

INFLUENCE DU SOL SUR LA VÉGÉTATION ARBORESCENTE EN FORÊT GUYANAISE : ÉTAT DES CONNAISSANCES

VINCENT FREYCON - DANIEL SABATIER - DOMINIQUE PAGET - BRUNO FERRY

En forêt tempérée, l'existence de relations entre les sols et la végétation n'est plus à démontrer : plantes indicatrices, acidification des sols accentuée par certaines espèces. Ces relations sont d'ailleurs au cœur de la notion de station forestière dans les aménagements forestiers.

Qu'en est-il pour la forêt tropicale humide ? L'objet de cet article est de présenter un état des connaissances des relations qui existent entre les sols et la végétation arborescente en forêt guyanaise. Toutefois, pour étayer notre propos, nous ferons référence à d'autres régions forestières tropicales, notamment d'Amazonie. Cet article ne se veut pas exhaustif ; nous nous limiterons à présenter l'influence du sol sur la végétation arborescente et laisserons de côté l'influence en retour du couvert végétal sur le sol. Nous ne traiterons pas des relations entre sols et croissance des arbres. Nous ne centrerons pas notre propos sur les sols guyanais ⁽¹⁾. Concernant la végétation forestière, nous rappellerons simplement que la flore est la liste des espèces rencontrées, alors que la végétation reflète un nombre important de caractéristiques qui décrivent à la fois l'importance de chacune des espèces dans le peuplement (collection d'individus appartenant à différentes espèces) et l'aspect, la stature et l'organisation du couvert végétal lui-même.

Dans un premier temps, nous nous placerons à l'échelle de l'arbre et étudierons les relations existant entre la végétation forestière et les facteurs écologiques des sols guyanais, plus particulièrement leurs caractéristiques chimiques et physiques. Dans un deuxième temps, nous étudierons, à l'échelle du paysage, les conséquences des variations du sol sur la structure dendrométrique puis floristique du peuplement forestier au sein du principal système de couverture pédologique rencontré en Guyane, celui des couvertures ferrallitiques en déséquilibre (Boulet *et al.*, 1979).

CARACTÉRISTIQUES CHIMIQUES DES SOLS DE GUYANE ET LEURS INFLUENCES SUR LES PLANTES FORESTIÈRES

Caractéristiques chimiques des sols de Guyane

Les sols forestiers de Guyane rencontrés sur le socle précambrien sont caractérisés par une fertilité chimique faible (Boulet *et al.*, 1979 ; Grimaldi et Riéra, 2001), typique de vieux sols formés sous climat tropical humide. Trois propriétés de ces sols conjuguent leurs effets défavorables :

(1) Sujet traité par B. Ferry *et al.* dans l'article précédent.

une faible capacité d'échange cationique (CEC), une forte acidité et une très forte proportion d'aluminium parmi les cations échangeables, une faible quantité de phosphore assimilable.

La CEC est due aux charges négatives des argiles et de la matière organique. La faible densité de charges des kaolinites (les principaux minéraux argileux de ces sols) ainsi que la rapide minéralisation de la matière organique sous climat chaud et humide expliquent les valeurs⁽²⁾ très faibles de la CEC, comprises généralement entre 2 et 4 meq/100 g de sol.

Le caractère acide des sols résulte de la lixiviation⁽³⁾ des cations alcalins (K^+ , Na^+) et alcalino-terreux (Ca^{2+} , Mg^{2+}) par le flux de drainage abondant. Il se traduit par un pH bas compris entre 4 et 5,5. L'aluminium échangeable occupe 60 à 80 % de la CEC.

La pauvreté en phosphore assimilable résulte aussi en partie d'un drainage abondant et ancien, mais peut-être plus encore de la forte adsorption⁽⁴⁾ des phosphates par les oxydes de fer et d'aluminium très abondants dans ces sols (Herbert et Fownes, 1995).

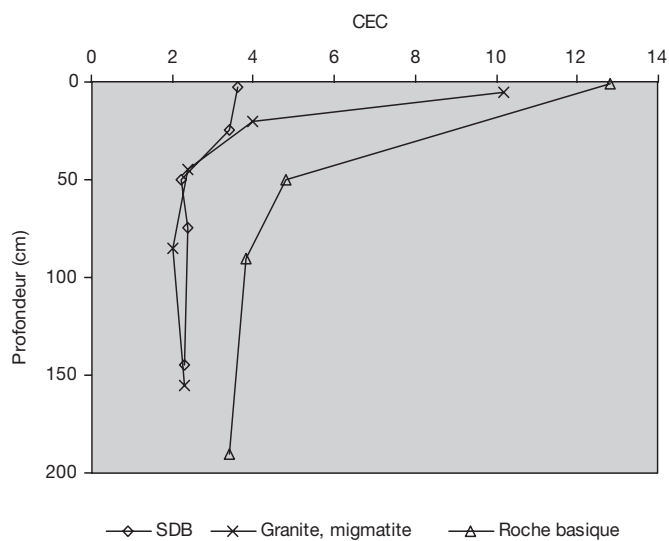
Cette faible fertilité chimique doit être nuancée :

— La fertilité chimique est meilleure en surface, dans les 20 premiers centimètres (cf. figure 1, ci-dessous). Elle est maximale dans les 5 premiers centimètres du sol, avec des valeurs pouvant atteindre 16 meq/100 g de sol grâce à la forte teneur en matière organique issue de la décomposition de la litière.

— La fertilité chimique dépend de la texture⁽⁵⁾ du sol. Les sols argileux étant plus riches que les sols sableux en argile mais aussi en matière organique, leur CEC est supérieure. Notons que la texture d'un sol dépend du stade d'évolution de la couverture pédologique mais aussi du substrat géologique à partir duquel il s'est formé.

— La fertilité chimique dépend donc du substrat géologique (cf. figure 1, ci-dessous). Quelques études (Boulet *et al.*, 1979 ; Grimaldi et Riéra, 2001) montrent que la CEC des horizons supérieurs est la plus élevée dans les sols argileux des roches basiques ou des schistes Bonidoro et la plus faible dans les sols sableux des roches cristallines ou de la Série Détritique de Base (SDB).

FIGURE 1
CAPACITÉ
D'ÉCHANGE CATIONIQUE (CEC)
DE TROIS SOLS
À DRAINAGE VERTICAL LIBRE (DVL)
EN FONCTION DE LA PROFONDEUR
ET DU SUBSTRAT GÉOLOGIQUE
Adapté de Boulet *et al.*, 1979



SDB : Série Détritique de Base

—◇— SDB —×— Granite, migmatite —△— Roche basique

(2) Valeurs exprimées en meq par 100 g de sol ; meq (milliéquivalent) : rapport entre le poids atomique et la valence.

(3) Soustraction de matière par dissolution des éléments solubles d'un sol.

(4) Fixation d'éléments sur la surface de particules du sol.

(5) Texture ou granulométrie : répartition des particules minérales du sol inférieures à 2 mm par catégorie de grosseur (sable, limon, argile).

Notons aussi la particularité des sables blancs (podzols) étudiés notamment par Ferry *et al.* (1997) : sur ces sols dépourvus d'oxydes de fer et d'aluminium, les teneurs en phosphore assimilable sont plus élevées que dans les sols ferrallitiques. De plus, l'aluminium échangeable, pratiquement absent, est remplacé par des protons.

— Enfin, la fertilité du sol n'est qu'une composante de la fertilité totale du système sol-végétation. Une partie des éléments chimiques est stockée dans la biomasse végétale (Mackensen *et al.*, 2000) : importante pour Ca, K, Mg et Mn (entre 60 et 90 %) ou faible pour l'azote total (20 %) et pour le phosphore total (10 %).

Donc, à l'exception des horizons de surface, les sols forestiers sont chimiquement pauvres. Une pauvreté accentuée ou atténuée par le substrat géologique et la texture.

Relations avec les arbres forestiers

La fertilité chimique des sols, nettement plus élevée dans les horizons de surface, semble expliquer la répartition majoritairement superficielle du système racinaire des arbres : sur un profil de 2 m de profondeur, au moins 60 % de la masse racinaire se trouve dans les 20 premiers centimètres du sol (Humbel, 1978 ; Boulet *et al.*, 1979).

Certes, les arbres développent aussi des racines profondes : au Surinam, Poels (1994) déduit d'une étude de bilan hydrique que les racines prospectent une épaisseur de sol d'environ 3,5 m. Au Brésil, dans l'État du Para, la profondeur racinaire maximale des arbres d'une forêt sempervirente est de 18 m (Nepstad *et al.*, 1994) ! Mais une étude sur le site de Petit Saut (Poszwa *et al.*, 2002) a montré que ces racines profondes ne prélèvent pas ou que très occasionnellement (d'autres études sont nécessaires) le strontium et par analogie⁽⁶⁾ le calcium. L'essentiel du cycle biogéochimique⁽⁷⁾ se passe dans les horizons superficiels, là où la disponibilité des nutriments, issue de la décomposition de la litière, est la plus forte et le système racinaire le plus dense. Ce cycle présente peu de pertes : « *l'analyse des eaux de nappe en milieu ferrallitique met en évidence leur extrême dilution et leur acidité liées à l'absence de minéraux facilement altérables et à un recyclage efficace des éléments nutritifs par la végétation* » (Grimaldi *et al.*, 1994).

Enfin, l'acidité des sols peut induire pour les arbres des toxicités souvent associées à une déficience en éléments importants (Ca, Mg, P, Cu...). La toxicité en aluminium est un phénomène connu depuis longtemps pour les plantes cultivées : certaines sont sensibles (exemple : coton, tabac) contrairement à d'autres (exemple : hévéa, manioc). Bien que peu étudiée, cette toxicité pourrait avoir un impact sur la végétation forestière. Barthes (1991) avance cette hypothèse pour expliquer la différence de répartition spatiale de deux espèces *Eperua falcata* Aubl. et *Eperua grandiflora* (Aubl.) Benth. Cette dernière serait absente à partir d'une certaine teneur en aluminium échangeable.

CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES DES SOLS DE GUYANE ET LEURS INFLUENCES SUR LES PLANTES FORESTIÈRES

Caractéristiques physiques des sols de Guyane

Les caractéristiques physiques des sols guyanais (granulométrie, structure, porosité, éléments grossiers...) ne peuvent pas être résumées aussi simplement que leurs caractéristiques chimiques. Elles diffèrent en effet à la fois verticalement (au sein d'un profil) et latéralement (au sein d'une

(6) Le strontium est un bon traceur du calcium.

(7) Circulation des éléments minéraux dans le système sol-végétation.

même couverture pédologique). Ces caractéristiques sont importantes, notamment par leur influence sur la dynamique de l'eau dans le sol, une propriété qui, comme l'ont souligné les travaux des pédologues de l'Orstom⁽⁸⁾, marque les stades d'évolution des couvertures ferrallitiques en déséquilibre⁽⁹⁾ : drainage vertical libre (DVL), drainage latéral superficiel (DLS), système hydromorphe aval, système hydromorphe amont, sols hydromorphes, podzols.

Sans revenir sur la description de ces sols, précisons que leurs statuts hydriques diffèrent, notamment au paroxysme de la saison des pluies ou de la saison sèche (cf. figure 2, ci-contre).

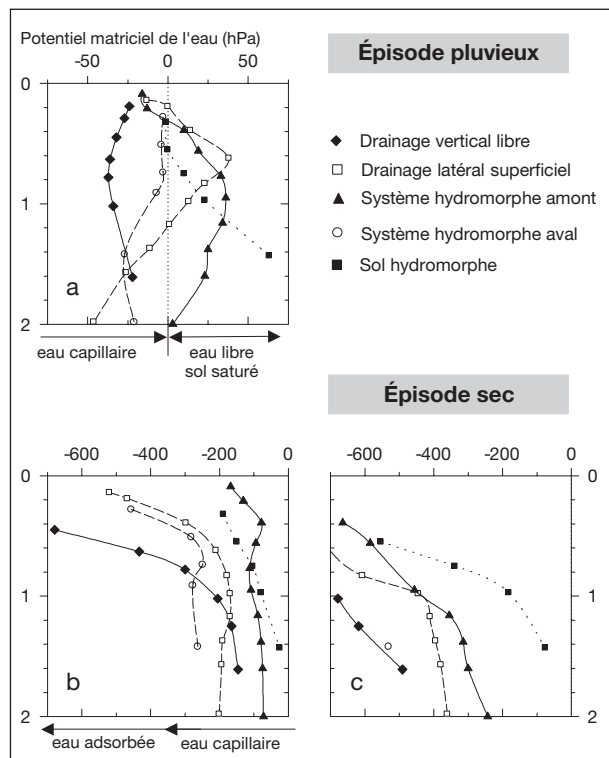


FIGURE 2
VARIATION SAISONNIÈRE
DU POTENTIEL MATRICIEL DE L'EAU
SUR CINQ TYPES DE SOLS

Adapté de Sabatier *et al.*, 1997

- (a) un jour après une pluie de 25 mm en saison des pluies (330 mm durant les 10 jours précédant les mesures)
(b) après une période sèche de 25 jours
(c) après une période sèche de 47 jours

Le potentiel matriciel définit la force de rétention de l'eau par le sol.

Relations avec les arbres forestiers

• Contraintes

D'un point de vue physique, le sol peut être considéré comme un compartiment constitué d'une matrice solide (terre fine, éléments grossiers), d'eau et d'air. Le déficit ou l'excès d'au moins l'un de ces composants est une contrainte pour les végétaux. Trois contraintes sont majeures et peuvent atteindre des seuils limitants :

— **Asphyxie** : un arbre doit trouver dans le sol suffisamment d'oxygène pour assurer la respiration de ses tissus racinaires. En cas d'excès d'eau dans le sol, l'air est entièrement chassé du volume poral de la matrice, le système racinaire se trouve alors dans un environnement anoxique⁽¹⁰⁾.

— **Stress hydrique** : pour assurer ses besoins physiologiques, un arbre consomme de grandes quantités d'eau rejetées dans l'atmosphère par transpiration. L'eau peut ne pas être disponible

(8) Aujourd'hui IRD : Institut de Recherche pour le Développement.

(9) Ce déséquilibre serait dû à un changement de facteurs externes d'origine tectonique ou climatique.

(10) Asphyxiant.

en quantité suffisante dans le sol sous sa forme accessible⁽¹¹⁾ pour les plantes, l'arbre est alors en état de stress hydrique.

— Obstacle physique : un arbre doit explorer une quantité suffisante de sol pour pouvoir se développer. La présence d'un obstacle (horizon compact, cuirasse, nappe phréatique...) peut limiter voire empêcher l'enfoncement du système racinaire dans le sol⁽¹²⁾.

Les conséquences de ces contraintes sur les arbres peuvent être vues à travers leur enracinement, un système intérateur des contraintes édaphiques.

• *Enracinement et dynamique de l'eau dans le sol*

D'après Humbel (Humbel, 1978 ; Boulet *et al.*, 1979), l'occupation du profil vertical par le système racinaire est fonction du type de dynamique de l'eau dans le sol. Grimaldi et Boulet (1990) précisent les caractéristiques physiques qui sont à l'origine de cette relation.

Dans les sols à drainage vertical libre (DVL), l'enracinement est le plus profond : sur un profil de 2 m de profondeur, 66 % de la masse racinaire se trouve entre 0 et 20 cm, 25 % entre 20 et 60 cm, 4 % entre 60 et 100 cm et 5 % entre 100 et 200 cm. Ces observations sont à relier aux propriétés physiques de ces sols qui déterminent un bon drainage et une bonne aération :

- porosité importante et très bonne capacité d'infiltration (400 cm/h) en surface, bien supérieure à l'intensité maximale des pluies ;
- filtration encore non négligeable (2,4 cm/h) à 2 m de profondeur, dans l'horizon micro-agrégé grâce au maintien des pores de grande taille.

Un sol à drainage vertical libre est donc caractérisé par un bon équilibre air-eau et par l'absence de variations brusques de ses caractéristiques physiques le long du profil vertical. En conséquence, les fortes pluviosités ne provoquent pas d'engorgement (cf. figure 2, p. 63).

Dans les sols à drainage latéral superficiel (DLS), l'enracinement est généralement moins profond : la masse racinaire entre 100 et 200 cm ne représente plus que 0,6 % du total. Ces observations sont à relier avec la présence à 80-100 cm de profondeur d'un horizon argileux compact, peu filtrant (0,12 cm/h) caractérisé par l'absence de pores de grande taille.

Cet horizon à fortes contraintes physiques (compacité, déficit en air et en eau) est donc peu favorable à l'enracinement. Quand il est proche de la surface du sol, d'autres contraintes associées à l'organisation du profil apparaissent (nappe perchée avec écoulement latéral et horizon gravillonnaire au-dessus de l'horizon compact). L'enracinement devient encore plus superficiel et se rapproche alors de celui des sols du système hydromorphe amont.

Dans les sols du système hydromorphe amont, l'enracinement est essentiellement superficiel : 89 % de la masse racinaire se trouve entre 0 et 20 cm. Cela est à relier avec la présence à 30-50 cm de profondeur d'une nappe perchée stagnante une grande partie de l'année. L'essentiel des racines se trouve donc au-dessus de cette nappe perchée avec notamment trois fois plus de racines grossières trouvées que dans les sols à drainage vertical libre.

Enfin, les sols de bas-fonds hydromorphes se caractérisent par un excès d'eau permanent. Bien que les mesures d'enracinement n'y aient pas été réalisées, l'enracinement est probablement superficiel. On observe également chez plusieurs espèces la présence de pneumatophores, racines aériennes permettant d'éviter l'asphyxie. Elles se présentent sous la forme d'arceaux de 10 à 40 cm de haut, typiques de *Symphonia globulifera* L.f. et de *Lecythis pneumatophora* S.A. Mori.

(11) Notion de réserve utile.

(12) Oldeman (1990) parle de "root floor" (plancher racinaire).

- *Enracinement profond et alimentation hydrique*

L'approche écophysiological a permis de préciser le rôle de l'enracinement profond sur l'alimentation en eau de l'arbre (Ducrey et Guehl, 1990 ; Bonal *et al.*, 2000). En saison des pluies, celle-ci a lieu préférentiellement dans les horizons superficiels, aussi bien pour les sols DVL que DLS. En saison sèche, les horizons superficiels se dessèchent les premiers (cf. figure 2, p. 63) et l'alimentation hydrique se déplace progressivement vers les horizons de profondeur. Ainsi, dans les sols DVL, l'extraction de l'eau par les racines dépasse les profondeurs maximales fixées dans les protocoles d'étude : 1,70 m pour les sondes, 3 m pour les fosses. Par contre, pour les sols DLS, cette eau disponible dans les horizons inférieurs, bien qu'importante (Humbel, 1978 ; Ducrey et Guehl, 1990), est très peu extraite par les arbres du fait de leur faible prospection racinaire. La fraction de racines profondes joue donc un rôle d'autant plus important pour la végétation qu'il y aura nécessité de mobiliser les réserves hydriques profondes (épisode sec prolongé, faible capacité de rétention des horizons superficiels). Nepstad *et al.* (1994) montrent qu'au Brésil, sur des sols profonds argileux et sous un climat tropical (précipitations : 1 750 mm) marqué par une sévère saison sèche (5 mois et demi), la réserve d'eau utile stockée entre 2 et 8 m de profondeur a fourni à la forêt sempervirente 75 % de l'eau extraite du sol.

- *Enracinement des espèces et comportement physiologique*

Les travaux de Ferry *et al.* (2001) ont étudié plus précisément le système racinaire de deux espèces, *Eperua falcata* et *Dicorynia guianensis* Amshoff, sur deux types de sols définis par leur drainage (DVL et DLS). Ils montrent que le système racinaire est fonction à la fois du type de sol et de l'espèce. Nous l'illustrerons par les observations effectuées sur l'un des jeunes adultes (diamètre à 1,30 m entre 20 et 30 cm) de chacune des espèces (figure 3, ci-dessous). Pour un type de sol donné, *Eperua falcata* a toujours un enracinement plus profond que *Dicorynia guianensis*. De plus, sur les sols DLS, *Eperua falcata* compense le déficit vertical d'enracinement (lié à la présence de l'horizon compact vers 1 m de profondeur) par une stimulation de l'enracinement horizontal. Au contraire, *Dicorynia guianensis* présente sur ces sols un enracinement moins développé à la fois verticalement et horizontalement.

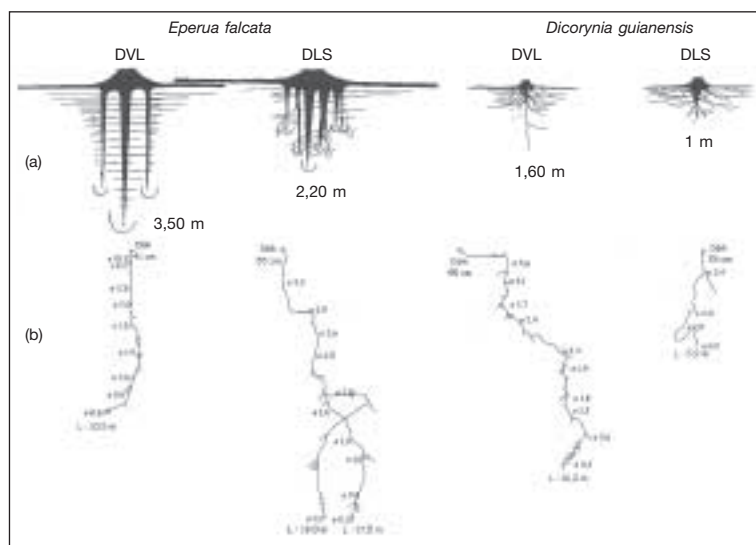


FIGURE 3
SYSTÈME RACINAIRE
D'ARBRES ADULTES
RÉITÉRÉS
DE DEUX ESPÈCES,
Eperua falcata **Aubl.**
Dicorynia guianensis
Amshoff
SUR DEUX TYPES
DE SOLS :
drainage vertical libre
(DVL) et drainage latéral
superficiel (DLS)

Adapté de Ferry *et al.*,
2001

(a) Profil
d'enracinement vertical
(b) Projection plane
des racines charpentières

Les stratégies d'enracinement différentes de ces deux espèces semblent être associées à des comportements physiologiques différents lors d'un stress hydrique (Bonal *et al.*, 2000). *Eperua falcata* puise de l'eau en profondeur, une nécessité pour continuer à assurer sa transpiration quelle que soit la saison. Au contraire, *Dicorynia guianensis* ferme ses stomates quand la teneur en eau du sol diminue. Alexandre (1991) décrit des comportements physiologiques analogues chez deux espèces héliophiles, respectivement *Trema micrantha* (L.) Blume dont les racines atteignent 8 m de profondeur et *Goupia glabra* Aubl. qui n'excède pas 3 m.

INFLUENCE DES SOLS SUR LE PEUPEMENT FORESTIER

De l'arbre au peuplement forestier

L'influence du sol sur les arbres est parfaitement identifiable à l'échelle de l'individu (encore faudrait-il aborder les questions de dynamique d'accroissement et de longévité). Se traduit-elle par des variations à l'échelle du peuplement forestier, en termes de structure dendrométrique (densité, surface terrière, distribution des diamètres...), d'architecture, de dynamique sylvigénétique et de composition floristique ?

Au préalable, rappelons deux processus qui, à ce niveau d'organisation, peuvent être influencés par le sol : la compétition inter-individuelle et la sylvigénèse.

Au sein d'une communauté, les plantes sont individuellement en compétition pour trois ressources essentielles : la lumière, l'eau, et certains éléments minéraux. En forêt amazonienne, les expériences *in situ* d'isolement du système racinaire de jeunes individus, par creusement de tranchées, montrent clairement (Lewis et Tanner, 2000) que la compétition entre individus pour l'alimentation minérale est d'autant plus perceptible que les sols sont chimiquement pauvres. Elle est plus faible sur sol ferrallitique que sur podzol et quasi absente sur des sols riches (CEC élevée). De plus, ces expériences réalisées sous climat peu contrasté suggèrent qu'il faut s'attendre, sous climat plus contrasté ou sur des sols à moindre réserve utile (type DLS), à un impact plus marqué de la compétition, entre les individus, pour l'eau.

La sylvigénèse est l'ensemble des processus par lesquels le couvert forestier organise sa structure tridimensionnelle (Oldeman, 1990). Les processus moteurs de la sylvigénèse sont, d'une part, la croissance individuelle des arbres et leur développement architectural et, d'autre part, la dynamique de renouvellement de ceux-ci (mortalité/chablis et régénération). Retenons que le sol (stabilité mécanique, profondeur de l'enracinement, engorgement...) en interaction avec d'autres facteurs (caractéristiques des espèces, vent et pluviosité) influence le cycle sylvigénétique et *in fine* la structure dendrométrique et la composition floristique (Molino et Sabatier, 2001) du peuplement forestier.

En Guyane, les études détaillées de ces interactions sol-peuplement sont encore peu nombreuses et limitées au bassin inférieur du Sinnamary, sur des substrats schisteux, essentiellement dans les sites de Piste de St-Elie et de Crique Plomb.

Sols et stature du peuplement forestier

Les travaux réalisés sur les schistes Bonidoro de Piste de St-Elie (Lescure et Boulet, 1985 ; Sabatier *et al.*, 1997) concluent à une faible influence du sol sur la structure du peuplement. Seuls les bas-fonds à engorgement fort et fréquent modifient cette structure de façon très sensible : les peuplements ont une densité plus faible (environ 500 tiges/ha contre 600-700 tiges/ha) ainsi qu'une surface terrière faible (20 à 30 m²/ha contre 30 à 50 m²/ha). L'in-

fluence du type de drainage (DVL, DLS, hydromorphie de surface) n'est détectée que dans l'étude de Lescure et Boulet par la comparaison des distributions de diamètres : « *le DVL et l'absence d'hydromorphie de surface autorisent la réalisation de gros diamètres alors que le DVB⁽¹³⁾ ne l'autorise pas* » (Lescure *et al.*, 1990). Dans ces deux études, la variabilité liée à la sylvigénèse pourrait expliquer la grande dispersion des valeurs des paramètres utilisés pour caractériser la structure forestière (Sabatier *et al.*, 1997).

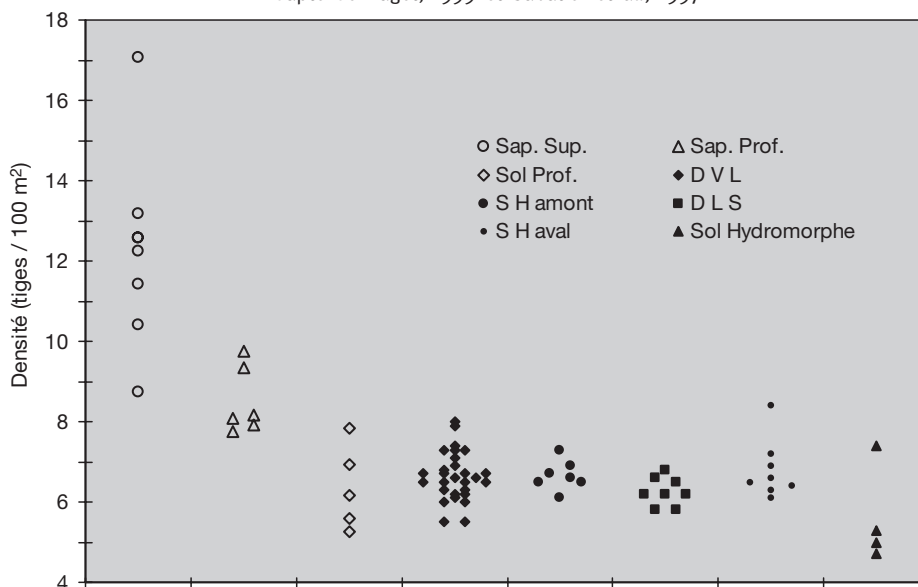
Au contraire, l'étude menée sur schistes Orapu à Crique Plomb (Paget, 1999) révèle de grands contrastes entre structures dendrométriques. Par exemple, les peuplements des sols sur saprolite

TABLEAU I Structure du peuplement forestier en fonction du type de sols
(d'après Paget, 1999)

Pour chaque paramètre, des lettres différentes (en colonne) indiquent des différences significatives entre sols (Test U de Mann-Whitney, risque de première espèce 5 %)

Type de sols	Densité arbres > 10 cm DBH (nb/ha)	Diamètre arbre moyen (cm)	Hauteur dominante (m)	Surface terrière (m ² /ha)
Sol sur saprolite superficielle .	1 241 (a)	19,2 (c)	27,1 (c)	35 (b)
Sol sur saprolite profonde . . .	842 (b)	24,7 (b)	32,6 (b)	40 (ab)
Sol sur cuirasse démantelée .	717 (c)	27,8 (a)	37,8 (a)	43 (a)
Sol profond de versant	633 (c)	28,6 (a)	37 (a)	41 (ab)

FIGURE 4 DENSITÉ DES ARBRES (DBH ≥ 10 CM) EN FONCTION DES TYPES DE SOLS
Adapté de Paget, 1999 et Sabatier *et al.*, 1997



(13) Drainage vertical bloqué : s'apparente au drainage latéral superficiel (DLS).

superficielle et sur saprolite profonde (deux stades des sols DLS) se différencient bien de ceux des sols sur cuirasse démantelée ou des sols profonds de versant (similaires aux sols DVL). Les peuplements sont denses, voire très denses, constitués de petits arbres peu élevés, avec une quasi-absence des gros arbres de plus de 50 cm de diamètre (cf. tableau I et figure 4, p. 67).

Les mêmes causes ne produiraient-elles pas les mêmes effets ? Probablement pas :

- la gamme de sols est plus large à Crique Plomb qu'à Piste de St-Elie, avec notamment des sols plus contraignants (saprolite superficielle, cuirasse affleurante) dont l'épaisseur est parfois très faible ;

- les deux sites sont sur des substrats géologiques différents conduisant à des altérites différentes, argilo-sableuses à Piste de St-Elie, limoneuses à Crique Plomb (Théveniaut, communication personnelle), certainement plus contraignantes sur ce dernier site pour l'alimentation hydrique de la végétation.

Certains travaux se sont attachés à étudier l'effet du sol sur la hauteur des peuplements. Bien que ce critère soit délicat à mesurer, Périer-Camby (1995) montre que la hauteur moyenne des peuplements est la plus élevée sur les sols ferrallitiques profonds (DVL) et la plus faible sur les sols ferrallitiques peu profonds et les podzols. De plus, la variabilité de cette valeur n'est pas la même suivant l'espèce : faible pour *Dicorynia guianensis* (41 m sur DVL vs 38 m sur DLS) et plus importante pour *Eperua falcata* (38 vs 31 m). Ces résultats sont concordants avec ceux de Collinet (1997) obtenus sur le site de Paracou : pour un même diamètre, la variation de hauteur est de 15 à 20 m pour *Eperua falcata*, tandis qu'elle est inférieure à 10 m pour *Dicorynia guianensis*. Ces observations sont à relier avec les capacités d'enracinement de ces deux espèces (cf. p. 65).

En résumé, sauf pour les sols de bas-fonds, nous pouvons reprendre la conclusion de Paget (1999) : « dans la gamme de sols étudiés, plus les conditions édaphiques sont contraignantes, plus le peuplement forestier est dense et plus les arbres sont de petite taille, en diamètre et en hauteur ».

Cette relation entre sol et physionomie de la végétation se confirme aussi dans d'autres situations, même si l'étude des peuplements n'a pas été effectuée de manière aussi précise. À Crique Grégoire, également dans le bassin du Sinnamary, Blancaneaux (1973) avait noté la relation entre les sols marqués par une hydromorphie de système amont et une végétation caractérisée par un sous-bois dense et un diamètre moyen faible. Il en est de même pour les sols situés sur une cuirasse latéritique. Si cette cuirasse n'est pas démantelée, la forêt est basse, dense et rabougrie (Granville, 1993). Dans certains cas, les auteurs notent la présence de nombreuses lianes donnant à la forêt une physionomie particulière.

Comme cela a déjà été évoqué (cf. p. 61), certaines propriétés des sols pouvant influencer la végétation (fertilité chimique, granulométrie...) sont héritées de la roche-mère. Ainsi, tout en prenant des précautions, Granville (1993) indiquait que les forêts sur les roches basiques (série volcano-sédimentaire du Paramaca, gabbros, dolérites) sont parmi les plus élevées et les plus belles de Guyane. Les forêts sur schistes ou sur roches cristallines seraient quant à elles très variables.

Sols et composition floristique du peuplement forestier

On estime actuellement que la flore des arbres de Guyane est riche de plus de 1 300 espèces ; localement le mélange atteint une richesse de 140 à 210 espèces à l'hectare. Le sol permet-il d'expliquer une part de cette diversité ?

Pour les milieux forestiers que l'on peut qualifier d'extrêmes (hydromorphie permanente ; dalle rocheuse ou latéritique limitant l'enracinement, sables blancs des podzols), on définit assez aisément une liste floristique d'espèces caractéristiques. Par exemple, *Swartzia bannia* Sandwith et *Clusia fockeana* Miq. sont typiques des podzols, et le Palmier wasaï (*Euterpe oleracea* Mart.) typique des bas-fonds hydromorphes, bien au-delà des frontières de la Guyane. La végétation de ces milieux contraignants se différencie toujours de celle des sols ferrallitiques. Granville (1993) en établit une typologie qui s'organise bien en relation avec les grands paysages géomorphologiques. À la marge de ces milieux, de forts gradients environnementaux et leur influence sur la composition en espèces du peuplement sont mis en évidence.

La situation est beaucoup plus complexe pour le vaste domaine ferrallitique ; la richesse floristique y est plus importante et la variabilité de la composition en espèce y est élevée. Diverses études menées en Guyane ont essayé de cerner la part de cette variabilité qui serait imputable au sol (Lescure et Boulet, 1985 ; Sabatier *et al.*, 1997 ; Paget, 1999 ; Pélissier *et al.*, 2002 ; Couteron *et al.*, 2003). L'un des résultats intéressants est leur contribution à la diffusion et à l'émergence de méthodes de plus en plus sophistiquées d'analyses des relations espèces-environnement. En termes de relation espèces-milieux, elles ont permis de valider, à l'échelle locale, l'existence de gradients écologiques organisant pour une part non négligeable la répartition des espèces au sein même du système ferrallitique et donc, d'une certaine manière, de faire un pas vers la démonstration d'un ajustement fin des niches écologiques en forêt tropicale humide, idée faisant encore aujourd'hui l'objet de controverses. Toutefois, une part importante de la variabilité du peuplement n'est pas imputable directement au sol, la dynamique propre de chaque population (Pélissier *et al.*, 2002) et la dynamique sylvigénétique (Molino et Sabatier, 2001) sont également des facteurs importants.

Nous retiendrons des études menées sur le site Piste de St-Elie qu'un nombre important d'espèces (25 %) réagissent positivement (en termes de fréquence relative) aux sols profonds et à l'absence d'hydromorphie et que beaucoup d'autres réagissent positivement aux sols amincis et aux conditions hydromorphes prolongées (voir les profils écologiques de 112 espèces, Sabatier *et al.*, 1997). La distribution des espèces s'organise le long d'un gradient principal opposant les

sols dont la saturation en eau est prolongée à ceux plus ou moins bien drainés (Pélissier *et al.*, 2002 ; figure 5, ci-contre).

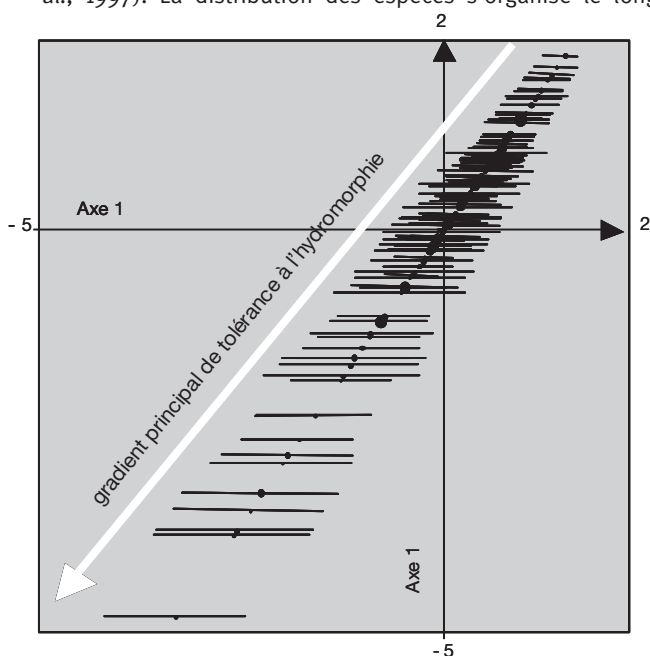


FIGURE 5
MISE EN ÉVIDENCE D'UN GRADIENT
ÉCOLOGIQUE PRINCIPAL DE TOLÉRANCE
À L'HYDROMORPHIE PAR L'ANALYSE
DES CORRÉLATIONS CANONNIQUES
AU SITE PISTE DE ST-ELIE

Adapté de Pélissier *et al.*, 2002

Double projection sur l'axe 1 des scores canoniques (verticalement : centre de gravité des espèces donnant leur place dans le gradient ; horizontalement : variance donnant l'amplitude écologique)

Un gradient assez comparable est détecté au Surinam sur sols ferrallitiques sableux (Ter Steege *et al.*, 1993). Sur ce gradient, l'amplitude écologique des espèces tolérantes à l'hydromorphie [*Alexa wachenheimi* Benoist, *Eschweilera coriacea* (DC.) S.A. Mori, *Jessenia bataua* (Mart.) Burret, *Myrcia decorticans* DC., *Sclerobium melinonii* Harms] est nettement plus importante que celle des espèces situées à l'autre extrême, intolérantes à ces conditions [*Couepia guianensis* Aubl., *Sloanea* sp., *Thyrsodium guianense* Sagot ex Marchand, *Tetragastris panamensis* (Engl.) Kuntze, *Micropholis obscura* T.D. Penn.]. Parmi les espèces situées en position intermédiaire dans le gradient, *Eperua falcata* avait attiré l'attention, compte tenu de son abondance globale, par sa quasi-absence sur les sols profonds (Sabatier *et al.*, 1997). Une conclusion similaire était tirée de la répartition de cette espèce à la station des Nouragues (Sabatier et Prévost, 1992). Couteron *et al.* (2003) montrent, à Counami, que cette espèce a également une répartition spatiale très discontinue. Celle-ci n'est pas imputable à la topographie, mais est fortement expliquée par les caractéristiques dendrométriques du couvert. En l'absence d'un descripteur sol dans cette étude, on ne peut conclure avec certitude à une situation semblable à celle de Piste de St-Elie. Les auteurs suggèrent plutôt un lien avec la dynamique forestière.

L'étude très détaillée menée à Crique Plomb (Paget, 1999) porte elle-aussi sur une centaine d'espèces (124) correctement représentées (minimum 3 occurrences dans les relevés). La moitié seulement de ces espèces sont communes aux sites de Crique Plomb et Piste de St-Elie distants seulement d'une trentaine de kilomètres.

Un certain nombre de résultats de l'étude de Paget corroborent ceux des études antérieures : mise en évidence de gradients édaphiques ayant une répercussion sur la répartition spatiale d'un grand nombre d'espèces (sans pour autant ici expliquer une part très importante de la variabilité du peuplement) ; comportements concordants pour certaines espèces. Parmi celles-ci, un groupe s'avère typique des sols à drainage vertical libre [*Astrocaryum sciophilum* (Miq.) Pulle, *Eschweilera parviflora* (Aubl.) Miers, *Thyrsodium guianense*] et un autre l'est pour les sols à drainage latéral superficiel [*Licania heteromorpha* Benth., *Moronobea coccinea* Aubl. et *Symphonia* sp.1⁽¹⁴⁾]. Les résultats discordants portent :

- sur le comportement de plusieurs espèces qui manifestent une ségrégation marquée entre drainage vertical libre et drainage latéral superficiel à Piste de St-Elie mais se retrouvent plus régulièrement réparties dans les relevés de Crique Plomb (*Lecythis idatimon* Aubl., *Lecythis persistens* Sagot et *Eperua falcata*) ;

- sur la proportion d'espèces qui apparaissent réagir au sol : en dépit d'un contraste structural très marqué, les peuplements des divers sols rencontrés à Crique Plomb ne divergent qu'assez peu d'un point de vue floristique.

CONCLUSIONS

Au-delà des schémas, maintenant classiques, d'une relation sol-végétation en relation avec les grands types de milieux forestiers (sol ferrallitiques, cuirasses, podzols, bas-fonds hydromorphes...), les travaux conduits en Guyane révèlent d'intéressantes relations au sein même des couvertures ferrallitiques. À l'échelle de l'arbre, cela se manifeste par des changements morphologiques importants (enracinement, stature) et a des répercussions sur le fonctionnement physiologique de la plante ainsi que sur la compétition inter-individuelle pour les ressources édaphiques. À l'échelle du peuplement, la caractérisation des variations de la couverture pédologique, qu'elle soit approchée par l'analyse des systèmes pédologiques ou par le simple descrip-

(14) Distingué dans les études du *Symphonia globulifera* typique des sols hydromorphes.

teur topographique, rend compte de gradients écologiques expliquant une part importante de la variabilité des peuplements en termes de structures dendrométriques, et une part significative en termes de composition floristique. Toutefois, la comparaison des sites de Crique Plomb et de Piste de St-Elie nous amène à constater d'importantes divergences. Les sols à drainage latéral superficiel des deux sites sont probablement plus différents que cela n'apparaît dans les descriptions données par les auteurs, la contrainte réelle d'enracinement étant plus forte à Crique Plomb. Cette question nous semble intéressante à approfondir, et, plus généralement, l'identification de nouveaux gradients écologiques, autres que ceux d'hydromorphie, s'impose.

Vincent FREYCON
UMR Écologie des Forêts de Guyane (ECOFOG)
CIRAD
BP 709
F-97379 KOUROU CEDEX
(vincent.freycon@cirad.fr)

Daniel SABATIER
UMR Botanique et Bioinformatique
de l'Architecture des Plantes (AMAP)
INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DÉVELOPPEMENT (IRD)
BP 165
F-97323 CAYENNE CEDEX
(sabatier@cayenne.ird.fr)

Dominique PAGET
151, allée des Narcisses
Demi-Quartier
F-74120 MEGÈVE
(dominique.paget@cibpokola.com)

Bruno FERRY
UMR Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois
(LERFOB)
ÉCOLE NATIONALE DU GÉNIE RURAL,
DES EAUX ET DES FORÊTS
14, rue Girardet
CS 4216
F-54042 NANCY CEDEX
(ferry@engref.fr)

Remerciements

Nous remercions C. Atger de nous avoir autorisé à reproduire ses dessins (figure 3, p. 65).

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE (D.Y.). — Comportement hydrique au cours de la saison sèche et place dans la succession de trois arbres guyanais : *Trema micrantha*, *Goupia glabra* et *Eperua grandiflora*. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 48, 1991, pp. 101-112.
- BARTHES (B.). — Influence des caractères pédologiques sur la répartition spatiale de deux espèces du genre *Eperua* (*Caesalpinaceae*) en forêt guyanaise. — *Revue d'écologie (La Terre et la Vie)*, vol. 46, 1991, pp. 303-320.
- BLANCANEAUX (P.). — Note de pédologie guyanaise. Les Djougoung-Pété du bassin-versant expérimental de la crique Grégoire (Sinnamary – Guyane française). — *Cahiers de l'ORSTOM, série Pédologie*, vol. XI, n° 1, 1973, pp. 29-42.
- BONAL (D.), ATGER (C.), BARIGAH (T.S.), FEHRI (A.), GUEHL (J.-M.), FERRY (B.). — Water acquisition pattern of two wet tropical canopy tree species of French Guiana as inferred from H218O extraction profiles. — *Annals of Forest Science*, vol. 57, 2000, pp. 717-724.

- BOULET (R.), FRITSCH (E.), HUMBEL (F.X.). — Les sols des terres hautes et de la plaine côtière ancienne en Guyane française septentrionale : organisation en système et dynamique actuelle de l'eau. — Cayenne : ORSTOM, 1979.
- COLLINET (F.). — Essai de regroupements des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou – Guyane). — Université de Lyon I, 1997. — 204 p. (Thèse de Doctorat).
- COUTERON (P.), PELISSIER (R.), MAPAGA (D.), MOLINO (J.-F.), TEILLIER (L.). — Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. — *Forest Ecology and Management*, vol. 172, 2003, pp. 89-108.
- DUCREY (M.), GUEHL (J.-M.). — Fonctionnement hydrique de l'écosystème forestier. Flux et bilans au niveau du couvert et dans le sol. Influences du défrichement. In : Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais. Opération ECEREX / J.-M. Sarraïl (coord.). — INRA et CTFT, 1990. — pp. 104-136.
- FERRY (B.), ATGER (C.), BEREAU (M.), BONAL (D.), LOUISANNA (E.), ROGGY (J.-C.), GUEHL (J.-M.), GARBAYE (J.), DOMENACH (A.-M.), FEHRI (A.). — Déterminisme de la structure spatiale des écosystèmes forestiers guyanais : stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources hydriques et minérales dans différents types de sol. Rapport final de projet. Programme SOFT, 2001. — 28 p.
- FERRY (B.), NOLIBOS (I.), PELLET (A.-M.). — Mise en place d'un dispositif d'étude de la croissance de *Dicorynia guianensis* et *Eperua falcata* sur différentes couvertures pédologiques du domaine forestier aménagé par l'ONF en Guyane. — Rapport ENGREF, 1997. — 40 p + annexes.
- GRANVILLE (J.-J. de). — Les formations végétales primaires de la zone intérieure de Guyane. In : Gestion de l'écosystème forestier et aménagement de l'espace régional, Congrès SEPANGUY, Cayenne, 1990. — 1993. — pp. 21-40.
- GRIMALDI (C.), FRITSCH (E.), BOULET (R.). — Composition chimique des eaux de nappe et évolution d'un matériau ferrallitique en présence du système muscovite-kaolinite-quartz. — *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 319(II), 1994, pp. 1383-1389.
- GRIMALDI (M.), BOULET (R.). — Relation entre l'espace poral et le fonctionnement hydrodynamique d'une couverture pédologique sur socle de Guyane française. — *Cahiers de l'ORSTOM, série Pédologie*, vol. XXV, n° 3, 1990, pp. 263-275.
- GRIMALDI (M.), RIÉRA (B.). — Geography and climate. In : Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest / F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget, M. Théry Eds. . — Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 2001. — pp. 9-18.
- HERBERT (D.A.), FOWNES (J.H.). — Phosphorus limitation of forest leaf area and net primary production on a highly weathered soil. — *Biogeochemistry*, vol. 29, n° 3, 1995, pp. 223-235.
- HUMBEL (F.X.). — Caractérisation, par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, de sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. — *Science du Sol*, n° 2, 1978, pp. 83-94.
- LESCURE (J.-P.), BOULET (R.). — Relationship between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. — *Biotropica*, vol. 17, n° 2, 1985, pp. 155-164.
- LESCURE (J.-P.), PUIG (H.), RIÉRA (B.), SABATIER (D.). — Une forêt primaire de Guyane française : données botaniques. In : Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais. Opération ECEREX / J.-M. Sarraïl (coord.). — INRA et CTFT, 1990. — pp. 137-168.
- LEWIS (S.L.), TANNER (E.V.J.). — Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. — *Ecology*, vol. 81, n° 9, 2000, pp. 2525-2538.
- MACKENSEN (J.), TILLERY-STEVENS (M.), KLINGE (R.), FÖLSTER (H.). — Site parameters, species composition, phytomass structure and element stores of a terra-firme forest in East-Amazonia, Brazil. — *Plant Ecology*, n° 151, 2000, pp. 101-119.
- MOLINO (J.-F.), SABATIER (D.). — Tree diversity in tropical rain forests : A validation of the intermediate disturbance hypothesis. — *Science*, vol. 294, n° 5547, 2001, pp. 1702-1704.
- NEPSTAD (D.C.), CARVALHO (C.R. de), DAVIDSON (E.A.), JIPP (P.H.), LEFEBVRE (P.A.), NEGREIROS (G.H.), SILVA (E.D. Da), STONE (T.A.), TRUMBORE (S.E.), VIEIRA (S.). — The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. — *Nature*, n° 372, 1994, pp. 666-669.
- OLDEMAN (R.A.A.). — Forests : Elements of sylvology. — Springer-Verlag, 1990. — 624 p.
- PAGET (D.). — Étude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais. Réflexion méthodologique et application. — Nancy : ENGREF, 1999. — 154 p.
- PELISSIER (R.), DRAY (S.), SABATIER (D.). — Whithin-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints : an exemple in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. — *Plant Ecology*, vol. 162, 2002, pp. 143-156.

- PERIER-CAMBY (C.). — Variations de la hauteur maximale de trois espèces de la forêt guyanaise sur différents sites de fertilité contrastée. — Nancy : ENGREF, 1995. — 56 p. (Mémoire FIF).
- POELS (R.L.H.). — The use of the tropfor model to simulate growth and water use of tropical rain forests. — *Interciencia*, vol. 19, n° 6, 1994, pp. 386-394.
- POSZWA (A.), DAMBRINE (E.), FERRY (B.), POLLIER (B.), LOUBET (M.). — Do deep tree roots provide nutrients in tropical rainforest. — *Biogeochemistry*, 60, 2002, pp. 97-118.
- SABATIER (D.), GRIMALDI (M.), PREVOST (M.-F.), GUILLAUME (J.), GODRON (M.), DOSSO (M.), CURMI (P.). — The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. — *Plant Ecology*, vol. 131, 1997, pp. 81-108.
- SABATIER (D.), PREVOST (M.-F.). — Variation du peuplement forestier à l'échelle stationnelle ; le cas de la station des Nouragues en Guyane française. — Actes de l'atelier MAB-IUFRO : Écosystèmes forestiers, Cayenne, mars 1990. — 1992.
- STEEGE (H. Ter), JETTEN (V.G.), POLAK (M.), WERGER (M.J.A.). — Tropical rain forest types and soils of a watershed in Guyan. — *South America. J. Veg. Sci.*, 4, 1993, pp. 705-716.

INFLUENCE DU SOL SUR LA VÉGÉTATION ARBORESCENTE EN FORÊT GUYANAISE : ÉTAT DES CONNAISSANCES [Résumé]

À l'échelle de l'arbre, la fertilité chimique des sols semble expliquer la localisation majoritairement superficielle du système racinaire, alors que le type de drainage explique la forte variabilité de sa répartition verticale. Les racines profondes, malgré leur faible proportion, jouent un rôle important pour extraire l'eau en saison sèche. À l'échelle du peuplement, les variations latérales du sol influent sur des processus tels que la compétition inter-individuelle et la sylvigénèse. Pour les sols de terre ferme, plus les conditions édaphiques sont contraignantes, plus les gros arbres sont rares dans le peuplement forestier. Celui-ci est dense lorsque le sol est très aminci, moins dense en situation hydromorphe. Le sol influence nettement la composition floristique des peuplements. Mais d'autres facteurs tels la dynamique sylvigénétique ou la dynamique propre à chaque population ont un poids très important. Des résultats divergents conduisent à formuler de nouvelles hypothèses, parmi celles-ci l'influence majeure de l'épaisseur du profil d'altération.

THE INFLUENCE OF SOIL ON ARBORESCENT VEGETATION IN THE FORESTS OF FRENCH GUIANA : THE CURRENT STATE OF KNOWLEDGE [Abstract]

On the scale of individual trees, the predominantly superficial root system appears to be attributable to the chemical fertility of soils, whereas the extreme variability of their vertical distribution would seem to be due to the type of drainage. Deep roots, in spite of their scarcity, play an important role in extracting water during the dry season. On the scale of the stand, the lateral variations in the soil influence processes such as inter-tree competition and silvigenesis. For well-drained soils, the more restrictive the edaphic conditions, the fewer the large trees in the stand. The latter is dense when the soil is very shallow, less dense in hydromorphous conditions. The soil clearly influences the floristic composition of the stands. But other factors such as silvigenetic phases or the inherent dynamics of each particular population also have a significant effect. Contrasting results have led to new assumptions being formulated, including the idea that the thickness of the weathering profile might have a major impact.
