LA BIODIVERSITÉ DANS LES SOLS FORESTIERS: QUELLE IMPORTANCE POUR LE FONCTIONNEMENT ET LES USAGES DE LA FORÊT?

L'auteur analyse **les effets du défrichement et du brûlis** sur la biodiversité dans les sols de forêts tropicales. Il se réfère notamment au programme Ecerex mené en Guyane française. Les principales caractéristiques prises en compte sont les espèces, les fonctions des organismes, les types d'humus et de sols.

Jean-Marie BETSCH Muséum national d'histoire naturelle IEGB, Écologie générale 4, avenue du Petit-Château 91800 Brunoy France

Organisation de l'espace : en haut à gauche, forêt sacrée interdite à la coupe ; forêt secondaire en gestion commune; parcelles en culture ou en jachère, plantations de girofliers et rizières en terrasse. Réserve de la biosphère de Mananara-Nord, Madagascar. Spatial organization: a sacred forest (summit on the *left; cutting is* prohibited); a managed secondary forest; crop plots and fallow plots, clove plantations, and a terraced area converted into rice fields (Mananara-Nord biosphere reserve. Madagascar).

RÉSUMÉ

LA BIODIVERSITÉ DANS LES SOLS FORESTIERS : QUELLE IMPORTANCE POUR LE FONCTIONNEMENT ET LES USAGES DE LA FORÊT ?

Les sols des forêts, particulièrement ceux des forêts tropicales, sont le siège d'une biodégradation très ac tive de la matière organique, qui dépend d'une grande biodiversité. Cette biodiversité présente plusieurs caractéristiques : une importante richesse en espèces: une régularité des effectifs de ces espèces d'autant plus grande que les contraintes sur l'écosystème sont plus faibles; une diversité fonctionnelle réalisée par l'association de groupes trophiques de la faune et de la microflore déterminée par l'acidité du sol, qui produit des types d'humus spécifiques, à cohésion structurale faible pour un moder, forte pour un mull. La dynamique des peuplements édaphiques montre une variation annuelle d'origine climatique, d'autant plus importante que la contrainte sur la forêt est plus forte. Les pratiques traditionnelles en agriculture itinérante semblent favoriser les processus de restauration des sols en créant une hétérogénéité interne à l'abattis, ce qui multiplie, dès avant la récolte, les sites de recolonisation ligneuse, producteurs de litière.

Mots-clés: biodégradation, diversité taxonomique, diversité fonctionnelle, diversité structurale, dynamique des peuplements, défrichement et brûlis.

ABSTRACT

BIODIVERSITY IN FOREST SOILS: IMPORTANCE FOR FOREST FUNCTION AND USE

Forest soils, especially in the tropics. are characterized by highly active organic matter biodegradation, which is dependent on high biodiversity. This biodiversity is characterised by: high species diversity, stable species populations particularly when constraints on the ecosystem are minimal, functional diversity through the association of trophic groups composed of fauna and microflora and determined by the acidity of the soil which produces specific types of humus with low structural cohesion for moder forms and high coherence for mulls. Edaphic population dynamics show high climate-dependent annual variations that are accentuated under high forest constraint conditions. Traditional shifting cultivation practices seem to favour soil restoration processes by creating heterogeneity within the slash layer, thus promoting recolonization of litter-producing woody plants, even before harvest.

Keywords: biodegradation, taxonomic diversity, functional diversity, structural diversity, population dynamics, slash-and-burn.

RESUMEN

LA BIODIVERSIDAD EN SUELOS FORESTALES: SU IMPORTANCIA PARA EL FUNCIONAMIENTO Y USOS SILVÍCOLAS

Los suelos de los bosques, en particular los de los bosques tropicales, son el foco de una degradación muy activa de la materia orgánica, que depende de una gran biodiversidad. Dicha biodiversidad presenta varias características: una importante riqueza de especies: una regularidad en el número de estas especies, regularidad que se incrementará cuanto más bajas sean las presiones ejercidas sobre el ecosistema; una diversidad funcional realizada mediante la asociación de grupos tróficos de la fauna y de la microflora determinada por la acidez del suelo, que produce tipos de humus específicos, con una cohesión estructural débil en un moder o fuerte en un mull. La dinámica de los poblamientos edáficos muestra una variación anual de origen climático tanto más importante cuanto más fuerte sea la presión sobre el bosque. Las prácticas tradicionales de agricultura itinerante parecen ser beneficiosas para los procesos de restauración de los suelos creando una heterogeneidad interna de las zonas taladas que multiplica, desde antes de la cosecha, los sitios de recolonización leñosa productores de hojarasca.

Palabras clave: biodegradación, diversidad taxonómica, diversidad funcional, diversidad estructural, dinámica de poblamientos, desbrozo y quema.

INTRODUCTION

Dans tous les écosystèmes terrestres, le sol est le siège d'une intense activité de biodégradation de la matière organique d'origine végétale, animale et microbienne, après la mort des organismes, qui est exercée par un nombre élevé de groupes de la faune et de la microflore. De nombreux auteurs, parmi lesquels MALDAGUE (1970), mais aussi SWIFT et al. (1979), LAVELLE et al. (1992), ont présenté de façon synthétique la décomposition de la matière organique dans les milieux terrestres, la remise à disposition des éléments minéraux aux végétaux, la structuration des sols par la pédofaune et la biodiversité dans les sols. JORDAN (1987) a édité un ouvrage collectif qui synthétise plusieurs études de cas sur les effets du défrichement et du feu en forêt amazonienne et sur la restauration de l'écosystème forestier.

Un certain nombre de travaux ont traité, principalement pour les groupes animaux, de la diversité taxonomique et fonctionnelle dans les sols forestiers de la zone intertropicale. Citons:

- BECK (1971), initiateur d'une longue série de travaux par le Max-Planck Institut dans la forêt amazonienne, au Brésil, surtout dans une zone périodiquement inondée, la *varzea*;
- CHIBA et al. (1975) en Malaisie, dans la Pasoh Reserve;
- BETSCH et al. (1981, 1990) et MAURY-LECHON et al. (1986) en Guyane française (piste de Saint-Élie), sur un dispositif expérimental du Ctft, en zoologie et en microbiologie du sol en relation avec les stades de la recolonisation végétale.

LA BIODIVERSITÉ DANS LE SOL EST-ELLE UN PROBLÈME PARTICULIER?

Dans le sol, la durée des cycles vitaux est souvent courte: les bactéries ont des temps de génération de l'ordre de 20 minutes (même si elles sont très souvent en phase d'attente), les microarthropodes peuvent compter plusieurs générations dans une année. Cela fait du sol un milieu où les dynamiques des espèces sont importantes et où les ajustements entre les espèces sont permanents, sous les contraintes des changements climatiques annuels et d'autres facteurs écologiques ou environnementaux.

Cette dynamique permanente et rapide contraste avec une inertie beaucoup plus grande des peuplements végétaux, en particulier des formations arborées.

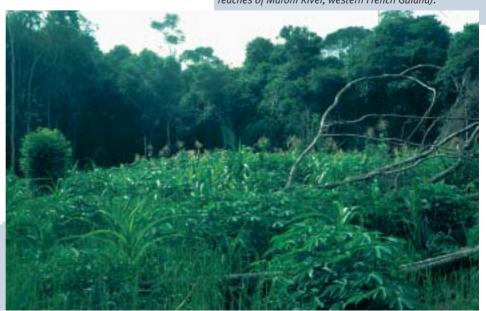
Comme les saprophages et les décomposeurs du sol minéralisent la matière organique et préparent donc la croissance végétale, la dynamique d'un peuplement du sol est décalée dans le temps par rapport à celle de la végétation, et au début d'une succession il peut même arriver qu'elle semble décorrélée avec la dynamique du recrû.

Une succession végétale arrive à maturité après de (très) nombreuses années, alors que la maturité pourra être atteinte beaucoup plus rapidement par les peuplements du sol.

Il ne faudra donc pas vouloir établir des parallèles stricts entre les états et les trajectoires des systèmes forestiers et ceux de leurs sols. Ces deux compartiments fonctionnels sont interdépendants, mais leurs échelles spatiales et temporelles sont fondamentalement différentes. Pour qualifier l'état des relations entre ces compartiments d'une forêt et leur évolution, un relevé instantané des caractéristiques d'un sol est insuffisant; un suivi à long terme sera nécessaire.

Abattis Boni Aluku sur alluvions fluviatiles: association riz-maïs-manioc. Noter le rejet sur souche, typique des abattis traditionnels, où l'on ne pratique pas d'essouchage (village d'Abdallah, cours moyen du Maroni, Guyane française).

Boni Aluku clearing on river alluvial deposits; rice-maizecassava intercropping. Note the shoot growing from a stump, which is typical after traditional clearing operations without uprooting (Abdallah village, middle reaches of Maroni River, western French Guiana).



LES APPROCHES DE LA BIODIVERSITÉ

Plusieurs niveaux de diversité sont à considérer.

LA DIVERSITÉ TAXONOMIQUE

Une certaine ambiguïté a régné (et règne encore) à propos du terme de diversité spécifique dans de très nombreux travaux : la plupart des auteurs ne considèrent que la richesse en espèces, mais certains, plus précis, prennent en compte les deux aspects que recouvre ce terme : la richesse en espèces (richness) et la régularité dans la distribution des différentes espèces d'un peuplement (diversity).

La biodiversité peut être comprise dans son sens le plus commun, la richesse en taxons, qui est une notion partiellement représentative du fonctionnement d'un milieu. Pour le sol, on la rapporte à des surfaces de l'ordre du mètre carré ou de la dizaine de mètres carrés, tellement

la variabilité dans l'espace est grande. Il s'agit souvent de la richesse en espèces, mais cela peut être aussi la richesse en groupes, animaux ou végétaux, dont le niveau hiérarchique sur le plan taxonomique doit être homogène dans une même étude. Le choix d'un tel niveau supraspécifique (genre, famille...) est guidé, le plus souvent, par la connaissance très partielle des faunes d'invertébrés au niveau des espèces, surtout en zone intertropicale.

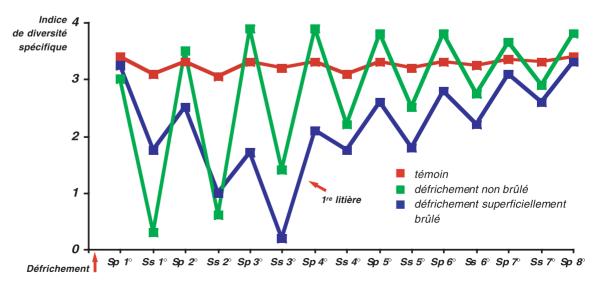
La diversité biologique est analysée de manière au moins aussi pertinente, sinon plus, par la régularité de la distribution des effectifs des différents taxons d'une communauté d'espèces de même régime trophique et de taille voisine. Les dominances ainsi révélées reflétent l'importance des contraintes sur le biotope: une forte dominance traduit des contraintes importantes, alors qu'une bonne régularité dans les effectifs est atteinte dans les milieux matures.

Mais cette relation n'est pas linéaire. Frontier (1977) a établi que dans un peuplement planctonique marin, à cycle de vie plus court que dans le sol, la régularité du peuplement diminue à nouveau à l'approche de la maturité (la dominance augmente donc un peu), ce qu'il a traduit par : « la diversité maximale n'est peut-être pas la diversité optimale ». Par la suite, cette surprenante hiérarchisation, d'ampleur limitée, dans la phase finale de la maturation d'un peuplement a été mise en évidence dans diverses communautés, dont les microarthropodes des sols forestiers de la piste de Saint-Elie (Ветsсн et al., 1981; figure 1).

Une hypothèse peut rendre compte de ce retour vers une régularité un peu plus faible à l'approche de la maturité: une imbrication progressive des niches écologiques intervient en fin de maturation, « au prix » d'une diminution de la diversité spécifique (en termes d'indice de diversité).

Figure 1

Évolution de la diversité des peuplements de collemboles (microarthropodes) du sol et de la litière: en forêt témoin, dans un défrichement non brûlé, et dans un défrichement superficiellement brûlé. Parcelle Arbocel, Guyane française (d'après Betsch et al., 1990, modifié). Variations in the diversity of collembola (microarthropod) populations in the soil and litter layer in a control forest, in an unburnt cleared plot, and in a lightly burnt cleared plot. Arbocel plot, French Guiana (modified from Ветясн et al., 1990).



BIODIVERSITÉ ET SOLS FORESTIERS / BIODIVERSIT

LA DIVERSITÉ DES **FONCTIONS EXERCÉES** PAR LES ORGANISMES

C'est la biomasse qui est remarguable au premier abord puisqu'elle atteint couramment 1 t/ha pour la pédofaune et o,5 t/ha pour la microflore dans un écosystème forestier tempéré. Parmi les grands ensembles de la pédofaune, les proportions changent en fonction de la température movenne du lieu, la microfaune dominant en climats froids et frais, la mésofaune en climats tempérés, la macrofaune en climats tropicaux (Swift et al., 1979).

Sous un climat donné, la biodiversité dans les sols, forestiers ou de milieux ouverts, recouvre en chaque point une association de groupes fonctionnels caractéristique, en premier lieu, de l'acidité de ces sols (figure 2) : le long d'un gradient allant de pH 3,5 à 8, on passe progressivement d'une association dominée par des champignons et des microarthropodes, sans vers de terre, à une association dominée par des bactéries, des vers de terre et, plus discrètement, des diplopodes. La microflore exerce l'essentiel de la transformation biochimique de la matière organique, tandis que la faune joue un rôle principalement dans la dilacération de la matière végétale morte, dans la dissémination des éléments de la microflore et, pour certains groupes, dans la transformation physique du sol.

En principe, une biodiversité étendue permet une meilleure exploitation des ressources et donc une minéralisation plus complète, dans un même laps de temps. De nombreux petits groupes d'espèces ayant des rôles similaires assureraient ainsi de façon redondante chaque fonction remplie dans le réseau trophique. Cette hypothèse est difficile à vérifier au sein de peuplements de plusieurs centaines de milliers d'individus par mètre carré appartenant à deux ou trois centaines d'espèces, comme c'est le cas pour les microarthropodes. D'autant plus que, dans une forêt floristiquement diversifiée, chaque essence arborée détermine la présence d'une fraction propre d'espèces au sein de l'association définie par le type de forêt.

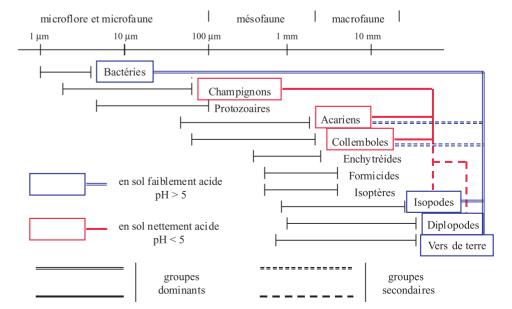
LA DIVERSITÉ STRUCTURALE DU PROFIL SUPÉRIEUR

Les types d'humus produits dans le sol superficiel par ces associations sont fondamentalement différents (figure 3): les microarthropodes élaborent, par leurs déjections mêlées aux débris végétaux incomplètement dilacérés, un humus brut ou moder, sans liaison entre les particules organiques et minérales, dont le rapport carbone/azote (C/N) de

la matière organique est élevé (entre 15 et 20), alors que les vers de terre produisent un humus évolué ou mull, mélange intime entre des particules minérales et de la matière organique déjà largement transformée, à C/N nettement plus faible (10 environ). Le terme d'« organismes ingénieurs » est généralement réservé à des macroinvertébrés comme les vers de terre, des termites et des fourmis. Néanmoins, les microarthropodes construisent également un horizon organique superficiel (de 2 à 4 cm d'épaisseur en moyenne, le moder) qui constitue, au sommet des sols acides, un milieu favorable au développement d'un chevelu racinaire de surface, par lequel passe l'essentiel de la nutrition minérale pour les ligneux, dans des forêts où les vers de terre sont absents ou ont une activité négligeable.

Figure 2

Groupes majeurs de la pédofaune et de la microflore dans les réseaux trophiques de sols peu acides ou nettement acides, rangés par taille et par association de groupes dominants ou secondaires selon le pH. Major soil fauna and microflora groups in foodwebs in relatively non-acidic to highly acidic soils, ranked by dominant and secondary group sizes and associations according to pH levels.



DYNAMIQUES COMPARÉES DE LA DIVERSITÉ DE LA PÉDOFAUNE ET DU RECRÛ VÉGÉTAL

Un exemple tiré de la dynamique des peuplements de microarthropodes dans différentes situations de recrû forestier va nous permettre d'illustrer la diversité dans le sol et la diversité du recrû, d'une part, la diversité, la stabilité et la résilience, d'autre part. Le terme de diversité s'entend ici comme une expression combinant la richesse en taxons

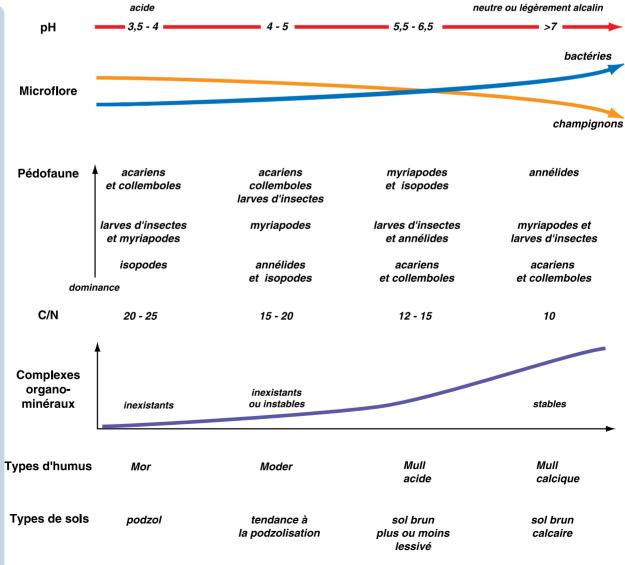
et la régularité de leur distribution; un indice comme celui de Shannon réalise un telle intégration.

Le programme Ecerex (Ctft-Inra-Mnhn-Orstom, 1977-1982, piste de Saint-Élie, Guyane française) a suivi notamment le recrû forestier sur une parcelle papetière de 25 ha située essentiellement sur un sol ferrallitique, où la dynamique de l'eau est principalement superficielle (d'abord appelé drainage vertical bloqué). La circulation de l'eau dans les sols acides (de pH 4 à 4,5, à moder assez typique, pratiquement sans vers de terre) de ce secteur constituait le facteur primordial

du fonctionnement de la forêt (HUMBEL, 1978; BOULET, 1990), les plus fortes phytomasses sur les bassins versants (LESCURE et al., 1990) et les plus fortes biomasses de pédofaune (Betsch et al., 1990) correspondant au drainage vertical La parcelle papetière avait été coupée et avait accidentellement brûlé en partie. Son suivi pendant 15 ans (Betsch, Cancela Da Fonseca, 1995) a permis d'étudier la dynamique des peuplements du sol et éventuellement d'identifier les phases de la restauration des sols en situations non brûlé, superficiellement brûlé et fortement brûlé.

Figure 3

Types d'humus, rapport C/N de la matière organique et importance des complexes organominéraux élaborés par les associations de la microflore et de la pédofaune en fonction de l'acidité du substrat. Humus types, C/N ratios of the organic matter layer and importance of organomineral complexes formed through microflora and soil fauna associations according to soil acidity levels.



INFLUENCE DU BRÛLIS

La diversité des peuplements de microarthropodes collemboles (figure 4) montre une alternance de valeurs élevées de la diversité en fin de saison des pluies et de valeurs plus basses en fin de saison sèche, même en forêt témoin: cette alternance est de faible amplitude dans le témoin.

- Dans le défrichement non brûlé, cette alternance est très importante mais avec une remontée progressive de la valeur la plus basse et surtout avec des valeurs maximales plus élevées que dans la forêt non touchée.
- Dans le défrichement superficiellement brûlé, cette alternance montre une phase régressive pendant 3 ans jusqu'à la première chute de litière du recrû ligneux, où une phase progressive dénote le rétablissement des processus de biodégradation de la matière végétale morte.
- Dans le défrichement fortement brûlé, la dynamique est quasi inexistante pendant 3 ans en l'absence de matériau végétal à dégrader, puis la chute d'une li-

tière provenant du recrû non brûlé, à la périphérie de la zone brûlée, permet progressivement de rétablir des processus de biodégradation à 1 m de la lisière en année 3, à 2 m en année 4, à 3 m en année 6.

Dans tous les sols brûlés. même superficiellement, le profil de matière organique et le profil d'humidité (même en saison des pluies) ont été inversés par rapport à la forêt témoin et au défrichement non brûlé, la surface étant moins riche en matière organique et moins humide qu'à 10 cm de profondeur. La restauration du sol passe par une recharge progressive du sol en matière organique et parallèlement en eau. C'est seulement quatre années après le brûlis, à la lisière du défrichement non brûlé (principalement des Cecropia), que les germinations ont pu bénéficier d'un approvisionnement en eau suffisant, en saison des pluies, pour se maintenir et fournir un recrû autochtone, qui a permis la cicatrisation de proche en proche de la zone brûlée. La restauration

d'un profil du sol superficiel (dix premiers centimètres) sensiblement analogue à celui de la forêt témoin a nécessité une dizaine d'années de fonctionnement d'une chaîne trophique de biomasse totale identique à celle du défrichement non brûlé à 1 m de la lisière et une quinzaine d'années à 3 m de la lisière. Le processus de restauration du sol est donc très lent (figure 5).

Le comportement de la forêt témoin de la piste de Saint-Élie illustre les deux concepts de stabilité et de résilience. La stabilité n'équivaut pas à une absence de variation : il y a en fait un équilibre dynamique par des ajustements permanents entre des espèces qui se remplacent plus ou moins complètement, sans que le critère de forte imbrication des niches écologiques soit fondamentalement modifié. La résilience au sein de la communauté de microarthropodes du sol est attestée par le faible écart, en termes informatifs de l'indice de Shannon, entre l'organisation du peuplement en saison des pluies et en saison sèche.

Sp: sais on des pluies, Ss: saison sèche, 1°: 1re année

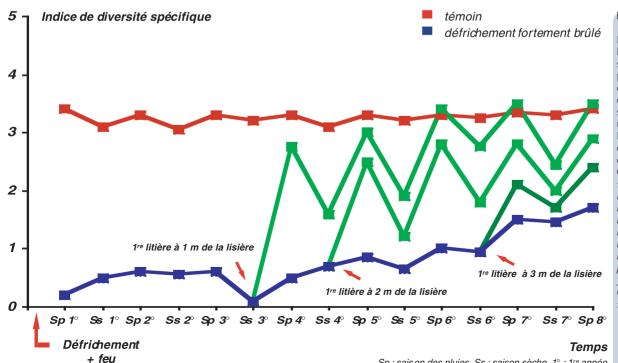


Figure 4

Phases de restauration de la couche humifère et de son réseau de radicelles, parallèlement aux phases de remontée du taux d'humidité des horizons supérieurs du sol après un brûlis prononcé. Parcelle Arbocel (cf. coordonnées en figure 3; d'après Betsch et CANCELA DA FONSECA, 1995, modifié). Restoration of the humus layer and associated rootlet systems relative to moisture increases in the upper soil horizons after harsh burning. Arbocel plot (cf. details in figure 3; modified from Ветsсн, CANCELA DA FONSECA, 1995).

PRÉCAUTIONS EN MATIÈRE DE DIAGNOSTIC

Ces résultats débouchent sur la formulation de deux précautions impératives en matière de diagnostic tiré d'un suivi trop court ou, pire, d'un relevé ponctuel.

• Une « bonne » richesse en espèces ou un « bon » indice de diversité ne vaut que si celle-ci est replacée dans le contexte global de la trajectoire pour le sol, comportant en particulier les points extrêmes de l'alternance annuelle (en zone intertropicale : en fin de saison des pluies et de saison sèche).

• Une forte biodiversité n'est pas automatiquement liée à la situation la plus stable, ni à l'évolution optimale pour le biotope étudié. De plus, une trajectoire de la diversité pour la pédofaune n'est pas forcément parallèle à celle de la végétation. En effet, la pédofaune dans le défrichement non brûlé a montré immédiatement une diversité supérieure à celle de la forêt non touchée, en saison favorable (des pluies), ce qui conforte l'hypothèse de Frontier selon laquelle la diversité maxi-

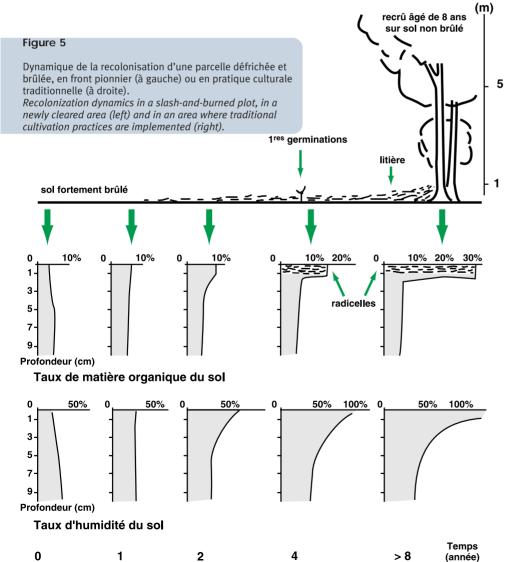
Hauteur

maturité

male n'est peut-être pas la diversité optimale. Le défrichement superficiellement brûlé a connu une dégradation des processus de biodégradation, par le non-renouvellement de la ressource trophique du compartiment de biodégradation, alors que le recrû était en phase progressive, bien qu'assez réduit (17 t sec/ha au bout de 4 ans, contre 40 t sec/ha pour le défrichement non brûlé, proche de la lisière de la forêt témoin; MAURY-LECHON et al., 1986).

Quelques remarques, dont certaines sont peut-être triviales, méritent d'être faites.

- La matière végétale morte est le moteur du compartiment de la biodégradation. Lors d'un défrichement, la proximité de la lisière forestière (primaire ou secondaire relativement âgée) joue un rôle primordial dans le rétablissement le plus rapide possible de l'activité des sols.
- Une exportation importante (et *a fortiori* totale) de bois d'une parcelle réduit très fortement la cycle de la biodégradation. La première phase du recrû est très sensible aux aléas climatiques comme aux atteintes ultérieures sur cette parcelle.
- Les pistes de halage des bois sont une situation encore pire que le brûlis prolongé. Le sol superficiel est dégradé sur une profondeur telle que sa restauration sur un horizon minéral A2 ou B a été la plus lente de toutes celles suivies sur la parcelle papetière.
- En cas de brûlis, le démarrage du recrû végétal subit un retard important du fait de l'obligation de la restauration préalable des qualités minimales du sol pour supporter durablement la croissance des plantules.



sol brûlé - recharge en matière organique et en eau

DYNAMIQUE DES SOLS EN CULTURE ITINÉRANTE SUR BRÛLIS

Les résultats exposés précédemment à partir de l'expérimentation Ecerex devraient constituer une critique *a priori* d'un type d'usage du sol forestier qui comporte un défrichement et un brûlis (*slash-and-burn* des Anglo-Saxons).

Il est vrai que l'évolution des sols est semblable à celle qui a été décrite sur les secteurs brûlés de la parcelle papetière lorsque celui qui réalise la culture n'a qu'une connaissance limitée des processus de dynamique forestière, parce qu'il vient d'une région différente, où la forêt n'est pas la même ou est dégradée ou parfois même absente, et ne se préoccupe pas du devenir de la jachère. C'est typiquement la situation dans un « front pionnier ».

Des évolutions beaucoup plus favorables se rencontrent dans les systèmes d'agriculture traditionnelle (figure 6): tout agriculteur ayant une grande connaissance de la forêt locale et une pratique ancienne de la culture sur brûlis se préoccupe du retour le plus rapide vers une forêt secondaire à forte biomasse.

- Tout d'abord, l'abattis est de taille réduite (de l'ordre de 0,50 à 0,75 ha chez les Amérindiens et de 1 ou 2 ha chez les Noirs marrons de Guyane).
- L'agriculteur n'essouche pas, limitant par là l'érosion et favorisant les rejets dès la phase de culture.
- La conduite du feu laisse souvent des zones moins brûlées et le sarclage précoce unique (en Guyane du Sud, vers 3 mois) des

adventices (dont des ligneux qui seront peut-être la base de la future jachère) permet à plusieurs petites zones internes à l'abattis de constituer des centres de recolonisation végétale présents dès le moment de la récolte. Cette hétérogénéité spatiale est un caractère essentiel de la culture sur brûlis traditionnelle qui profite pleinement de l'effet lisière à la périphérie et au niveau des îlots ligneux internes. De telles pratiques permettent un retour à une phytomasse élevée du recrû, ce qui est une forme de capitalisation accélérée d'engrais potentiel.

Un programme du service de la recherche au ministère de l'environnement (comité Soft/ Gip Ecofor, coordonné par J.-M. Betsch et S. Bahuchet) se préoccupe des effets des pratiques culturales traditionnelles sur l'écosystème forestier du sud de la Guyane, en analysant les stratégies familiales qui visent au développement durable de l'agriculture sur l'espace forestier. Toute pratique préservant une restauration rapide de la fertilité du sol et une production élevée de phytomasse permet le retour sur les anciens abattis et elle diffère d'autant le recours à un défrichement sur la forêt mature.

Lors d'une mission préparatoire du programme environnement du Cnrs (J. Barrau, J.-M. Betsch et J. Weber, inédit), des coordinations sur les usages de l'espace ont même été observées, dans le nord-est de Madagascar, en bordure de la réserve de la biosphère de Mananara-Nord, où des secteurs de forêts secondaires sont des jachères longues (de l'ordre de 30 ans) en gestion commune par un lignage. La décision a été prise d'arrêter temporairement la culture, au vu de la dégradation du sol, et de la reprendre sur une parcelle qui avait récupéré après une jachère très longue ou sur un secteur transformé en rizières en terrasse. Dans cette même région, en plus des caractéristiques de diversité végétale et de hauteur (ou biomasse) de végétation dans leur jachère, les paysans malgaches portent une grande attention à la diversité structurale de leur sol, à sa remontée biologique et aux organismes à l'œuvre : notion de carence (« les feuilles sont un peu jaunes, il manque quelque chose au sol »), restauration du profil chargé de matière organique à son sommet, nombre et couleur des turricules de vers de terre (à leur examen, les paysans savent combien d'espèces de vers, de surface et de profondeur, opèrent)...

CONCLUSION

La qualité des sols et la durabilité de leur fertilité sont une condition du bon fonctionnement des écosystèmes forestiers; l'usage des forêts à des fins de sylviculture, de production vivrière ne pourra être durable que dans la mesure où une attention particulière est portée au bon déroulement des processus de la biodégradation de la matière végétale morte, dans le respect de la diversité des structures mises en place par les réseaux complexes d'organismes à l'œuvre dans ces sols. Parmi les pratiques forestières, l'exploitation rationnelle de la forêt naturelle, par des prélèvements faibles de bois d'œuvre (15-20 m³/ha au plus), largement espacés dans le temps (30 ans), telle qu'elle est expérimentée notamment en Guyane, à Paracou, répond vraisemblablement à ce critère. Mais des pratiques traditionnelles de mise en culture après défrichement et brûlis sur des parcelles de taille réduite semblent également satisfaire à cet objectif de développement durable. Des stratégies déterminant une hétérogénéité structurale dans chaque parcelle et des durées de jachère appropriées s'appuient, peut-être involontairement, sur une gestion conservatoire d'une certaine biodiversité envisagée globalement sur l'ensemble du cycle culturejachère.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BECK L., 1971. Bodenzoologische Gliederung und Characterisierung des amazonischen Regenwaldes. Amazonia 3: 69-132.

BETSCH J.M., BETSCH-PINOT M.C., MIKHALEVITCH Y., 1981. Evolution des peuplements de microarthropodes du sol en fonction des traitements subis par une forêt dense humide en Guyane française. Acta Oecologica, Oecologia Generalis 2:245-263.

BETSCH J.M., CANCELA DA FONSECA J.P., 1984. Species diversity in soil insects, micro-arthropods and macrofauna. *In*: The significance of species diversity in tropical forest ecosystems. Maury-Lechon, Hadley, Younes (ed.), Biology International (IUBS), special issue 6: 30-44.

BETSCH J.M., CANCELA DA FONSECA J.P., 1995. Changes in edaphic factors and microarthropod communities after clearing and burning in a tropical rain forest in French Guyana. Acta Zoologica Fennica 196: 142-145.

BETSCH J.M., KILBERTUS G., COÛTEAUX M.M., VANNIER G., 1990. Microflore et faune du sol: indicateurs biologiques de la transformation de la forêt tropicale humide en agrosystème. *In:* Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais (Opération Ecerex). Sarrailh J.M. (éd.), Inra-Ctft: 209-270.

BOULET R., 1990. Organisation des couvertures pédologiques des bassins versants Ecerex. Hypothèses sur leur dynamique. *In*: Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais (Opération Ecerex). Sarrailh J.M. (éd.), Inra-Ctft: 15-45.

CHIBA S., ABE T., AOKI J., IMADATE G., ISHIKAWA K. *et al.*, 1975. Studies on the productivity of soil animals in Pasoh Forest Reserve, West Malaysia. I. Seasonal change in the density of soil mesofauna: Acari, Collembola and others. Scientific Reports of the Mirosaki University 22: 87-124.

FRONTIER S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. Bulletin d'Écologie 8 : 445-464.

HUMBEL F.X., 1978. Caractérisation, par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, des sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. Sciences du Sol, Bulletin Afes 2:83-93.

JORDAN C.F. (éd.), 1987. Amazonian rain forests. Ecosystem disturbance and recovery. Ecological Studies nº 60. Allemagne, Springer Verlag, 133 p.

LAVELLE P., BLANCHART E., MARTIN A., SPAIN A.V., MARTIN S., 1992. Impact of soil fauna on the properties of soil in the humid tropics. *In*: Myths and science of soils of the tropics, SSSA special publication 29: 157-185.

LESCURE J.P., PUIG H., RIÉRA B., SABATIER D., 1990. Une forêt primaire de Guyane française: données botaniques. *In*: Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais (Opération Ecerex). Sarrailh J.M. (éd.), Inra-Ctft: 137-168.

MALDAGUE M.E., 1970. Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers. Bruxelles, Belgique, Publication Ineac, série scientifique 112 : 245 p.

MAURY-LECHON G., BETSCH J.M., BETSCH-PINOT M.C., 1986. Dynamiques comparées de la végétation et de la pédofaune dans un recrû en zone forestière tropicale (Guyane française). Paris, France, Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle, A, 132: 243-255.

SWIFT M.J., HEAL O.W., ANDERSON J.M., 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in ecology, Oxford, Royaume-Uni, Blackwell Sc. Publ., 372 p.

SYNOPSIS

BIODIVERSITY IN FOREST SOILS: IMPORTANCE FOR FOREST FUNCTION AND USE

JEAN-MARIE BETSCH

In terrestrial ecosystems, organic matter in the soil layer undergoes biodegradation due to the activity of resident fauna and microflora whose biodiversity is especially problematic: short lifecycles and high population dynamics; the soil and vegetation population dynamics are often temporally unsynchronized.

Types of diversity

Several diversity levels can be considered:

- Taxonomic diversity includes: species diversity, which is a partial indicator of ecosystem function; relations between different species populations, and the dominance hierarchy reflect biotope constraints; low diversity (thus high dominance) indicates high constraints, while high diversity (low dominance) highlights mature environments—this correlation is not completely linear.
- The diversity of functions fulfilled by different organisms involves an association of functional groups that can be characterized basically according to soil acidity: from pH 3.5 to 8, associations dominated by fungi and microarthropods gradually shift in favour of associations dominated by bacteria, earthworms and diplopods.
- The structural diversity of the upper soil profile. Markedly different types of humus are produced in this layer: from rough humus (moder), with low organomineral bonds and a high C/N ratio resulting from microarthropod activity, to evolved humus (mull) with a lower C/N ratio in the organomineral complex due to earthworm activity.

Diversity dynamics

In French Guiana (BETSCH et al., 1990), the following aspects of soil fauna diversity and vegetation regrowth dynamics were documented in the Ecerex programme:

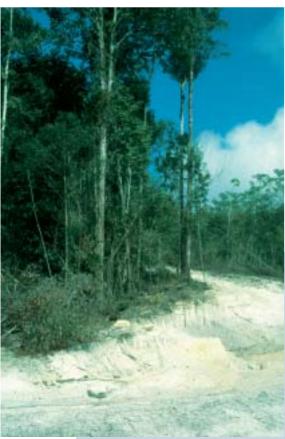
- Collembola (microarthropod) population diversity is higher in the rainy season than in the dry season. This alternation—low in a control forest—is very high in recently cleared unburnt areas where the dry-season dominance declines yearly. On lightly burnt cleared land, the biodiversity decreases until the first litterfall from the woody-plant regrowth restimulates this biodiversity. Without exogenous litter input, biodiversity is almost nil in highly burnt cleared land.
- Organic matter and moisture profiles are substantially modified in all burnt soils (even superficially). Soil fertility is enhanced through gradual organic matter and moisture restoration.

Assessments are complicated by three factors: instantaneous biodiversity assessments can highlight trends but are only relevant if the results are considered in relation to global soil patterns; high diversity is not always associated with stable biotopes; and soil fauna diversity variations do not always parallel those of the prevailing vegetation.

Shifting slash-and-burn farming

Farmers practicing traditional slashand-burn cultivation promote a rapid return to a high-biomass secondary forest. These farmers do not uproot trees during small-scale clearing operations, thus reducing soil erosion and favouring shoot growth which, during the cropping phase, will be forerunners in the recolonization process, thus replenishing soil organomineral reserves. After traditional slash-and-burn cultivation, plots benefit fully from internal and peripheral edge effects.

High soil quality and fertility is a prerequisite for efficient forest ecosystem function. The use of forests for silviculture or food-crop production will only be sustainable if efforts are made to preserve the diversity of structures developed by complex networks of soil-borne organisms.



Forêt très fragile sur sables blancs: la couche humifère, un humus brut sans cohésion avec les sables sousjacents, est très facilement décapée par les engins de halage des bois (montagne des Chevaux, Guyane francaise).

Very fragile forest growing on white sand: the humus layer, i.e. non-cohesive rough humus with an underlying sand layer, is readily stripped off by log hauling machines (Chevaux mountain, French Guiana).