des apports organiques à la litière et de leur cycle, de la composition chimique des végétaux ainsi que des flux des éléments minéraux, peut permettre d'inclure ou d'exclure sans ambiguité le muhulu des forêts denses humides auxquelles il est souvent rattaché.

Au niveau des forêts tropicales humides, la compilation des mesures des apports foliaires à la litière effectuée par BRAY & GORHAM (1964) a fourni une moyenne de 6.8 $t.ha^{-1}.an^{-1}$. Cette valeur est régulièrement mentionnée dans la littérature. Selon ALEXANDRE (1981), cependant, la forêt zaïroise à *Brachystegia* avait été reprise deux fois, ainsi que deux valeurs de forêt de montagne. De plus, l'estimation des apports foliaires à la litière avait été faite à partir des apports organiques totaux à la litière sur base d'un seul coefficient de 0.66 tiré des seules mesures de NYE (1961).

Tenant compte de ces erreurs, ALEXANDRE a proposé une moyenne corrigée de 7.1 $t.ha^{-1}.an^{-1}$ pour l'ensemble des peuplements naturels denses. D'autres auteurs, PROCTOR *et al.* (1983), LOWMAN (1988) entre autres, ont préféré situer leur estimation par rapport aux quantités totales extrêmes comprises entre 6 et 12 $t.ha^{-1}.an^{-1}$.

Les données disponibles relatives aux apports organiques totaux au sol dans les forêts tropicales naturelles, situent les valeurs extrêmes entre 3.4 et 15.3 $t.ha^{-1}.an^{-1}$. Celles-ci ont été établies respectivement par RAI (1981) dans la pluviisylve de South Bhadra (Inde) et par LAUDELOUT et MEYER (1954) dans la forêt ombrophile à

Macrolobium de Yangambi (Zaïre). Des quantités plus importantes (19, 23 et 25 $t.ha^{-1}.an^{-1}$) ont été enregistrées dans les forêts denses humides de Thaïlande par OGAWA *et al.* (1961) et KIRA *et al.* (1964). Elles sont toutefois rarement citées, parce qu'on les considère comme étant beaucoup trop élevées et même biaisées par le fait que les observations ne se sont même pas étalées sur une année entière.

Il convient d'ailleurs de rappeler la diversité des méthodes et des conditions d'observation quant à la mesure des apports organiques à la litière. En ce qui concerne les apports foliaires au sol, par exemple, bien qu'ils en constituent la part de loin la plus importante et la plus étudiée, les dimensions et le nombre de placeaux, la durée d'observation, la fréquence des récoltes demeurent très différents d'un auteur à l'autre (v. II.1. A). C'est pourquoi PROCTOR (1983) et VITOUSEK (1984) ont attiré l'attention sur les difficultés de comparer des données obtenues à partir de techniques non standardisées et d'employer des dénominations qui sous-entendent des réalités diverses (apports de bois au sol par exemple).

Pour notre part, c'est en considérant les données de la littérature en notre possession comme caractéristiques des forêts étudiées que nous tentons de situer la forêt dense sèche de Luiswishi.

En nous référant donc à l'annexe 1 relative aux apports organiques à la litière et aux quantités d'éléments minéraux majeurs habituellement analysés (Ca, K, Mg, N, P), la comparaison des valeurs moyennes de 6.62 ± 1.42 $t.ha^{-1}.an^{-1}$ d'apports de feuilles ainsi que les 10.12 ± 1.90 tonnes d'apports totaux annuels au sol, obtenues dans le muhulu à celles respectivement de 6.27 ± 1.88 ($n = 51$) et de 8.92 ± 3.63 ($n = 84$) $t.ha^{-1}.an^{-1}$ établies à partir des données des forêts denses tropicales, montre que ces valeurs sont comparables. D'autre part, on remarquera encore que la production de litière n'est nullement liée à la situation géographique d'une forêt, mais plutôt aux types biologiques dominants, ce qui entraîne une dispersion des valeurs.

Il se dégage donc que la diminution des quantités d'apports organiques à la litière en progressant du sud vers le nord à partir de zone équatoriale observée dans l'hémisphère boréal (BRAY & GORHAM, 1964), ne se retrouve pas dans l'hémisphère austral; et cela jusqu'aux limites de la région zambézienne et même au-delà, comme on peut l'apercevoir par l'importance des valeurs observées par LOWMAN (1988) en Australie (entre 30 et 34° de latitude sud). Ces valeurs varient entre 5.0 et 6.3 tonnes pour les apports foliaires et entre 8.3 et 10.9 tonnes pour les apports totaux à la litière. Cette diminution n'est donc pas un critère discriminatoire efficace capable de permettre une particularisation d'un écosystème forestier dense tel que le muhulu.

Il semble toutefois possible, sur base de la phénologie de la défoliation, de pouvoir faire une dissociation entre les forêts de basses et celles de moyennes et hautes terres, voire même selon DEVINEAU (1976) d'en établir une distinction physionomique!

Si on considère les éléments minéraux, les valeurs moyennes annuelles (Tab. XXIII) relatives au calcium (62.0) et à l'azote (96.0) s'écartent de la moyenne respective de 99 et 110 kg. $ha^{-1}.an^{-1}$ calculée en nous fondant sur les données de l'annexe 1. Celles en revanche qui concernent le potassium (38.5), le magnésium (22.1) et le phosphore (4.9), sont proches de leur moyenne respective (34, 26 et 5, Tab. XXXIV).

Notons en ce qui concerne le phosphore, que KLINGE *et al.* (1983) étaient parvenus à la même conclusion en délimitant dans les régions tropicales, les domaines de variation des macro-éléments des végétaux vivants (fig.11).

Ca (n = 54)	N (n = 52)	K (n = 48)	P (n = 52)	Mg (n = 48)
99.05 ± 83.57	110.05 ± 47.14	34.15 ± 28.26	5.04 ± 3.79	25.6647 ± 13.32
62.0	**96.0**	**38.5**	**4.9**	**22.1**

Tab. XXXIV : Quantités annuelles moyennes ($kg.ha^{-1}.an^{-1}$) d'éléments minéraux restituées au sol par les apports organiques à la litière en forêt tropicale (caractères normaux) et en forêt dense sèche (caractères gras).

- Mean annual amount ($kg.ha^{-1}.an^{-1}$)of mineral elements restored to the soil by the organic supplies to the litter in tropical forests (roman type) and in the dry evergreen forest (bold type).

Qu'il s'agisse de Ca et de N ou de K, de Mg et de P, la forte dispersion des valeurs (les coefficients de variation se situant entre 43 (N) et 84 % (Ca)) suggère leur lien avec la flore et la nature des sols. Comme dans le cas des apports organiques à la litière, la quantité d'éléments apportée au sol par la chute des parties aériennes, ne permet pas d'individualiser un écosystème déterminé. Nous confirmons l'idée de GOLLEY et RICHARDSON (1977) selon laquelle chaque forêt a une composition chimique unique, mais devrait partager des caractéristiques communes avec des écosystèmes de composition floristique et de fonctionnement similaire poussant sur des substrats chimiquement similaires.

CHAPITRE IV.4

NATURE CLIMACIQUE DES ILOTS DE FORET DENSE SECHE

Y a t-il quelqu'intérêt à démêler l'écheveau de l'origine des îlots de forêts denses sèches? La réponse à cette question est affirmative. En effet, la notion de climax est d'une grande importance dans la mesure où elle permet de situer les groupements végétaux dans la série évolutive régionale. Elle est aussi importante pour tenter de tracer l'histoire des paléoclimats et leurs conséquences sur le milieu physique et la végétation.

Les hypothèses relatives aux origines du muhulu telles qu'elles ont été énoncées au chapitre I.3 peuvent être regroupées ici en deux catégories, selon qu'on les lie à la présence d'un type de sol particulier (îlots relictuels ou édaphiques) ou au contraire qu'on les considère comme des forêts climaciques. De là découlent les difficultés qu'on éprouve à définir les processus par lesquels la forêt primaire a été morcellée en lambeaux dispersés dans la forêt claire.

Les activités anthropiques, plus spécialement la pratique locale de *chitimene* (pratique culturale qui consistait à déboiser un espace donné, à rassembler les végétaux coupés dans un couloir où ils sont brûlés afin d'y pratiquer la culture) et le feu de brousse *généralisé*, sont de plus en plus mis en question et jugés insuffisants pour expliquer seuls le recul de la forêt dense sèche, par ailleurs, ininflammable et situé dans une région qui a toujours été considérée comme sous-peuplée.

Définir le processu de régression du muhulu, est, dans une large mesure, élucider l'énigme de son origine. Une telle démarche suppose que l'on connaisse au préalable la structure et le fonctionnement de ce type de forêt. Or jusqu'ici, en dehors des travaux d'observation empirique et d'expérimentation de LHOAS (1957), SYMOENS et BINGEN-GATHY (1959) et SCHMITZ (1962) (chapitre I.3), la base de réflexion d'autres auteurs est plus spéculative que pratique.

L'écologie des forêts relictuelles et édaphiques revêt, bien sûr, un intérêt évident quant à la connaissance des caractéristiques des sites où ces forêts se sont maintenues. Les groupements végétaux de cette nature restant néanmoins cantonnés dans des espaces restreints, présentent un intérêt relatif limité et un faible attrait économique.

L'étude des îlots climaciques, au contraire, retient particulièrement l'attention des botanistes, des phytosociologues et des géographes. Le climax régional est en effet défini comme "la forme finale de végétation qui se trouve en harmonie parfaite avec l'interdépendance spécifique ainsi qu'avec les conditions actuelles du climat régional et de la maturité du sol" (GAUCHER , 1981). C'est donc une formation végétale capable de s'étendre dans un même climat régional, et susceptible par conséquent d'être prise en compte dans la résolution des problèmes cruciaux qui se posent à la zone tropicale, comme la savanisation des espaces jadis forestiers.

Sur base des travaux antérieurs (chapitre I.3) , auxquels nous venons de faire allusion, en particulier de ceux de SCHMITZ (1962), nous excluons l'éventualité d'îlots édaphiques ou hérités d'un climat ancien. Nous nous intéressons uniquement à la forêt dense sèche de Luiswishi en tant qu'un stade d'une série évolutive.

La question que l'on se pose est celle de savoir, à la lumière des études récentes, notamment celles relatives à la composition minérale des végétaux du muhulu, si on dispose de suffisamment d'informations nouvelles susceptibles de confirmer ou d'infirmer la nature climacique des îlots de forêts denses sèches?

Plusieurs critères peuvent être examinés pour différencier les forêts climaciques des forêts jeunes, spécialement la forte mycorrhization des racines d'arbres des forêts primaires, la structure racinaire et le statut minéral (STARK, 1971). Nous ne discuterons que ces deux derniers pour lesquels nous disposons des données.

A. LA STRUCTURE RACINAIRE DANS LES HORIZONS EDAPHIQUES

Décrivant la forêt vierge climacique amazonienne et la forêt secondaire non climacique (*Capoeira*), STARK (1971) en a, entre autres, comparé le système racinaire. Il est subhorizontal et superficiel dans la forêt climacique; il est orienté vers les profondeurs dans le cas des forêts non climaciques.

La recherche des racines menées en forêts tempérées belges (NOIRFALISE , 1969), a montré que la localisation des radicelles varie avec l'âge de la forêt et la compacité du sol. Ce dernier caractère entraîne un enracinement superficiel. L'auteur souligne qu'en tout état de cause, la majorité des racines est confinée dans les quarante premiers centimètres du sol.

Dans les régions tropicales où la plupart des travaux ont eu pour cadre des forêts connues comme climaciques, beaucoup d'auteurs, parmi lesquels KERFOOT (1963),

JENIK (1971), KLINGE (1976), ont abouti à la conclusion que la structure racinaire est analogue à celle observée dans les forêts caducifoliées tempérées. Dans les forêts de Kade (Ghana) et de Yangambi (Zaïre), d'un âge variant entre 2 et 50 ans, 85 % des racines se situent dans les trente premiers centimètres du sol (GREENLAND & KOWAL, 1960).

Profondeur (cm) Diamètres (cm)	0 à -25	-25 à -75	-75 à -100	Totaux
0.01 - 0.19	312.20	94.40	14.10	420.70
0.20 - 0.49	45.30	27.10	2.50	74.90
0.50 - 0.99	12.50	9.10	2.10	23.70
1.00 - 1.99	5.40	5.40	0.40	11.20
2.00 - 2.99	1.20	5.80	-	7.00
3.00 - 4.99	0.10	-	-	0.10
≥ 5.00	0.10	-	-	0.10
Totaux	376.80	141.80	19.10	537.70

Tab. XXXV: Structure racinaire ($m.m^{-2}$) de la forêt dense sèche de Luiswishi (résultats inédits partiellement empruntés à MALAISSE)

- Root structure ($m.m^{-2}$) of the dry evergreen forest of Luiswishi (unpublished results partly borrowed from MALAISSE)

Profondeur (cm) Diamètres (cm)	0 à -25	-25 à -75	-75 à -100	Totaux
0.01 - 0.19	295.70	42.00	11.10	348.80
0.20 - 0.49	28.00	11.20	2.40	41.60
0.50 - 0.99	8.30	8.30	2.70	19.30
1.00 - 1.99	2.90	4.40	1.30	8.60
2.00 - 2.99	-	-	-	
3.00 - 4.99	-	-	-	
Totaux	334.90	65.90	17.50	418.30

Tab. XXXVI : Structure racinaire ($m.m^{-2}$) de la forêt claire à *Brachystegia* spp . (résultats inédits de MALAISSE).

- Root structure (m.m-2) in the open forest with *Brachystegia* spp (unpiblished results of MALAISSE)

La forêt dense sèche à *Entandrophragma delevoyi,* compte environ 3800 km de racines à l'hectare, soit 70 % de l'ensemble des racines. De celui-ci, 3120 km (58 %)

sont des fines racines (diamètre inférieur ou égal à 0.20 cm), se trouvent entrelacés dans les vingt-cinq premiers centimètres du sol.

En forêt claire (Tab. XXXVI), en considérant les mêmes subdivisions du profil pédologique, les proportions sont relativement gardées. L'horizon superficiel (0 à 25 cm) concentre environ 3350 km de racines dont 2960 km de fines racines, valeur à peine inférieure de 5 % à celle enregistrée en muhulu (Tab. XXXV).

Le fait que les racines soient localisées dans les couches superficielles n'est donc pas une caractéristique des forêts climaciques. La distribution des racines est régie par un certain nombre de facteurs parmi lesquels la localisation des substances nutritives, l'humidité, l'aération et la conformation du sol sont les principaux (GAUCHER , 1981). Ces facteurs trouvent des expressions plus favorables dans les horizons supérieurs.

Dans de bonnes conditions, la recherche des nutriments et de l'eau paraît être plus déterminante dans l'orientation des racines. En effet, la création par les termites arboricoles de galeries aériennes comportant des éléments prélevés dans le sol, favorise le développement des racines aériennes, ce qui engendre une intrication de la rhizosphère et de la phyllosphère en forêts équatoriales. Dans les forêts tempérées, où les termites sont absents, il existe une simple une juxtaposition des deux milieux dont la limite coïncide avec la surface du sol (JENIK, 1971).

Si la structure racinaire ne permet pas de dissocier la forêt climacique des forêts non climaciques, elle est pourtant la clef de la compréhension de l'instabilité des muhulu et de leur réduction en lambeaux de dimensions réduites.

PAVLYCHENKO (1937, cité par KERFOOT, 1963, p. 21) signalait déjà que "Any disturbance of the major functions of the root system has a profound and usually deleterious effect upon the aerial portion of the plant. In fact, as it is fairly well known, the root systems are generally the first part of the plant to be affected by environmental changes, and the success of any plant or group of plants in different regions will depend largely on the adaptability of the root to those changes".

Deux facteurs majeurs qui entraînent la destruction des racines, les épisodes climatiques et les activités anthropiques (feux de brousse et abattage des arbres), peuvent être évoqués dans les variations d'extension de la forêt dense sèche.

1. MODIFICATIONS CLIMATIQUES

Les investigations consacrées à la géomorphologie du Shaba, plus précisément celles d'ALEXANDRE-PYRE(1967, 1971), ALEXANDRE (1984), ALEXANDRE et

ALEXANDRE-PYRE (1987), ont mis en évidence, l'alternance d'épisodes climatiques secs (de type désertique) et chauds et humides (de type équatorial) au cours du Quaternaire. Elles ont marqué les paysages naturels de la région. Des recherches palynologiques (MBENZA, 1983; ROCHE, 1989; VINCENS, 1989) ont montré que les forêts zambéziennes (forêt dense sèche, forêt claire, savane ligneuses, forêt-galerie) ont évolué vers une densification lorsque les conditions climatiques devenaient chaudes et humides; vers une réduction quand elles devenaient plus sèches (fig.22).

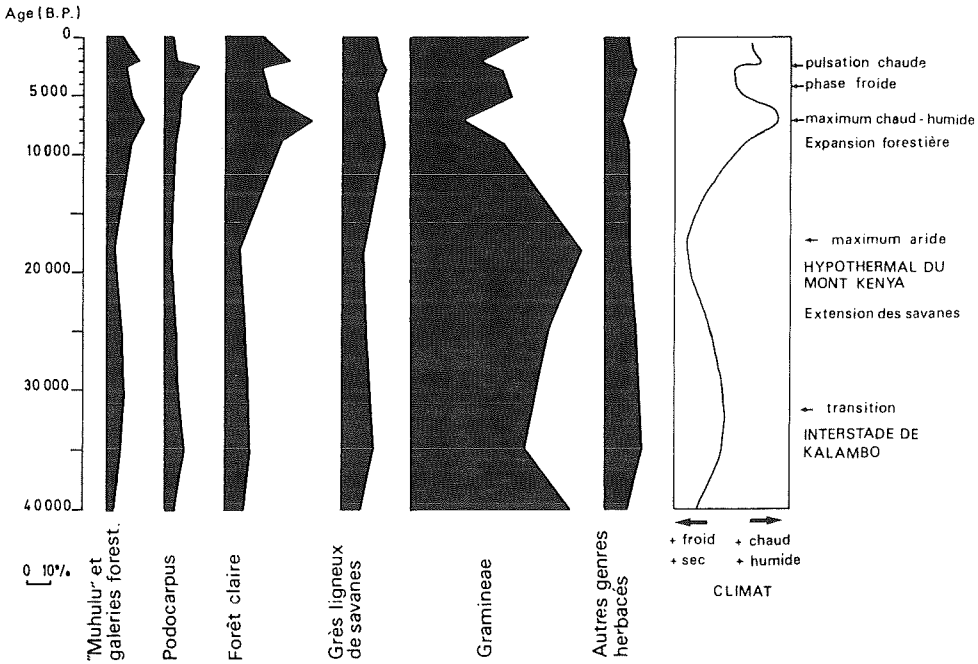


Fig. 22 : Synthèse des analyses polliniques effectuées sur des échantillons prélevés au Shaba méridional et de l'évolution du climat qui en est déduite pour les quarante derniers millénaires (MBENZA & ROCHE, 1980)

- Synthesis of the pollen analysis made on samples from the Southern Shaba and of the climate fluctuations inferred from them for the last 40 000 years (MBENZA & ROCHE, 1980)

Aux épisodes secs, les groupements végétaux forestiers se sont vraisemblablement confinés dans des sites propices à leur survie et à partir desquels ils se sont développés à nouveau chaque fois que le climat redevenait favorable. Il s'agit des fonds des vallées humides.

2. LES ACTIVITÉS ANTHROPIQUES

Bien que les forêts denses tropicales se maintiennent par le simple fait qu'elles ne brûlent pas, certains écrits (SCHMITZ, 1962, 1971 & STREEL, 1963) lient exclusivement, de manière peut-être trop simpliste, la déstabilisation et la réduction de la forêt dense sèche aux feux de brousse et à l'abattage des arbres. Il faut tempérer ces propos et les replacer dans leur chronologie. La sédentarisation des peuples primitifs a, certes, impliqué un recours régulier à la forêt, notamment pour la cueillette et la chasse, mais ces activités y ont été menées dans le respect de la nature, comme continuent à le témoigner aujourd'hui encore les indigènes de la forêt (Pygmées) et de la savane (Boshimans). Car en effet, la nature est un domaine sacré, source de vie pour ces peuples.

Les activités humaines dévastatrices sont proches de nous. ROCHE et BIKWEMU (1989) situent leur apparition vers 1500 B.P. dans le bassin de Kashiru au Burundi. Au Shaba, MBENZA (1983) note qu'elles sont relativement récentes.

Le *chitimene*, quoi qu'il ait été, sembletil, largement utilisé dans les environs de Lubumbashi à cause de la médiocrité des sols, les exploitations de bois pour des besoins divers, les feux de brousse, ne suffisent pas à expliquer l'état actuel de morcellement des muhulu. Le Shaba est une région souspeuplée (même aujourd'hui encore la densité de population au Shaba n'est que de 9 habitants au km^2 : chiffre de 1989).

La technique de chasse, avec incendie de la brousse, ne concerne que la forêt claire. Le recul de la forêt, postérieur à 3000 B.P.(période d'expansion des formations végétales actuelles), est synchrone d'une pulsation défavorable à son expansion (fig.22). Les feux de brousse ne peuvent donc être considérés comme la cause originelle de la réduction et de la naissance de la forêt claire; mais plutôt comme une conséquence de l'apparition de ces formations inflammables. Ce rôle est aussi celui de "léchages" répétés du front du muhulu exposé au faciès favorable au feu courant. Il en découle un recul progressif du front à la manière d'une érosion progressive, empêchant ainsi l'expansion et la jonction de divers massifs forestiers denses et maintenant la forêt claire dans un état d'équilibre instable.

En conclusion, en admettant que la forêt claire résulte de la dégradation de la forêt dense sèche, il apparaît, sur base des cartes de la végétation du Shaba (LHOAS, 1957; DEVRED, 1960), que cette forêt dense sèche a jadis occupé la quasi-totalité du Haut Shaba. Son morcellement et donc l'apparition de la forêt claire considérée comme antérieure à l'installation des bantu (SCHMITZ, 1962) ne peuvent être que consécutifs aux épisodes climatiques secs. Actuellement cependant, en utilisant volontairement les

incendies, en abattant les arbres, l'homme devient le seul grand responsable de la réduction et de la disparition de la forêt.

B. LA COMPOSITION CHIMIQUE DES VEGETAUX VIVANTS

La composition minérale des végétaux des forêts tropicales telle qu'on la découvre dans le présent travail (Tab. XIV) et dans les travaux antérieurs (notamment ceux de GRUBB, 1977; GOLLEY et RICHARDSON, 1977), dépend de la nature des espèces constitutives, du type de sol sur lesquels ces forêts sont établies et de l'âge des essences concernées. En ce qui concerne la variation due à l'âge des peuplements, elle n'est évidente que pour les forêts jeunes , deux ans et moins (FÖLSTER *et al.*, 1976, dans la forêt de Colombie, BARTHOLOMEW *et al.*, 1953, dans les forêts équatoriales de Yangambi au Zaïre).

Quant à la variation dans le temps de la composition minérale des végétaux laquelle est en fait l'expression de la migration des éléments à travers les différents organes de la plante, elle n'est pas non plus particulière à une forêt donnée. Elle résulte d'un processus de maintien d'équilibre, inhérent à tout écosystème forestier même si dans certains cas elle est peu perceptible.

En conclusion, la composition minérale ne peut permettre le départ entre les forêts climaciques de celles qui ne les sont pas. Nos analyses confirment les résultats obtenus auparavant par GOLLEY et RICHARDSON (1977, p. 43) dans les forêts de Panama en comparant le contenu minéral de neuf forêts, "There is relatively little commonality between types of forest and that there is much more between geochemical factors governing elemental distribution".

Si l'on ne peut caractériser les forêts climaciques vis-à-vis des autres par leur seule composition minérale, pas plus qu'il n'est possible de distinguer les forêts tempérées des forêts équatoriales selon ce même critère, , la circulation des éléments biogènes s'opère néanmoins en circuit fermé dans un écosystème forestier climacique et le différencie vis-à-vis d'un écosystème jeune. Le muhulu de Luiswishi avec sa capacité d'autoréguler des masses importantes d'éléments essentiellement stockées dans la phytomasse et la matière organique morte, constitue la preuve chimique du niveau ultime d'évolution atteint par la forêt dense sèche.

La germination dans la forêt claire des graines d'espèces de la forêt dense sèche, la colonisation de divers biotopes du Shaba méridional par cette même forêt dense sèche, l'absence dans la région d'une formation plus évoluée qu'elle, l'homéostasie,

constituent des preuves suffisantes pour affirmer la nature climacique des forêts denses sèches.

L'expansion des forêts denses peut encore être observée sur une plus grande échelle. En effet, la plantation des arbres fruitiers en l'occurence, *Persea americana, Elaeis guineensis, Cola nitida, Pachylobus edulis*, pratique courante dans certaines parties du Zaïre (Bas-Zaïre, Bandundu, Kasaï), dans les zones en défens entourant les villages, est le point de départ de l'extension de massifs ligneux qui se densifient progressivement au fil de temps. Ils s'enrichissent d'espèces sempervirentes grâce à la dyszoochorie, surtout lorsque les villages ne sont pas trop éloignés de lambeaux forestiers le plus souvent de type galeries. Cette expansion permet d'entrevoir la dynamique de la végétation des régions des savanes.

Une dynamique analogue s'observe pour d'autres îlots de forêt dense sèche. Dans le Bandundu, les îlots de forêt dense sèche à *Cryptosepalum exfoliatum* subsp. *pseudotaxis* (*bisangi*) reconquièrent la forêt claire (*mabwati*). Cette conquête a inspiré la sagesse bantu de plusieurs adages imagés dont le plus expressif est certainement "Mua kala nseki muakuma bisangi" (*Yaka-Kwango*), qui littéralement se traduit par : sur le sol nu s'est installée la forêt dense.

Les autochtones ne sont pas intrigués outre mesure par la naissance et le développement d'une forêt dense. C'est un phénomène qu'ils vivent depuis des temps immémoriaux. Ils ne parviennent cependant pas à réaliser l'impact du feu sur le sol et la végétation; comme ils n'arrivent pas non plus à se défaire d'une fâcheuse habitude ancrée dans leurs moeurs, celles de brûler la brousse pour des raisons agricoles et cynégétiques.

L'évolution plus ou moins généralisée de différents groupements végétaux vers une formation dense dans les divers territoires de la région zambézienne, en l'absence d'activités anthropiques, incite à penser que la forêt dense est le climax non seulement du Shaba méridional mais de la majeure partie de la région zambézienne.

SYNTHESE ET CONCLUSION GENERALE

L'étude des influences climatiques sur le cycle biogéochimique a permis de définir le modèle de fonctionnement de la forêt dense sèche du Shaba méridional. Celui-ci est entièrement contrôlé par l'alternance dans le climat de deux saisons bien contrastées qui se distinguent par la présence ou au contraire l'absence de précipitations laquelle se répercute tant sur les cycles des apports organiques à la litière que sur la composition minérale des végétaux. C'est elle qui en exprime le mieux le rythme et les aspects quantitatifs.

En se référant au rythme annuel de la chute des débris organiques épigés, deux cycles principaux ont été identifiés. Il y a d'un côté, le cycle de la défeuillaison ainsi que celui de la dissémination des diaspores pour lesquels la période de chute massive coïncide avec la saison sèche. Les quantités obtenues représentent 73 et 62 % des apports organiques annuels à la litière respectifs (6623 et 245 $kg.ha^{-1}$). De l'autre, celui de la chute de bois mort qui, à l'opposé, atteint une intensité maximale (62 %) en saison des pluies.

Les deux types de cycles évoluent en quasi-opposition de phase, soulignant par là le caractère non aléatoire de la chute de "litière". De ce fait, les influences marquées du climat régional sur ces cycles pourraient être étendues à ceux d'autres formations végétales de la dition. A titre d'exemple, l'analogie qualitative avec les mêmes cycles en forêt claire (MALAISSE *et al.*, 1975), montre qu'il en est ainsi.

En ce qui concerne la variation temporelle de la composition minérale des différents organes végétaux, le niveau des teneurs principalement en macroéléments, est généralement déterminé par les influences concourantes du potentiel de pression de l'eau du sol et du potentiel de pression de l'atmosphère.

La redistribution saisonnière et périodique des éléments entre les organes assimilateurs et les parties ligneuses, se résout en un mécanisme de cession et de rétrocession. Il implique au niveau minéral que les débris organiques épigés, quels qu'ils soient, récoltés en période de chute massive, sont appauvris. C'est une stratégie vitale de maintien d'équilibre sans lequel la forêt disparaitraît de ce milieu où les prélèvements des éléments minéraux nutritifs du substrat pédologique ne sont possibles qu'en saison des pluies. Le flux et le reflux des éléments minéraux dans l'écosystème expliquent le phénomène migratoire. Celui-ci n'est ni lié à l'âge des feuilles ni à un organe déterminé de la plante; mais englobe tout l'écosystème

Le rôle du climat réside dans sa capacité d'exercer une influence sur le cycle biologique, c'est-à-dire celui d'imposer, entre le biotope et la biocénose, le sens du déplacement des flux des éléments biogènes. Il ne semble pas en être, en tout état de cause le déclencheur. Ainsi, le débourrement qui, souvent, se produit pendant la saison sèche avant même le début des pluies, est lié aux rythmes biologiques des végétaux de la dition et non à un retour des pluies.

Par ailleurs, la biomasse foliaire, la biomasse ligneuse et la litière, constituent les principaux réservoirs minéraux à partir desquels les éléments biogènes sont prélévés et redistribués à travers les compartiments de l'écosystème muhulu. Par le modèle déterministe linéaire de GOLLEY *et al.* (1975), on établit qu'un flux des éléments minéraux de l'ordre de 390 $kg.ha^{-1}$ arrive annuellement au sol. Environ 320 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ sont recyclés par les racines.

Les pertes par entraînement vers les horizons de profondeur et les rivières sont de l'ordre de 70 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$, équivalentes aux entrées par l'atmosphère. La végétation ne vit plus au dépend d'un manteau d'altération déjà lessivé, mais au contraire, elle lui restitue les éléments minéraux nutritifs.

Leur récupération rapide et totale par les racines crée, en toute saison, une situation de relative constance de la composition minérale du sol. Cela indique donc un état d'homéostasie du muhulu, type de fonctionnement qui caractérise un stade climacique, terme ultime d'une série évolutive progessive.

La dégradation du matériel mort se trouve également sous la dépendance de l'alternance des deux saisons. Les pertes pondérales n'ont lieu qu'en saison des pluies. Cependant, à l'encontre de ce qui est habituellement observé dans les régions tropicales, la décomposition de la litière est très lente. Les taux annuels obtenus en usant les formules adéquates - celles de JENNY *et al.* (1949) en l'occurrence (76 % pour les feuilles, 37 % pour le bois) -, ou en observant la disparition d'une quantité déterminée de litière (55 % pour les feuilles, 10 % pour le bois), sont proches. Il faut 6 ans pour que la litière foliaire annuelle disparaisse totalement et 13 ans en ce qui concerne le bois. Cette lenteur est attribuée à plusieurs facteurs :

a) la nature de l'humus. Il est apparu que les caractéristiques de cet humus le rapprochent plutôt du moder que du mull,

b) la discontinuité des précipitations au cours de l'année. Bien que certains travaux (notamment ceux de BIRCH, 1968, cités par MENAUT, 1974) considèrent au contraire que l'alternance des saisons est un facteur idéal pour la décomposition des litières, les observations de terrain prouvent le contraire. Il existe plutôt une période active

pendant laquelle la décomposition a lieu, et une période de repos correspondant à la saison sèche.

c) l'absence d'une action de grande envergure des termites. Cette particularité place d'ailleurs le muhulu dans une catégorie de formation végétale exceptionnelle par rapport à d'autres forêts denses et même la forêt claire voisine où le rôle des termites est prépondérant. Dans ce dernier milieu, les termites par leur campagne de récolte de matières organiques pratiquent une véritable razzia qui n'a de concurrent que les feux de brousse.

Au niveau de la libération des éléments chimiques, à l'exception d'un départ facile et important de potassium et quelques fois de fer et de phosphore, les éléments étudiés dans le cadre du présent travail sont fortement retenus dans les tissus végétaux. Il en résulte que l'entraînement de certains éléments et la rétention des autres engendrent, pour ceux retenus, une augmentation relative des teneurs, quel que soit l'emplacement des échantillons en observation. Cela place de nouveau le muhulu parmi les milieux particuliers en région tropicale où généralement, les courbes de libération des éléments chimiques et de perte pondérale sont similaires.

Une difficulté de libération des éléments chimiques pendant la décomposition de la litière confère au pluviolessivage de la frondaison, un rôle important dans l'entraînement des nutriments vers le sol et leur mise à la disposition des plantes. Les quantités apportées par cette voie, y compris l'apport par l'atmosphère (157 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$), représentent environ 67 % de la masse minérale annuelle que les apports organiques à la litière restituent au sol.

Une seconde source de nutriments pour la phytocénose, certainement la plus importante, est l'absorption des éléments, sans doute essentiellement par l'entremise de mycorrhizes présents dans les horizons organiques. C'est en particulier le cas de l'azote, macro-éléments non libéré par le pluviolessivage et dont le taux de prélèvement annuel de 123 % (Tab. XXXII) le rattache aux autres éléments majeurs (Ca, K, Mg, P) également récupérés dans une grande proportion. Les taux de récupération sont compris entre 154 (Mg) et 367 % (K).

La grande productivité du muhulu associe ce peuplement à la majorité des forêts denses de basses terres. Qu'il s'agisse de la défeuillaison ou de la chute des débris organiques totaux, les quantités respectives obtenues dans la forêt dense sèche (6.62 et 10 $t.ha^{-1}.an^{-1}$) sont comparables aux valeurs moyennes établies dans les forêts susmentionnées (6.27 ± 1.88, $n = 51$; 8.92 ± 3.63, $n = 84$). Cette capacité est rendue

possible par des taux de renouvellement élevés, par la grande mobilité et efficacité des nutriments circulant au sein de la forêt dense sèche.

En n'examinant que les taux de renouvellement des cinq éléments majeurs dont il a été question plus haut, les évaluations en forêt dense sèche pour les feuilles (C_1) et la litière (C_4), sont sensiblement analogues à celles obtenues par GOLLEY *et al.* (1975) dans une forêt ombrophile du Panama.

La mobilité des mêmes éléments est comprise entre 0.64 (N) et 1.55 (Ca). Elle est la plus élevée pour le calcium, élément faiblement représenté dans les végétaux du muhulu; elle est faible pour l'azote, élément le mieux représenté parmi ceux étudiés ici, mais difficilement libéré lors du pluviolessivage des frondaisons et au cours de la décomposition de la litière.

Quant à l'indice d'efficacité des éléments, en ne considérant toujours que les macro-éléments, les valeurs sont comprises entre 81 (K) et 1110 (P) (v. IV.2. A. 5). La comparaison faite pour trois d'entre eux, à savoir le calcium (125), l'azote (103) et le phosphore (1110) pour lesquels VITOUSEK (1984) a étudié les indices d'efficience dans 62 forêts tropicales, considère la valeur de deux premiers éléments cités comme étant assez proche de celle des forêts de montagne dont l'efficacité est par ailleurs assez élevée; tandis que celle du P s'en éloigne tout en occupant dans la distribution une position moyenne.

Eu égard à ce qui précède et dans le climat actuel, l'inhibition en saison sèche du cycle biologique principal ne constitue pas un handicap au fonctionnement de la forêt dense sèche, d'autant plus que les activités biologiques fonctionnent au ralenti. Par ces mécanismes, un schéma de diminution des apports organiques à la litière à mesure que l'on s'éloigne de l'Equateur (BRAY & GORHAM, 1964; MOSANGO, 1989 - 1990), ne peut être utilisé efficacement pour distinguer dans l'hémisphère sud, les forêts tropicales des forêts équatoriales.

En ce qui concerne la place du muhulu dans la série évolutive de Luiswishi, l'état homéostasique de cette forêt, sa capacité de s'étendre sur des substrats variés et de phagocyter les formations qu'elle envahit, peuvent être considérés comme des preuves tangibles de sa nature climacique. Par ailleurs, la répétitivité dans des territoires éloignés du Shaba du même phénomène d'envahissement des formations ouvertes par les formations denses, laisse à penser que dans la majeure partie de la région zambézienne, la forêt dense constitue vraisemblablement le climax. L'alternance d'épisodes climatiques successivement humides et un peu plus chauds (Pluviaux) et secs (Interpluviaux) est à l'origine de son recul et de sa réduction en îlots de dimensions réduites. Les muhulus se

seraient maintenus dans des sites à économie d'eau plus favorable, sorte de *nunataks,* qui auraient été le point de départ de nouvelles extensions chaque fois que les conditions climatiques le permettaient. Ce n'est que plus tard que les activités anthropiques ont renforcé l'isolement des îlots et ont maintenu et maintiennent encore aujourd'hui la forêt claire dans une situation d'équilibre instable (pyroclimax).

REMERCIEMENTS

Grâce à l'obligeance de Docteur R. MACHIROUX, les analyses chimiques du matériel ont pu être réalisées. Les Professeurs J. ALEXANDRE, J. LAMBINON, F. MALAISSE et le Docteur J. REMACLE, chacun dans son domaine, ont été, par la pertinence de leurs critiques et de leurs suggestions, d'un secours inestimable dans l'aboutissement de cette publication. J'exprime à chacun ma plus grande reconnaissance.

BIBLIOGRAPHIE

ABBE, T., 1980. The role of termites in the process of wood de composition in Pasoh Forest Reserve. *Rev.Ecol.Sol*, 17, 1, 23-40.

ADAM, J, 1956. Eléments pour la phytosociologie de l'AfriqueOccidentale. II. Inventaire d'un boisement d'apparence climacique dans la région de Darou(Cercle de Koalack), Sénégal. *Bull.Soc.Bot. France*, 103, 12, 20-21.

ADIS, J., FURCH, K. & IRMLER, U., 1979. Litter production of Central Amazonian blackwater inundation forest. *Trop.Ecol.*, 20, 2, 236-245.

ALEXANDRE, D.Y., 1981. L'indice foliaire des forêts tropicales. *Acta Oecologica*, 2, 4, 299-312.

ALEXANDRE, J, 1977. Le bilan de l'eau dans le miombo (forêt claire tropicale). *Bul. Soc. géog Liège*, 13, 107-126.

ALEXANDRE, J., 1984. Critère pour une datation des cuirasses latéritiques. *Bull. Séances Acad. roy. Sci. Outre-Mer*, 30, 2, 159-167.

ALEXANDRE, J. & NZENGU, J., 1974. Le régime hydrique dans les sols de la région de Lubumbashi (Haut-Shaba, Zaïre), *Pédologie*, 24, 1, 49-63.

ALEXANDRE, J. & ALEXANDRE-PYRE, S., 1987. La reconstitution à l'aide des cuirasses latéritiques de l'histoire géomorphologique du Haut-Shaba. *Z.Geom.* N.F., Suppl.Bd., 64, 119-131.

ALEXANDRE-PYRE, S., 1967 . Les processus d'applanissement de piémont dans les régions marginales du plateau des Biano. *Pub. Univ. Off. du Congo*, Lubumbashi, 16, 52 p.

ALEXANDRE-PYRE, S., 1971. Le plateau des Biano (Katanga) Géologie et Géomorphologie Mém. Acad. Roy. Sci. Outre-Mer, Cl. Sci. nat. méd, nouv. sér.4, 18, 3, 151 p.

ALONI, K., MALAISSE, F. & KAPINGA, I., 1983. Rôle des termites dans la décomposition du bois et le transfert de terre dans une forêt claire zambézienne (Shaba, Zaïre). *New Trends in Soil Biology.* 600-602.

ANDERSON, J.M., PROCTOR, J. & VALLACK, H.W., 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. III. Decomposition processes and nutrient losses from leaf litter. *J.Ecol.*, 1, 503-527 .

AUBREVILLE, A.., 1949. *Climats, forêts et désertification del'Afrique tropicale.* Paris, 351 p.

AUBREVILLE, A., 1957. Echos du Congo belge : Climax yangambiens. Muhulu-termitières fossiles géantes et forêts claires katanguiens. *Bois et For.Trop.*, 51, 28-39.

AUCLAIR, D. & METAYER, S., 1980. Méthodologie de l'évaluation de la biomasse aérienne sur pied et de la production en biomasse des taillis. *Acta Oecologica.*, 1, 4, 357-377.

AUSSENAC, G., BONNEAU, M. & LE TACON, F., 1972. Restitution des éléments minéraux au sol par l'intermédiaire de la litière et des précipitations dans quatre peuplements forestiers de l'Est de la France. *Oecol. Plant.*, 7, 1, 21 p.

BARTHOLOMEW, W.V., MEYER, J. & LAUDELOUT, H., 1953. Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi (Belgian Congo) region, with some preliminary results on the decomposition of plant materials on the forest floor. *Publ. I.N.E.A.C., Sér. Sc.*, 57, 27 p.

BATE, G.C., & GUNTON, C., 1982. Nitrogen in *Burkea* savanna, ecology of tropical savannas. *Ecological studies*, 42, 498-513.

BECK, L., 1971. Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. *Amazoniana* , 3, 69-132.

BERG, B., 1979. Decomposition of needle litter retention and release of nitrogen. Is there a mecanism controlling the release of nitrogen ? *OLP*, 51, 104-108

BERNHARD, F., 1970. Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côted'Ivoire. *Oecol.Plant.*, 5, 247-266

BERNHARD-REVERSAT, F., 1972. Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de basse Côted'Ivoire. *Oecol. Plant.*, 7, 279-300.

BERNHARD-REVERSAT, F., 1976. Essai de comparaison des cycles d'éléments minéraux dans les plantations de Framiré (*Terminalia ivorensis*) et en forêt naturelle de Côted'Ivoire. *Bois et For.Trop.*, 167, 25-38.

BERNHARD-REVERSAT, F., HUTTEL, C. & LEMEE, G., 1972. Quelques aspects de la périodicité écologique de l'activité saisonnière en forêt ombrophile sempervirente de Côted'Ivoire. *Tropical Ecology*, 217-234.

BERNHARD-REVERSAT, F., HUTTEL, C. & LEMEE, G., 1979. Structure et fonctionnement des écosystèmes de la forêt pluvieuse sempervirente de Côted'Ivoire. In : *Ecosystèmes Forestiers Tropicaux*, UNESCO/ PNUE, 14, 740 p., pp. 605-625.

BERRUEX, M., 1958. Contribution à la connaissance de l'atmosphère équatoriale : une année de radiosondages à Léopoldville. *Acad.Roy.Sc.Col.Mém.*, 5, 5, 79 p.

BOCOCK, K.L., 1964. Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *J.Ecol.*, 52, 273-284.

BOCOCK, K.L. & GILBERT, O.J., 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and Soil*, 9, 2, 179-185.

BONGERS, F., ENGELEN, D. & KLINGE, H., 1985. Phytomass structure of naturel plant communities on spodosols in southern Venezuela : the Bana Woodland. *Vegetatio*, 63, 13-34.

BOULLARD, B., 1974. Un problème d'écologie forestière : les mycorrhizes, In : P. PESSON (Ed.) *Ecologie forestière, la forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune.*, 382 p., pp. 175-192.

BOURGUIGNON, P., CALEMBERT, J. & STREEL, M., 1960. *Prospection pédobotanique des plaines supérieures de la Lufira (Haut-Katanga).* Pub. F.U.L.R.E.A.C., Liège. 111 p.

BRASSELL, H.M., UNWIN, G.L. & STOCKER, G.C., 1980. The quantity, temporal distribution and mineral element content of litter fall in two forest types at two sites in tropical Australia. *J.Ecol.*, 68, 123-139.

BRAY, J.R. & GORHAM, E., 1964. Litter production in forest of the world. *Adv.Ecol.Res.*, 2, 101-158.

BULDGEN, P. & REMACLE, J., 1981. Influence of environmental factors upon the leaching of cations from undisturbed microcosms of beech and spruce. Soil *Biol.biochem.*, 13, 143-147.

BULTOT, F., 1950. Carte des régions climatiques du Congo belge établie d'après les critères de Köppen. Publ. I.N.E.A.C., Bur. Clim., 2, 15 p.

BULTOT, F., 1956. Etude statistique des pluies intenses en un point et sur une aire au Congo belge et au RuandaUrundi. Publ. I.N.E.A.C., Bur.clim., 11, 90 p.

BULTOT, F., 1971-1972. *Atlas climatique du bassin congolais.* Tomes 1, 2, 3. Pub. I.N.E.A.C.

BULTOT, F., 1974. *Les progrès de la connaissance en climatologie générale et tropicale.* Inst. Roy. Météor., Bruxelles, 45 p.

CHAPMAN, J. & WHITE, F., 1970. *The evergreen forests of Malawi.* Common For. Inst., Oxford, 190 p.

CLEMENT, B. & TOUFFET, J., 1980. Répartition et évolution dela matière organique et des éléments biogènes dans la lande mésophile des monts d'Arrée (Finistère). *Bull. Ecol.*, 11, 3, 307-314.

COLLINS, N.M., 1980. The effect of logging on termite (isoptera) diversity and decomposition process in lowland dipterocarp forests. *Tropical Ecology & Development*, 113-121.

COLLINS, N.M., 1981. The role of termites in the decomposition of wood and leaf litter in the southern Guinea savanna of Nigeria. *Oecologia*, 51, 389-399.

COMBES, M.R., 1926. Emigrations des substances azotées des feuilles vers les tiges et les racines des arbres au cours du jaunisement automnal. *Rev.Gén.Bot.*, 38, 430-686.

COOPER, A., 1982. Litter fall and decomposition in tropical xermorphic woodland and scrub. *Trop.Ecol.*, 23, 2, 193-207.

CORNFORTH, I.S., 1970. Leaf fall in a tropical rain forest. *J. Appl.Ecol.*, 7, 603-608.

CRABBE, M., 1986. La nébulosité et la visibilité au Zaïre. Acad. Roy. Sc. Outre-Mer, Bruxelles, 92 p.

CROSSLEY, D.A. Jr. & HOGLUND, P.P., 1962. A litter bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. *Ecology*, 43, 571-573.

C.S.A./C.C.T.A., 1956. *Phytogéographie.* Yangambi, 22, 33 p.

DANTAS, M. & PHILLIPSON, J., 1989. Litterfall and litter nutrient content in primary and secondary amazonianan terra firma rain forest. *J.Trop.Ecol.*, 5, 27-36.

DE LA CRUZ, A., 1964. A preliminary study of organic detritus in a tropical forest ecosystem. *Rev.Biol.Trop.*, 12, 175-185.

DELECOUR, F., 1981. *Initiation à la pédologie.* Science du Sol. Gembloux, 78 p.

DELEVOY, G., 1928-1929. *La question forestière au Katanga (Congo belge)*, 3 vol., XX + 252, XV + 525, XII + 15, 299 p. Bruxelles.

DELEVOY, G., 1933. Contribution à l'étude de la végétation forestière de la vallée de la Lukuga (Katanga septentrional) *Mém. Inst. Roy. Col. Belg.*, Sc. nat. méd.,1, 8, 124 p.

DELEVOY, G., 1948. *Notes de sylviculture katanguienne.* Publ. C.S.K., Bruxelles, 121 p.

DELEVOY, G, 1950. Aperçu forestier sur le Katanga méridional. *Bull. Soc. For. belg.*, 171-191

DESENFANS, R., 1950. La cartographie des groupements végétaux du degré carré de Sokele. C.R.Congr.Sc., Elisabethville, Publ. C.S.K., 4, 1, 42-71

DESENFANS, R., 1952. Rapport sur la végétation des feuilles Sokele et Haut-Lomami. Serv.Géogr. et Géol., C.S.K. (inédit).

DESHMUKH, I., 1985. Decomposition of grasses in Nairobi National Park, Kenya. *Oecologia*, 67, 147-149.

DEVINEAU, J.L., 1976. Données préliminaires sur la litière et la chute des feuilles dans quelques formations forestières semi-décidues de moyennes Côte-d'Ivoire. *Oecol. Plant*, 11, 4, 375-395.

DEVINEAU, J.L., 1982. Etude pondérale des litières d'arbres dans deux types de forêts tropophiles en Côted'Ivoire. *Ann.Univ. Abidjan, Serie E (Ecologie)*, 15 26-62.

DEVRED, R., 1958. La végétation forestière du Congo belge et du RwandaUrundi. *Bull.Soc.Roy.For.Belg.*, 409-468.

DEVRED, R., 1960. La cartographie de la végétation au Congo belge. *Bull. Agr. Congo belge et Rwanda Urundi*, 51, 3, 529-542.

DIKUMBWA, N., 1983. Les apports organiques à la litière en forêt dense sèche (muhulu) de la Luiswishi, Shaba, Zaïre. Univ. Lubumbashi, 59 p. (inédit).

DIKUMBWA, N., 1991. L'impact des facteurs écoclimatiques sur les cycles biogéochimiques en forêt dense sèche à *Entandrophragma delevoyi* De Wild. au Shaba méridional (Zaïre). Thèse de doctorat, Univ. Liège., 199 p.

DOMMERGUES, Y., 1963. Les cycles biogéochimiques des éléments minéraux dans les formations tropicales. *Bois et For. Trop.*, 87, 9-25.

DUCHAUFOUR, P., 1960. *Précis de Pédologie*. Paris, 438 p.

DUNHAM, K.M., 1989. Litterfall, nutrient fall and production in an Acacia albida woodland in Zimbabwe. *J. Trop. Ecol.*, 5, 227-238.

DUPRIEZ, G.L., 1969. La température du sol en région équatoriale africaine. *Ac. Roy. Sc. Outre-mer*, Cl. Sc. Tech. N.S, 167, 59 p.

DUVIGNEAUD, P., 1949. Voyage botanique au Congo belge à travers le Bas Congo, le Kwango, le Kasaï et le Katanga, de Banana à Kasenga. *Bull. Soc.Roy. Bot. Belg.*, 81, 15-34.

DUVIGNEAUD, P. 1952. La flore et la végétation du Congo méridional. *Lejeunia*, 16, 95-124.

DUVIGNEAUD, P., 1958. La végétation du Katanga et de ses sols métallifères. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 90, 127-286.

DUVIGNEAUD, P. & DENAEYERD-DE SMET, S., 1964. Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt (forêts tempérées caducifoliées) *Lejeunia*, N.S. 28, 145 p.

DUVIGNEAUD, P. & KESTEMONT, P., 1977. *Productivité biologique en Belgique*. Gembloux, 617 p.

DZIADOWIEC, P. & KWIATKOWSKA, A., 1980. Mineralization and humification of plant fall in mixed forest stand of the reserve "Las Piwnicki" near Torun. *Ekol. Pol.*, 28, 1, 111-128.

EDWARDS, P.J., 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. *J. Ecol.*, 65, 971-992.

EDWARDS, J.P., 1982. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. V. Rates of cycling in throughfall and litter fall. *J. Ecol.*, 70, 807-827.

EDWARDS, P.J. & GRUBB, P.J., 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. I. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. *J. Ecol.*, 65, 943-969.

EDWARDS, P.J. & GRUBB, P.J., 1982. Studies of mineral in a montane rain forest in New Guinea. IV. Soil characteristics and the division of mineral elements between the vegetation and soil. *J. Ecol.*, 70, 649-666.

EDWARDS, C.A. & HEATH, G.W., 1963. The role of soil animals in breakdown of leaf materiel. In : J. DOCKSEN and J. VAN DER DRIFT (Ed.), *Soil Organisms.*, Amsterdam, pp. 76-84.

ERNST, W., 1975. Variation in mineral contents of leaves of trees in miombo woodland in south central Africa. *J. Ecol.*, 63, 801-807.

EWEL, J.J., 1976. Litter fall and leaf decomposition in tropical forest succession in Eastern Guatemala. *J. Ecol.*, 64, 293-308.

FABRY, J., 1971-1972. Etude de la calcination à basse température appliquée à la récupération d'éléments métalliques dans les matières végétales et animales, Gembloux 138 p. (inédit).

FANSHAWE, D.B., 1960. Evergreen forest relics in Northern Rhodesia. *Kirkia*, 1, 20-24.

FANSHAWE, D.B., 1969. The vegetation of Zambia. Kitwe, *Min.Rural Dev. For. Res. Bull.*, 7, 67 p.

FITTKAU, E. & KLINGE, H., 1973. On biomass and trophic structure of the central amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 5, 1, 2-14.

FÖLSTER, H., DE LAS SALAS, G. & KHANNA, P., 1976. A tropical evergreen forest site with perched table, Magdalena valley, Columbia. Biomass and bioelement inventory of primary and secon dary vegetation. *Oecol. Plant.*, 11, 4, 29-320.

FÖLSTER, H. & DE LAS SALAS, G., 1976. Litter fall and mineralization in three tropical evergreen forest stands, Colombia. *Acta Cien. Venezolana*, 27, 196-202.

FRANKEN, M., 1979. Major nutrient and energy contents of the litterfall of a riverine forest of central Amazonia. *Trop. Ecol.*, 20, 2, 211-224.

FRANKEN, M., IRMLER, U. & KLINGE, H., 1979. Litterfall in inun dation riverine and terra firme forests of central Amazonia. *Trop.Ecol.*, 20, 2, 225-235.

FRESON, R., 1973. Aperçu de la biomasse et de la productivité de la strate herbacée au miombo de la Luiswishi. *Ann. Univ. Abidjan, Série E : Ecologie*, 6, 2, 265-278.

FRESON, R., GOFFINET, G. & MALAISSE, F., 1974. Ecological effects of the regression succession Muhulu-Miombo-Savannah in Upper-Shaba (Zaïre). Proc. 1st. Int. Congr. Ecol., The Hague, 365-371.

GAUCHER, G., 1981. *Traité de pédologie agricole.* Tome II. Les facteurs de la pédogénèse. Dison, 730 p.

GOFFINET, G., 1973. Synécologie comparée des milieux édaphiques de quatre écosystèmes caractéristiques du Haut-Shaba (Zaïre). Thèse doctorat. Univ. Liège, 332 p., inédit.

GOFFINET, G., 1975. Ecologie édaphique des milieux naturels du HautShaba (Zaïre). I. Caractéristiques écotopiques et synécologie comparée des zoocénoses intercaliques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12, 4, 691-722.

GOFFINET, G., 1976a. Ecologie édaphique des milieux naturels du Haut-Shaba (Zaïre). II. Phénologie et fluctuations démographiques au niveau des groupes zoologiques dominants et de quelques populations d'arthropodes. *Bull. Ecol.*, 3, 335-352.

GOFFINET, G. 1976b. Ecologie édaphique des milieux naturels du Haut-Shaba (Zaïre). III. Les peuplements sur termitières épigées au niveau du latosol, *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 13, 3, 459-475.

GOLLEY, F.B., Mc GINNIS, J.T., CLEMENTS, R.G., CHILD, G.I. & DUEVER, M.J., 1975. *Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem.* University of Georgia Press, Athens, 248 p.

GOLLEY, F.B. & RICHARDSON, Th., 1977. Chemical relationships in tropical forests. *Geo-Eco-Trop* 1, 1, 35-44.

GREENLAND, D.J. & KOWAL, J.M.L., 1960. Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana. *Plant and Soil*, 12, 2, 154-174.

GREENPEACE MAGAZINE, 1989-1990. Numéro de déc. 89 janv. fév. 90, 31 p.

GRIMM, U. & FASSBENDER, H.W., 1981. Ciclos bioquimicos en un ecosistema forestal de los Andes occidentales de Venezuela. I. Inventario de los reservas organicas y minerales (N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Al, Na). *Turrialba*, 31 : 27-37.

GRUBB, P.J., 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 8, 83-107.

GRUBB, P.J. & EDWARDS, P.J., 1982. Studies of mineral cycling in montane rain forest in New Guinea. III. The distribution of mineral elements in the above ground material. *J.Ecol.*, 70, 623-648.

GUPTA, R.S. & SINGH, J.S., 1977. Decomposition of litter in a tropical grassland. *Pedobiologia*, 17, 330-333.

HAINES, B. & FÖLSTER, R.B., 1977. Energy flow through litter in a Panamean forest. *J.Ecol.*, 65, 147-155.

HARJOABA, I., HARJOABA, R. & KALOMBO, K., 1978. L'évolution du régime pluviométrique du nord au sud de la partie orientale de la République du Zaïre. *Geo-Eco-Trop*, 2, 3, 317-337.

HARJOABA, I. & MALAISSE, F., 1978. Le régime journalier des précipitations et les types de pluies à Lubumbashi. *Geo-Eco-Trop*, 2, 4, 401-414.

HASE, H. & FÖLSTER, H., 1982. Bioelement inventory of a tropical semi-evergreen seasonal forest on eutrophic alluvial soils, Western Llanos, Venezuela. *Acta Oecologica*, 3, 17, 331-346.

HILLEL, D., 1974. *L'eau et le sol. Principes et processus physiques.* Trad. W. DE BAKER., 288 p. Bruxelles

HÖGBERG, P., 1989. Root symbioses of trees in savannas. In : J. PROCTOR (Ed.) *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems.*, Oxford, 473p., pp. 121-135.

HOPKINS, B., 1965. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. III. The microclimates with special reference to their seasonal changes. *J.Ecol.*, 53, 125-138.

HOPKINS, B., 1966. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. *J.Ecol.*, 54, 3, 687-703.

IMBERT, D. & PORTECOP, J., 1986. Etude de la production de litière dans la mangrove de Guadeloupe (Antilles françaises). *Acta Oecologica*, 7, 4, 379-396.

JACKSON, J.F., 1978. Seasonality of flowering and leaffall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica*, 10, 1, 38-42.

JANSSON, P.E. & BERG, B., 1985. Temporal variation of litter decomposition in relation to simulated soil climate. Long-term de composition in a scots pine forest. *V. Can. J. Bot.*, 63, 1008-1016.

JENIK, J., 1971. Root structure and underground biomass in equatorial forests. In U.N.E.S.C.O., *Productivity of forest ecosystems.* Proc.Brussels Symp., 1969, pp. 323-331.

JENNY, H., GESSEL, S.P. & BINGHAM, F.T., 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science*, 68, 6, 419-432.

JENSEN, V., 1974. Decomposition of angosperm tree leaf litter. In : C.H. DICSON, G.J.F. PUGH (Eds.) *Biology of plant litter decomposition.*, pp. 69-100.

JOHANNES, A.H., CHEN, Y.L., DACKSON, K. & SULESKI, T., 1986. Modeling of througfall chemistry and indirect measurement of dry deposition. *Water, Air and Soil Pollution*, 30, 211-216.

JOHN, D.M., 1973. Accumulation and decay of litter and net production in tropical Africa. *Oïkos*, 24, 430-435.

JORDAN, C.F. & UHL, C.,1978. Biomass of a tierra firme forest of the Amazon basin. *Oecol.Plant.*, 13, 4, 387-400.

JUNG, G., 1969. Cycles biogéochimiques dans un écosystème de région tropicale sèche *Acacia albida* (Del.). Sol ferrugineux tropical peu lessivé (Dior). (Note préliminaire). *Oecol.Plant.*, 4, 195-210.

KALOMBO, K., 1979. Contribution à l'étude de l'intensité des pluies à Lubumbashi (Shaba, Zaïre). *Geo-Eco-Trop* , 3, 3, 159-167 .

KAWANA, A., 1981. Nitrogen cycling in tropical forest. In : WETSLOOR, R., SIMPSON, J.R. & ROSSWALT, T. (Eds.). *Nitrogen cycling in South-East Asian wet monsoonal Ecosystem.* Australian Acad.Sc., Camberra, pp. 119-130.

KEAY, R., 1959. *Vegetation map of Africa* (A.E.T.F.A.T.). Explanatory note : 24 p. Oxford.

KERFOOT, O., 1963. The root systems of tropical forest trees. *Commonw.For.Rev.*, 42, 1, 1926.

KIRA, T., OGAWA, H., YODA, K & OGINO, K., 1964. Primary production by a tropical forest of southern Thailand. *Bot.Mag.*, Tokyo, 77, 428-429.

KIRA, T. & OGAWA, H., 1971. Assessment of primary production in tropical and equatorial forests. In : U.N.E.S.C.O. *Productivity of forest ecosystems.* Proc. Brussels Symp., 1969, pp. 309-319.

KLINGE, H., 1974. Litter production in tropical ecosystems. Paper presented to I.B.P. Synthesis Meeting, Kuala Lumpur, Malaysia, 12-18 août 1974.

KLINGE, H., 1976. Root mass estimation in lowland tropical rainforests of central Amazonia, Brazil. IV. Nutrients in fine roots from latosols. *Trop.Ecol.* , 1, 2, 79-88.

KLINGE, H., 1977a . Preliminary data on nutrient release from decomposing leaf litter in a neotropical rain forest. *Amazoniana*, 6, 2, 193-202.

KLINGE, H., 1977b .Fine litter production and nutrient return to the soil in three natural forest stands of Eastern Amazonia. *Geo-Eco-Trop*, 1, 2, 159-167.

KLINGE, H., FURCH, K., HARMS, E. & REVILLA, J., 1983. Foliar nutrient levels of native tree species from central Amazonia. I. Inundation forest. *Amazoniana*, 8, 1, 19-45.

KLINGE, H. & RODRIGUES, W.A., 1968. Litter production in an area of amazonian terra firme forest. I. Litterfall, organic carbon and total nitrogen contents of litter. *Amazoniana*, 1, 4, 287-302.

KLINGE, H. & RODRIGUES, W.A., 1973. Biomass estimation in a Central Amazonian rain forest. *Acta Cien.Venez.*, 24, 225-237.

KLINGE, H. & RODRIGUES, W.A., 1974. Phytomass estimation in a Central amazonian rain forest. In : H.E. Young, (Ed.). *Biomass studies.* University Press, Orono, Maine, pp. 337-350.

KLINGE, H., RODRIGUES, W.A., BRUNIG, E. & FITTKAU, E.J., 1975. Biomass and structure in a Central amazonianan rain forest. In : F.B. GOLLEY et E. MEDINA (Eds) *Tropical Ecological Systems. Trends in terrrestrial and aquatic research.* Springer Verlag, New York, Berlin, pp. 115-122.

KUNKEL-WESTPHAL, I & KUNKEL, P., 1979. Litter fall in a Guatemalan primary forest, with details of leaf-shedding by some common tree species. *J.Ecol.*, 67, 2, 665-686.

LAUDELOUT, H. & MEYER, J., 1954. Les cycles d'éléments minéraux et de la matière organique en forêt équatoriale congolaise. C.R. 5e Congr.Intern.Sc.Sol. Leopoldville, 1954, 2, 267-272.

LEBRUN, J & GILBERT, G., 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. *Publ. I.N.E.A.C., Sér. Sc.*, 63, 89 p.

LEE, K.E. & CORRELL, R.L., 1978. Litter fall and its relationship to nutrient cycling in a southern australian dry sclerophyll forest. *Australian J.Ecol.* 23, 3, 243-252.

LHOAS, J., 1957. *Monographie forestière de la province du Katanga.* Publ. Dir. Agr.For. Elev., Bruxelles, 104 p.

LOWMAN, M.D., 1988. Litterfall and leaf decay in three australian rain forest formations. *J.Ecol.*, 6, 451-465.

LUGO, A.E. & MURPHY, P.G., 1986. Nutrient dynamics of a Puerto-Rican subtropical dry forest. *J.Trop.Ecol.*, 2, 55-72.

MADGE, D.S., 1965. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia*, 5, 273-288.

MADGE, D.S., 1969. Litter disappearance in forest and savanna. *Pedobiologia*, 9, 288-299.

MALAISSE, F., 1982. Comparaison of the woody structure in a regressive zambezian succession : dry evergreen forest open-forest-wooded savanna (Luiswishi, Shaba, Zaïre). *Geo-Eco-Trop*, 6, 4, 309-350.

MALAISSE, F., 1984. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt-dense sèche (Muhulu). Note 4: Structure d'une forêt dense sèche zambézienne des environs de Lubumbashi (Zaïre). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 117, 428-458.

MALAISSE, F., 1985. Comparison of the woody structure in a regressive zambezian succession, with emphasis on high termitaria vegetation (Luiswishi, Shaba, Zaïre). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 118, 244-265.

MALAISSE, F., BINZANGI, K. & KAPINGA, I., 1980. L'approvisionnement en produits ligneux de Lubumbashi. *Geo-Eco-Trop*, 4, 14, 139-163.

MALAISSE, F. & BUHENDWA, M., 1982. Ecologie de *Microcerotermes bequaertianus* (Sjöstedt) Isoptera, Termitidae, Amitermitinae. *Geo-Eco-Trop*, 6, 3, 201-217.

MALAISSE, F. & COLONVAL-ELENKOV, E., 1981. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt dense sèche (Muhulu). Note 2: Ecomorphologie et anatomie des feuilles des forêts denses sèches zambéziennes. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 114, 209-228.

MALAISSE, F., FRESON, R., GOFFINET, G. & MALAISSE-MOUSSET, M., 1975. Litter fall and litter breakdown in Miombo. In : GOLLEY & MEDINA (Eds.) *Tropical Ecosystems. Trends in terrestrial and aquatic research.* Ecol. Stud, 11, pp. 137-152.

MALAISSE, F. & KAPINGA, I., 1987. The influence of deforestation on the hydric balance of soils in the Lubumbashi environment (Shaba, Zaïre). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 119, 161-178.

MALAISSE, F., MALAISSE-MOUSSET, M. & BULAIMU, J., 1970. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt dense sèche (Muhulu). Note 1: Phénologie de la défoliation. *Trav. Serv. Sylv. Pisc. Univ. Off. Congo*, Lubumbashi, 9, 11 p.

MALAISSE, F., MALAISSE-MOUSSET, M. & SCHOROCHOFF, G., 1978. Analyse de la pluviosité à Lubumbashi et dans ses environs immédiats, *Geo-Eco-Trop*, 2, 3, 301-315.

MALAISSE-MOUSSET, M., 1974. Premier aperçu sur la microflore de quelques sols du Haut-Shaba (Zaïre). *Pedobiologia*, 24, 1, 64-70.

MALDAGUE, G.E., 1970. Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers. *Publ. I.N.E.A.C., Ser. Sc.*, 112 p.

MBENZA, M., 1982. L'évolution de la teneur en eau de l'air à proximité du sol dans la région de Lubumbashi au cours de la période sans pluies continuelles. *Geo-Eco-Trop*, 6, 3, 191-199.

MBENZA, M., 1983. Evolution de l'environnement géomorphologique de fonds de vallée au cours du Quaternaire dans une région tropicale humide. Thèse doctorat, Univ. Liège, 278 p. (inédit).

MBENZA, M., ALONI, K. & LUBUIMI, M., 1989. Le rôle des rats-taupes dans la mise en place actuelle de certains pavages résiduels des sols des régions tropicales humides à saisons contrastées. *Geo-Eco-Trop*, 11, 127-137.

MBENZA, M. & ROCHE, E., 1980. Exemple d'évolution paléoclimatique au Pléistocène terminal et à l'Holocène au Shaba (Zaïre). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, Nouv.Sér.B, 27, 137-148.

MENAUT, J.C., 1974. Chute de feuilles et apport au sol de litière par les ligneux dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire, *Bull. Ecol.*, 5, 1, 27-39.

MITI, T., SOYER, J. & ALONI, K., 1984. Splash en milieux subnaturels de région tropicale (Shaba, Zaïre). *Z. Geomorph. N.F. Suppl. Bd.* 4, 75-86.

MISSON, A., 1950. Note préliminaire sur l'importance du facteur "eau" dans le complexe écoclimatique de la région d'Elisabethville (Haut-Katanga). C. R. Congr. Sc. Elisabethville, Comité Spécial du Katanga, pp. 77-96.

MOSANGO, M. & LEJOLY, J., 1987. Chute de litière et apport au sol des macroéléments minéraux biogènes dans le groupement à *Coloncoba subtomento* des environs de Kisangani au Zaïre. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 120, 7-19.

MOSANGO, M., 1989-1990. Contribution à l'étude botanique et bio-géochimique de l'écosystème forêt en region équatoriale (Ile de Kongolo, Zaïre), Thèse de doctorat Univ. libre Bruxelles, 211 p.

MURPHY, P.G. & LUGO, A.E., 1986a. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17, 67-88.

MURPHY, P.G. & LUGO, A.E., 1986b. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica*, 18, 2, 89-96.

NJOKU, E., 1963. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. I. Observations on mature trees. *J. Ecol.*, 51, 3, 617-624.

NOIRFALISE, A., 1969. Esquisse d'une classification écologique des forêts belges. *Bull. Soc. Roy. For. Belg.* 76, 12.

NOTI, M.I. & LEBRUN, Ph., 1987. Acariens édaphiques (Acari,Oribatida) dans trois écosystèmes contigus du HautShaba, Zaïre: premier inventaire et relations avec les types de végétation. *Rev. Zool. Afr.*, 101, 233-242.

NOTI, M.I., 1991. Etude biocénotique des peuplements des Acariens du sol de Haut-Shaba dans la région de Lubumbashi, Zaïre. Thèse de doctorant, Univ. catholique Louvain, Belgique, 392 p. (inédit).

NTOMBI, M.K., 1982. La date du début de la saison des pluies à Lubumbashi (Shaba, Zaïre). *Geo-Eco-Trop*, 6, 3, 183-190.

NTOMBI, M.K., 1985. Etude de l'humidité de la troposphère à Lubumbashi. (D.E.S.). Univ. Lubumbashi, 89 p. (inédit).

NTOMBI, M.K., 1990. Etude des sondages aérologiques et des images satellitaires de Météosat en vue de l'explication du climat de la région de Lubumbashi (Shaba méridional, Zaïre). Thèse de doctorat, Univ. Liège, 377 p. (inédit).

NTOMBI, M.K. & ERPICUM, M., 1990. Variations saisonnières du profil vertical du vent dans la région de Lubumbashi (Haut-Shaba, Zaïre). *Publ. Ass. Int. Clim.* (Actes colloque de Lannion-Rennes, 3 , 151-162.

NYE, P.H., 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil,* 13, 4, 333-346.

O'CONNELL, A.M., 1988. Nutrient dynamics in decomposing litter in karri (*Eucalyptus diversicolor* F. Muell.) forests of South-western Australia. *J. Ecol.*, 76, 1186-1203.

OGAWA, H., YODDA, K. & KIRA, T., 1961. A primary survey of the vegetation of Thailand. *Nature and Life in S.E. Asia,* 49-80.

OGAWA, H., YODA, K., KIRA, T., OGINO, K., SHIDEI, T., RATANAWONGSE, D. & APASUTY, C., 1965. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. I. Structure and floristic composition. *Nature and Life in S.E. Asia,* 4, 13-48.

OGUNTALA, A.B., 1979. Seasonality of litter and ground florabiomass in Sapoba forest reserve, Nigeria. *Trop. Ecol.*, 20, 2, 140-146.

OLSON, J.S., 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44, 322-331.

OLSON, R.K., REINERS, W.A. & LOVETT, G.M., 1985. Trajectory analysis of forest canopy effects on chemical flux in throughfall. *Biogeochemistry*, 1, 361-373.

PANDEY, U. & SINGH, J.S., 1981. A quantitative study of the forest floor, litter fall and nutrient return in an oak-conifer forest in Himalaya. II. Patern of litter fall and nutrient return. *Acta Oecologica*, 2, 2, 8399.

PARMENTIER, G., BULDGEN, P. & REMACLE, J., 1980. The fate of cations in beech and spruce litters incubated in situ. In : D.L. DINDAL (Ed.) *Soil Biology as related to land use practiser.* Syracuse, U.S.A., pp. 522-528.

PARMENTIER, G. & REMACLE, J., 1981. Production de la litière et dynamisme de retour au sol desléléments minéraux par l'intermédiaire des feuilles de Hêtre et des aiguilles d'Epicéa en Haute Ardenne. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 18, 2, 159-177.

PROCTOR, J., 1983. Tropical forest litterfall. I. Problems of data comparison in tropical rain forest. In : S.L. SUTTON, T.C. WHITMORE & A. CHADWICK (Eds.) *Ecology and Management.* Blackwell Scientific Publication, Oxford, pp. 267-273.

PROCTOR, J., ANDERSON, J.M., FOGDEN, S.C.L. & VALLACK, H.W.,1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park,Sarawak.II. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. *J. Ecol.*, 71, 261-283.

PROCTOR, J., PHILLIPS, C., DUFF, G.K., HEANEY, A. & ROBERTSON, F.M., 1989. Ecological study on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah, Malaysia. II. Some forest process. *J. Ecol.* , 77, 317-331.

PRUSINKIEWICZ, Z., 1978. Application of a mathematical model of organic matter accumulation and decomposition for comparative studies of various forest floor types. *Ekol. Pol.* 26, 3, 347-357.

RAI, B. & SRIVASTAVA, A.K., 1982. Litter production in a tropical dry mixed deciduous forest stand. *Acta Oecologica*, 3, 2, 169-176.

RAI, N.S. & PROCTOR, J., 1986. Ecological studies on four rain forests in Karnataka, India. II. Litterfall. J. Ecol., 4, 455-463.

RAMADE, F., 1987. *Eléments d'écologie. Ecologie fondamentale.* Mc Grawhill, 403 p.

RAPP, M., 1974. Le cycle biogéochimique dans un bois de pins d'Alep. In : *Ecologie forestière, la forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune.* GauthierVillars, 382 p., pp. 75-97

REMACLE, J. & VANDERHOVEN, Ch., 1973. Evolution of the carbon and nitrogen contents in incubated litters. *Plant and Soil*, 39, 201-203.

ROCHE, E., 1989. Paléoenvironnement du Quaternaire supérieur au Shaba (Zaïre). Datation de deux stone-lines par la palynologie : Kamoa et Haute Luilu. *Geo-Eco-Trop*, 11, 1-4, 171-183.

ROCHE, E. & BIKWEMU, G., 1989. Paleoenvironmental changes on the ZaïreNile ridge in Burundi; the last 20,000 years : an interpretation of palynological data from the Kashiru Core, Ijenda, Burundi, In : W.C. MAHANEY (Ed.) *Quaternary and Environmental Research on East African Mountains*, York University, Toronto. pp. 231-242.

ROZE, F., 1980. Répartition et évolution de l'azote dans quelques landes bretonnes. *Bull.Ecol.*, 11, 3, 315-321.

RUTTER, A.J., 1975. The hydrological cycle invegetation. In : MONTEITH, J.L. (Ed.), *Vegetation and the Atmosphere.* Tome 1, Academic Press, 278 p., pp. 111-154.

SCHMITZ, A., 1950. Principaux types de végétation forestière dans le Haut-Katanga. C.R. Congr. Sc. Elisabethville. Publ. C.S.K., 4 : 276-304.

SCHMITZ, A., 1962. Le muhulu du Haut-Katanga méridional. *Bull. Jard. Bot. Etat*, Bruxelles, 32, 3, 221-299.

SCHMITZ, A., 1963. Aperçu sur les groupements végétaux du Katanga. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 96, 235-447.

SCHMITZ, A., 1971. La végétation de la plaine de Lubumbashi. *Publ. I.N.E.A.C.* Sér. Sc., 113, 11-388.

SCHMITZ, A., 1977. *Atlas des formations végétales du Shaba (Zaïre).* Série "Documents", 4 , 95 p. Arlon, Belgique.

SCHNELL, R., 1971. Les forêts sèches. In : *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les milieux. Les groupements végétaux*, 2. Paris, Gauthier Villars, pp. 738-752.

SCHREIDEN, A. & MALAISSE, F., 1981. Sur l'utilisation d'un modèle mathématique pour l'étude de la structure totale de la forêt dense sèche zambézienne des environs de Lubumbashi (Zaïre). *Geo-Eco-Trop*, 5, 4, 267-276.

SOYER, J. & NTOMBI, M.K., 1982. Variabilité spatiale des pluies à Lubumbashi (Zaïre). *Geo-Eco-Trop.*, 6, 1, 1-20.

SOYER, J. & WILMET, J., 1986. Environmental changes around african tropical towns (Lubumbashi, Zaïre; Bamako, Mali) from Landsat MSS data. ERIM. Proc. of the XX th Symposium on Remote sensing of Environment, Nairobi, 4-10 déc. 1986, 507-519.

SOYER, J. & ALEXANDRE, J., 1987. Pollution atmosphérique et dégradation de l'environnement urbain en région tropicale. Le cas de Lubumbashi, Shaba, Zaïre. *Bull.Soc.Geogr.de Liège*, N° hors série. Recherches de géographie Urbaine T. 2, 651-664

St JOHN, T.V., 1980. Influence of litterbags on growth of fungal vegetative structures. *Oecologia*, 46, 130-132.

STARCHURSKI, A. & ZIMKA, J.R., 1975. Methods of studying forest ecosystems : leaf area, leaf production and withdrawal of nutrients from leaves of trees. *Ekol.Pol.*, 23, 4, 637-648.

STARK, N., 1971. Nutrient cycling. I. Nutrient distribution in some amazonian soils. *Trop.Ecol*, 12, 1, 24-50.

STARK, N & SPRATT, M., 1977. Root biomass and nutrient storage in rain forest oxisols near San Carlos de Rio Negro. *Trop.Ecol.*, 18, 1-9.

STREEL, M., 1963. *La végétation tropophylle des plaines de la Lufira moyenne (Katanga méridional)*. Publ. F.U.L.R.E.A.C. Liège, 242 p.

SWIFT, M.J., RUSSELLSMITH, A. & PERFECT, T.J., 1981. Decomposition and mineral nutrient dynamics of plant litter in a regenerating bushfallow in subhumid tropical Nigeria *J. Ecol.*, 69, 981-995.

SYMOENS, J.J. & BINGEN-GATHY, A., 1959. L'action humaine (coupes et feux) sur la végétation de la forêt claire katangaise. *Biol. Jaarboek,* 2, 200-213.

SYS, C. & SCHMITZ, A., 1959. Carte des sols et de la végétation du Congo belge et du Ruanda-Urundi : 9. Région d'Elisabethville. Publ. I.N.E.A.C., Bruxelles, 70 p.

TANNER, E.V.J., 1980. Litterfall in montane rain forest of Jamaica and its relation to climate. *J. Ecol.*, 68, 833-848.

TANNER, E.V.J., 1981. The decomposition of litter in jamaican montane rain forest. *J. Ecol.*, 69, 263-275.

TOLSMA, D.J., ERNST, W.H.O., VERMEIJ, R.A. & VOOIJ, R., 1987. Seasonal variation of nutrient concentrations in a semi-arid savanna ecosystem in Botswana. *J. Ecol.*, 75, 755-770.

TOUFFET, J., 1982. *Dictionnaire essentiel d'écologie*. Ed. Ouest, France. 108 p.

TROCHAIN, J.L., 1980. Forêts denses sèches de basse altitude. In: *Ecologie végétale de la zone intertropicale non désertique*, Toulouse, Univ. P. SABATIER, pp. 263-269

UNESCO/PNUE, 1979. *Ecosystèmes Forestiers Tropicaux.* UNESCO, 14, 740 p.

VINCENS, A., 1989. Les forêts claires zambéziennes du bassin Sud-Tanganyika. Evolution entre 25.000 et 6.000 ans B.P. *C. R. Acad. Sci. Paris*, série II, 308 , 809-814.

VITOUSEK, P.M., 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119, 4, 553-572.

VITOUSEK, P.M., 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests. Ecology, 65, 1, 285-298.

WENT, F.W. & STARK, N., 1968. Mycorrhiza. *Bioscience*, 18, 1035-1039.

WHITE, F., 1962. *Forest flora of Northern Rodesia* : 455 p. Oxford Univ. Press, Oxford.

WHITE, F., 1976. The vegetation map of Africa. The history of a completed project. *Boissiera*, 24, 659-666.

WHITE, F., 1986. *La végétation de l'Afrique.* Mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique. UNESCO/AETFAT/UNSO. (Trad. par P. BAMPS), ORSTOM/UNESCO Paris, 384 p.

WHITMORE, T.C., 1975. *Tropical Rain Forest of the Far East.* Clarendon Press, Oxford.

Site	Alt (m)	Lat.	Long.	Précipit. (mm)	Type de formation	Apport fol. $t.ha^{-1}.an^{-1}$	Apport tot.	Ca	K	Mg $kg.ha^{-1}.an^{-1}$	N	P	Références
Australie	700	17°18 S	145°43 E	2 100	Forêt humide		9.9	158.5	51.4	33.7	124.0	9.9	BRASSEL *et al.*, 1980
	760	17°19 S	145°30 E	1 560	Forêt humide		9.1	225.7	66.0	27.9	134.3		
	20	34°10 S		1 302									
	400	34°30 S		1 302		6.3	10.9						
Australie	800	30°20 S		2 004									LOWMAN, 1988
	800	30°20 S		2 004		5.3	8.9						
	1 200	30°30 S		2 000		5.0	8.3						
Belize		17°48 N	88°36 W	1 480			12.6	370.0	59.0	32.0	160.0	9.2	
Brésil	45	2°9		1 780		6.4	7.9	15.8	15.8	15.8	113.9	2.4	
						4.8	6.7	20.1	13.4	13.4	97.2	2.0	
					Forêt de terre ferme	8.0	9.9	32.8	17.0	26.8	156.5	4.1	
					F. inondée saisonnièrement	7.5	9.0	62.1	24.3	27.8	96.2	3.4	
					F. inondée en permanence	6.7	7.8	76.3	23.1	25.6	109.7	3.4	
					F. de terre ferme	5.6	7.3	18.4	12.7	12.6	105.6	2.1	
		1°44 S	47°09 W	2 600	F. primaire		8.0	114.2	28.5	15.9	115.0	3.6	DANTAS & PHILLIPSON
					F. secondaire		5.0	106.4	37.1	12.6	76.1	3.9	1989
		3° S			F. ripicole	4.1	6.4	20.5	21.1	1.0	73.8	1.4	FRANKEN, 1979
					F. inondée	5.3	6.7						FRANKEN *et al.*, 1979
					F. de terre ferme	6.4	7.9						FRANKEN *et al.*, 1979
					F. inondée	5.3	6.8	38	19.0	8.5	98.0	1.7	ADIS *et al.*, 1979

Annexe 1 : Apports organiques à la litière et masses d'éléments minéraux dans quelques écosystèmes forestiers denses. (Les valeurs relatives à la savane à *Acacia albida* : Sénégal, n'ont pas été prises en compte).

- Organic supply to the litter and mineralomass for some elements in same dense forest ecosystems (values for *Acacia albida* savanna, Senegal, have not been taken into account).

Site	Alt (m)	Lat.	Long.	Précipit. (mm)	Type de formation	Apport fol. t.ha^{-1}.an^{-1}	Apport tot.	Ca	K	Mg kg.ha^{-1}.an^{-1}	N	P	Références
Colombie		4° S	74° W	2 800	F. équat. humide		10.2						JENNY *et al.*, 1949
					BPa F. primaire		12.0	89.9	16.6	20.5	141.0	4.2	
		8° N		3 000	BPb F. primaire		8.7	123.9	29.4	11.7	103.3	3.4	FÖLSTER & DE LASSALAS
					Bs 16 F. secondaire		9.5	53.1	19.0	17.8	109.0	2.4	1976
Costa-Rica		10° N		4 300	F. hum. basse alt.		8.1	59.0			135.0		GESSEL *et al.*, 1980, in
		10° N		1 500	F. sèche décidue		7.8	193.0			112.0		VITOUSEK, 1984
Côte d'Ivoire	50	5° N		2 100	F. ombrophile	8.7	12.6	60.5	27.8	50.7	170.0	8.0	BERNHARD, 1970
	20	5° N			F. ombrophile	7.9	9.5	85.1	80.5	35.5	158.0	13.6	BERNHARD-REVERSAT
	80	5° N			F. ombrophile	6.4	8.8	105.0	26.2	22.5	113.0	4.2	*et al.*, 1979
	70	5° N		1 800	F. ombrophile	5.9	8.0	104.0	37.2	29.9	104.0	4.3	
Lamto					F. semi-décidue	5.0							DEVINEAU, 1982
Ouango-Fitini					F. sèche	6.8							
Framiré						6.5	8.3	65.0	33.0	35.0	156.0	8.5	BERNHARD-REVERSAT,
Framiré						7.2	8.6	1210.0	42.0	26.0	112.0	3.8	1979
Ghana	152	6°09' N	0°55 W	1 651	F. trop. semi-décidue	7.0	10.5	206.2	68.4	44.8	199.5	7.3	GREENLAND & KOWAL, 19
					F. trop. semi)décidue	7.4	9.7						NYE, 1961
													JOHN, 1973
Guadeloupe		16° N				7.0	8.7						IMBERT & PORTECOP, 198(
Guyane	20-30	6°24 N	58°14 W	3 500	F. mixte semperv.		7.8						
					F. à *Dakama*		6.3						COOPER, 1982
					F. xéromorphique		5.4						
Guatemala	10-100	15°30 N	89°10 W	2 000	Friches de 14 ans		10.0	212.0	24.0	35.0	144.0	6.6	EWEL, 1976
					F. à maturité		9.0	88.0	20.0	64.0	169.0	5.8	
	1 000	15°30 N	90°27 W	3 500	F. mont. basse alt.		9.1						KUNKEL-WESTPHAL
	1 000	15°30 N	90°27 W	3 500	F. mont. basse alt.		11.5						KUNKEL, 1979

Site	Alt (m)	Lat.	Long.	Précipit. (mm)	Type de formation	Apport fol. t.ha^{-1}.an^{-1}	Apport tot.	Ca	K	Mg ka.ha^{-1}.an^{-1}	N	P	Références
Inde					F. à Termitalia shorea	6.2							SINGH, 1968 In Unesco, 19
Agombe						3.6	4.2	49.9	14.2	19.6	647.3	15.7	RAI & PROCTOR, 1986
Bannadpare				5 000-8 000		3.2	4.1	46.3	8.3	34.9	44.5	1.1	
Kagneri						3.4	4.0	39.8	15.1	31.6	25.2	1.2	
South Bhadra						2.9	3.4	27.0	5.6	11.3	38.6	9.5	
Jamaïque	1 550			2 500	F. hum. de mont.	5.5	9.9						TANNER, 1980
						4.9	6.6						TANNER, 1981
						5.3	5.5						
						4.4	5.6						
						5.5	6.5						
Malaisie					F. à Diptérocarp. Pasols	6.3	10.6						OGAWA, 1968; YODA in ANDERSON *et al.*, 1983
	70-300				F. à Diptérocarp. Penarg	5.4	7.5						GONG & ONG, 1983 in ANDERSON *et al.*, 1983
Sarawak	50			5 090	F. sur alluvion	6.6	11.5	286.0	26.1	20.1	111.0	4.1	ANDERSON *et al.*, 1983
	225			5 110	F. à Diptérocarp.	5.4	8.8	13.0	33.0	8.9	81.0	1.2	PROCTOR *et al.*, 1983
Mulu Park	170	4° N	115° E	5 700	Heat forest	5.6	9.2	83.0	18.0	12.0	55.0	1.6	
	300			5 700	F. sur limon	7.3	12.0	370.0	16.0	33.0	140.0	4.5	
	280						6.5	55.5	.0	25.1	84.6	1.5	PROCTOR *et al.*, 1989
	330						7.4	46.3	6.5	22.7	76.3	1.6	PROCTOR *et al.*, 1989
Gunung	480				F. tropicale		5.2	46.8	7.6	8.0	60.1	1.8	PROCTOR *et al.*, 1989
(Silam)	610				de montagne		5.6	58.8	12.5	24.1	60.1	1.2	PROCTOR *et al.*, 1989
	790				sur sol		5.5	37.8	5.1	15.8	60.0	1.1	PROCTOR *et al.*, 1989
	870				ultrabasique		4.8	27.3	4.9	12.6	41.5	1.1	PROCTOR *et al.*, 1989
Nigéria				1 200	F. mixte basse	3.8	5.6						MADGE, 1965
Omo	100	6° N		2 070	F. semp. humide	7.2							
Olokemeji		7° N			F. semi-décidue	4.7							HOPKINS, 1966
		07°30 N	3°54 E	1 500	Fourré en friche	5.8	8.6	140.0	30.0	27.0	92.0	6.0	SWIFT *et al.*, 1981

Annexe 1 : (suite) (continued)

Site	Alt (m)	Lat.	Long.	Précipit. (mm)	Type de formation	Apport fol. ($t.ha^{-1}.an^{-1}$)	Apport tot.	Ca	K	Mg $kg.ha^{-1}.an^{-1}$	N	P	Références
Nouvelle-	2400-2500			3 500-3 700	F. de montagne	4.2	7.6	95.0	28.0	19.0	91.0	5.1	EDWARDS, 1982
Guinée	100					7.3	9.8						SWIFT in ANDERSON *et al.*,
	2 480						7.4						EDWARDS, 1977
	2 480						7.9						
	2 440						7.7						
	2 430						7.2						
Panama	250	9° N		2 500	F. hum. prémont.		10.5	97.7	90.6	32.9		2.6	GOLLEY *et al.*, 1975
		9° N		2 000	F. trop. humide	9.8	11.4	293.7	128.7	22.2		8.6	GOLLEY *et al.*, 1975
					F. riveraine		11.6						
Barro Colorado	150						7.0	13.0					HEALEY & SWIFT in ANDERSON *et al.*, 1983
	150	9° N		2 725	F. de basse terre		11.1	212.0			195.0	15.0	HAINES & FÖLSTER, 1977 in VITOUSEK, 1984
Porto-Rico		18° N		860	F.. subtrop. sèche	12.3							MURPHY & LUGO, 1986
Sénégal	20	14°34'N	16°29'W		F. à *Acacia albida*	2;5	11.6	222.0	75.6	38.3	186.5	3.9	JUNG, 1969
Thaïlande					F. galerie semperv.		25.3						OGAWA *et al.*, 1961 in
					F. temp. sempervir.		18.9						Unesco, 1979
					Savane à Diptérocarp.		7.8						
					Savane mixte		8.0						
					Pluviisylve équat.	11.9	223.2						MIRA *et al.*, 1964 in Unesco, 1979
Trinidad	70	10° N			F. trop. humide	6.8							CORNFORTH, 1870
	200				F. trop. humide	7.0							
Vénézuela		2° N		3 500			5.8	8.0			61.0	0.8	JORDAN & HERRERH in
		2° N		3 500	F. à Caatinga		5.6	31.0			42.0	2.6	VITOUSEK, 1984
	2 250	8° N		1 500	F. de montagne		7.0	43.0			69.0	4.0	FASSBANDER & GRIMM, 19 in VITOUSEK, 1984

Site	Alt (m)	Lat.	Long.	Précipit (mm)	Type de formation	Apport fol. ($t.ha^{-1}.an^{-1}$)	Apport tot.	Ca	K	Mg $kg.ha^{-1}.an^{-1}$	N	P	Références
Zaïre		1° N		1 700	F. mixte		12.4	105.4	48.4	53	224.4	7.4	
					F. à *Brachystegia*		12.3	91.0	61.5	44.3	222.6	8.6	LAUDELOUT & MEYERE
					F. à *Macrolobium*		15.3	84.2	87.2	49.0	154.5	9.2	1954
					Parasoleraie		14.9	123.7	104.3	43.2	140.1	4.5	
Ituri						8.5							BRYNAERT, in BRAY &
	393	0°37'N	25°11'E		F. secondaire	6.1	8.1	66.9	66.2	22.4	99.9	9.4	MOSANGO & LEJOLY, 1987
	1 208	11°29'S	27° E	1 173	Muhulu	6.6	9.9	62.0	38.5	22.1	96.0	4.9	Présent travail

Annexe 1 : (suite) (continued)