

# 20

## Évidences isotopiques et géochimiques de l'avancée de la forêt sur la savane au Cameroun

BERNARD GUILLET, OUSMANE MAMAN, GASTON ACHOUDONG,  
ANDRÉ MARIOTTI, CYRIL GIRARDIN, DOMINIQUE SCHWARTZ,  
JOSEPH YOUTA HAPPI

### Introduction

En Afrique, la zone de transition comprise entre la forêt sempervirente humide et les grandes savanes est formée d'une mosaïque de forêts semi-décidues et de savanes. De nombreuses observations botaniques et phytosociologiques faites en maints endroits (Aubreville, 1962) et notamment en Côte d'Ivoire (Guillaumet et Adjanohoun, 1971), au Nigéria (Hopkins, 1962), au Cameroun (Letouzey, 1968), au Centrafrique (Boulvert, 1990) suggèrent une transgression de la forêt sur les savanes. Au Cameroun cette zone de transition qui s'étend sur 550 km dans la direction est-ouest et sur 150 km dans le sens nord-sud est considérée par Letouzey (1985) comme une région de fort dynamisme forestier où les peuplements gagnent du terrain sur les savanes voisines.

Une des orientations du programme ECOFIT vise à aborder l'étude de la dynamique spatiale et temporelle des contacts forêt-savane. Cela implique la triple nécessité de reconnaître les spécificités physiologiques et floristiques des recrûs forestiers, de valider l'avancée forestière au moyen de caractéristiques pédologiques et d'en dater les phases de progression. Pour cela, un chantier a été ouvert au Cameroun impliquant la collaboration de botanistes forestiers, de pédologues et de biogéographes sur deux sites sélectionnés selon des critères biogéographiques et botaniques.

L'objectif de cet article est de faire le point sur les signatures pédologiques attestant la dynamique spatiale du contact entre forêt et savane. Il se base sur une méthodologie d'étude de transects reliant un point de la savane aux milieux forestiers bordant les cours d'eau, et

supposés être les forêt-mères, tant leur physionomie et leur composition floristique diffèrent des recrûs que les transects traversent. L'analyse botanique des recrûs forestiers et de la forêt-mère présentée par ailleurs (Achoundong *et al.*, ce volume) ne sera, ici, que très sommairement décrite.

Dans cette approche sur l'enregistrement pédologique de la progression forestière, c'est le compartiment organique des sols qui a été étudié. En effet, l'analyse de la composition isotopique du carbone organique s'impose en priorité tant cette composition s'avère être un marqueur discriminant des environnements savanicoles et forestiers des milieux intertropicaux (Schwartz *et al.*, 1986; Mariotti, 1991). Par ailleurs des constituants organiques hérités, tels que les composés phénoliques de la lignine dont les proportions varient avec les sources biologiques, peuvent judicieusement témoigner des divers types de végétation (Ertel et Hedges, 1984).

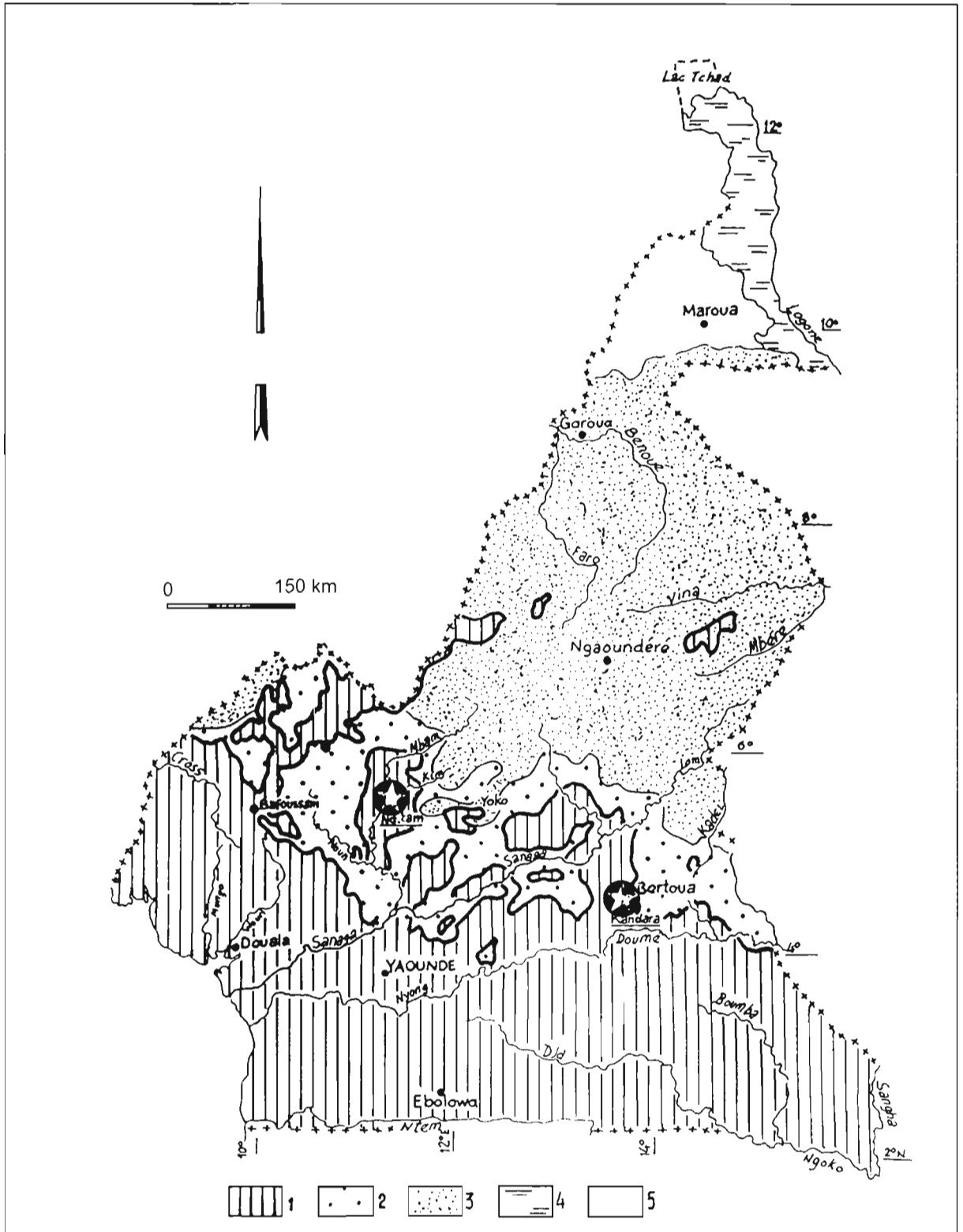
### Les sites

Les deux sites sélectionnés dans la zone des mosaïques forêt semi-décidue-savanes incluses, ont été choisis dans la région de Nditam à l'Est de Massangam située entre le Kim et le Mbam et dans celle de Kandara au Sud de Bertoua (Figure 1).

La savane à *Hyparrhenia* sp. et à *Terminalia glaucescens* de Nditam est située au coeur du massif forestier du Mbam (5° 19' 20" N et 11° 12' 20" E; altitude 750 m). Elle est parsemée de monticules hauts de 2 à 3 m et de 15 à 20 m de diamètre considérés comme des termitières effondrées. Au plan floristique, le transect se compose d'une lisière arbustive et lianescente à Zingibéracées qui

présente du côté de la savane un fourré dense à *Chromolaena odorata*. Le recrû forestier est peu stratifié à proximité de la savane mais acquiert progressivement une structure à sous-bois différencié lorsque l'on tend vers la forêt âgée. Différentes espèces d'*Albizia*, de *Terminalia* et de *Celtis* caractérisent le recrû alors qu'à l'approche de la forêt âgée la densité des *Rinorea* s'accroît très fortement.

La savane à *Imperata cylindrica* de Kandara est une savane arbustive (4° 20' 50" N et 13° 43' 15" E). Les arbres les plus fréquents appartiennent au genre *Albizia* avec notamment *Albizia adianthifolia*, *Albizia glaberrima* et *Albizia zygia*. Comme à Nditam, la lisière est formée d'un fourré à *Chromolaena odorata* et à Zingibéracées (*Afromomum* sp.). Le transect sélectionné pour l'étude botanique et pédologique recoupe un recrû forestier



**Figure 1** Principales unités phytogéographiques du Cameroun et localisation des transects de Nditam et de Kandara dans la région de Bertoua : (1) forêt sempervirente et semi-décidue ; (2) savane périforestière et incluse ; (3) savane arborée soudano-guinéenne ; (4) prairie inondable ; (5) steppe à épineux.

long de plus de 450 m. La forêt présente sur 150 m la structure typique des recrûs peu âgés, aucun arbre n'ayant une circonférence de plus de 100 cm (à hauteur de poitrine). Les arbres caractéristiques par leur densité et/ou leur taille sont des *Albizia*, *Celtis philipensis*, *Chaetacme aristata* et *Canthium* sp. On retrouve ces mêmes espèces dans le recrû floristiquement plus homogène que le transect aborde avant d'atteindre la forêt âgée. Celle-ci se distingue par la rareté des espèces d'arbres caractérisant le recrû et par la forte extension du genre *Rinorea*.

Au plan pédologique, les sols ont été prélevés à différentes profondeurs en de nombreux endroits le long des transects joignant un point situé en savane à un point considéré comme représentatif de forêt âgée ou mature. En chaque point, des échantillons correspondant à des profondeurs de 0-5 cm, 15-20 cm, 45-50 cm et 75-85 cm ont été systématiquement prélevés, ainsi que, parfois, des niveaux plus profonds. Au total, quinze points ont été échantillonnés à Nditam et seize à Kandara.

## Les méthodes

### Abondance naturelle des isotopes stables du carbone

La composition isotopique du carbone des plantes se distribue selon deux modes résultant de leur cycle de photosynthèse (cycle en C<sub>3</sub> dit « de Calvin » et cycle en C<sub>4</sub> dit « de Hatch et Slack ») (Bender, 1971). Les plantes en C<sub>4</sub> parmi lesquelles on trouve les graminées des savanes sont enrichies en isotopes <sup>13</sup>C par rapport aux plantes en C<sub>3</sub>, comportant notamment les arbres. La composition isotopique des matières organiques des sols étant le reflet de celle des plantes (Mariotti et Balesdent, 1990) diffère d'un sol forestier à un sol de savane. Si un écosystème forestier succède à une savane, avec le temps, la composition isotopique passe progressivement de la caractéristique « savane » à la caractéristique « forêt ».

La composition en isotopes <sup>13</sup>C est exprimée en unité « δ » :

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \left[ \frac{(^{13}\text{R}_{\text{ech}} - ^{13}\text{R}_{\text{st}})}{^{13}\text{R}_{\text{st}}} \right] \cdot 1000$$

où <sup>13</sup>R<sub>ech</sub> représente le rapport isotopique <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C de l'échantillon et <sup>13</sup>R<sub>st</sub> celui du standard PDB.

### Dérivés de la lignine

La lignine est un polymère formé de l'agencement de plusieurs unités phénoliques élémentaires. Il s'agit des unités syringiques (S), vaniliques (V) et cinnamiques (C) dont les proportions relatives varient selon les grandes divisions dichotomiques (gymnospermes, angiospermes mono- ou di-cotylédones) et les types de tissus (feuilles ou bois) (Godwin et Mercer, 1983). A ces trois types de constituants s'ajoute l'unité des phydroxybenzoïques (H) qui participe à la constitution des lignines de graminées (Higuchi, 1990) en association avec les trois unités précédentes. Les divers monomères correspondant à ces unités ont été extraits des sols selon la méthode décrite par Hedges et Ertel (1982) et ont été quantifiées par électrophorèse capillaire (Maman *et al.*, 1996). La distribution de ces unités et la recherche de paramètres caractérisant leur variation ont constitué une

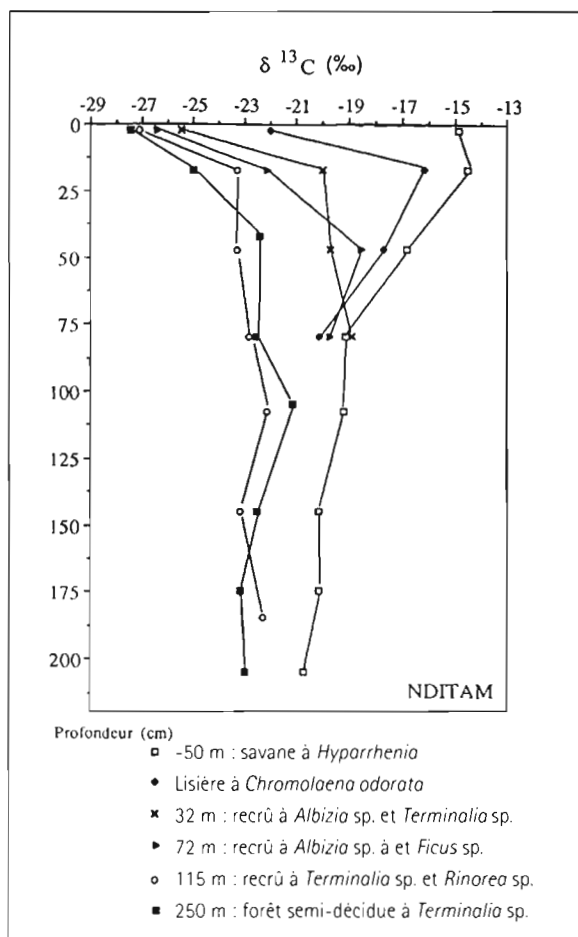


Figure 2 Composition isotopique du carbone organique des sols de la savane, des recrûs et de la forêt âgée du transect de Nditam.

démarche peu fréquente visant à utiliser des composés supposés stables dans les sols comme des marqueurs d'écosystèmes.

## L'évidence isotopique de la progression de la forêt

### En région de Nditam

La teneur en carbone organique des sols ne varie que très légèrement dans les horizons de surface (0-5 cm) : elle est en moyenne de 18,5 mg C/g de sol dans le recrû contre 15,5 mg C/g de sol en savane et sur la lisière.

Les caractéristiques isotopiques de la matière organique de l'horizon de surface (0-5 cm) révèlent un appauvrissement en <sup>13</sup>C, très significatif depuis la savane (δ<sup>13</sup>C de -14,9 ‰) jusqu'au recrû le plus ancien et à la forêt semi-décidue à Terminalia (δ<sup>13</sup>C de -27 ‰ environ). Presque tous ces horizons de surface ont une matière organique portant exclusivement la signature isotopique des arbres (Figure 2). Le renouvellement de la matière organique y étant très rapide, sans doute de l'ordre de la dizaine d'années (Martin *et al.*, 1990 ; Trouvé *et al.*, 1994), on peut sans ambiguïté admettre que partout, sauf en lisière où le δ<sup>13</sup>C n'est pas franchement marqué par les plantes en C<sub>3</sub>, le peuplement forestier est âgé de plus d'une dizaine d'années.

Avec les horizons médians (15-20 cm) et plus profonds (45-50 cm) des sols situés au coeur du recrû on trouve les preuves isotopiques de la progression récente

de la forêt : le  $\delta^{13}\text{C}$  de la matière organique prend des valeurs intermédiaires entre celles des horizons homologues de la savane et de la forêt semi-décidue âgée. La progression de la forêt se marque volontiers dans l'horizon médian avec les valeurs de plus en plus négatives au fur et à mesure que l'on s'avance dans le recrû. A la profondeur considérée (15-20 cm), le temps de renouvellement de la matière organique est de l'ordre de plusieurs décennies, voire de quelques siècles, de sorte qu'une avancée progressive de la lisière forestière amorcée depuis un à deux siècles laisse dans le sol une signature isotopique qui varie clairement avec l'âge du peuplement forestier.

Par rapport à l'horizon médian, la diffusion ralentie et quantitativement moindre de la matière organique dans la tranche de sol plus profonde (40-50 cm) conduit à un allongement du temps de renouvellement ; il s'ensuit que l'impact isotopique de la forêt se fait plus discret. Il en va de même en profondeur (75-85 cm) où la composition isotopique des sols du recrû diffère peu de celle de la savane, les différences observées sur la Figure 2 devant plutôt être imputées à la variabilité spatiale naturelle de tout constituant du sol. La similitude isotopique témoigne d'un passé floristique commun entre la couverture pédologique du recrû et celle de la savane actuelle.

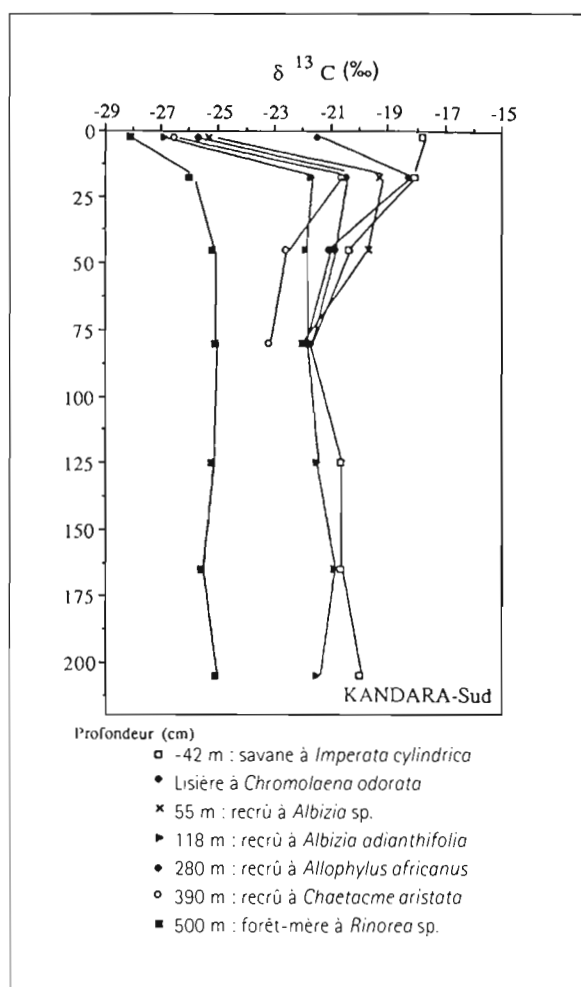


Figure 3 Composition isotopique du carbone organique des sols de la savane, des recrûs et de la forêt-mère du transect de Kandara-sud dans la région de Bertoua.

## En région de Bertoua

La teneur en matière organique des sols du transect de Kandara est nettement plus élevée que dans le transect de Nditam et varie peu de la savane à la forêt (de 30 à 40 mg C/g de sol pour l'horizon 0-5 cm).

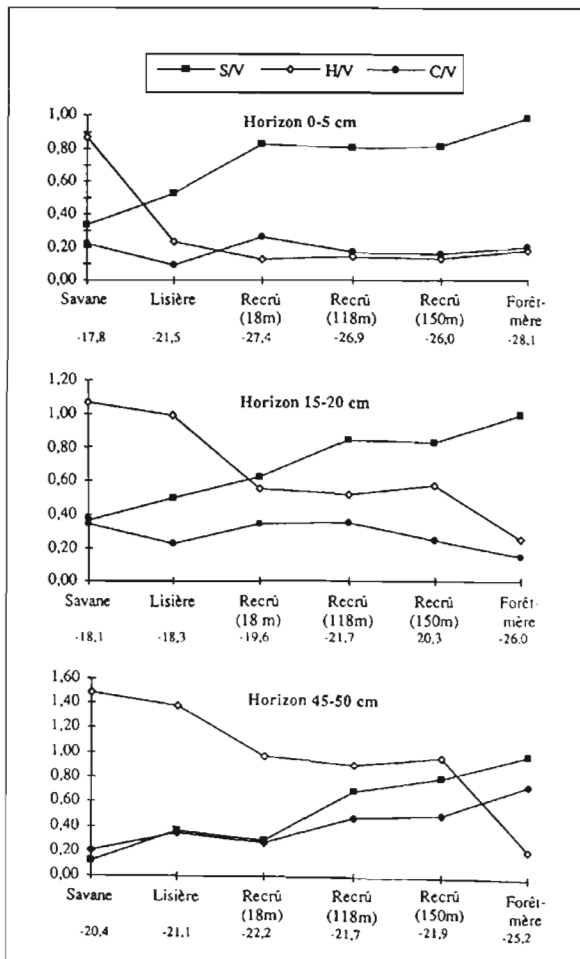
La composition isotopique du carbone organique fournit les mêmes informations qu'à Nditam et témoigne là aussi de la progression de la forêt. Ainsi l'horizon de surface (0-5 cm) de la lisière à *Chromolaena odorata* et à Marantacées présente des caractéristiques isotopiques (de  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-21,5$  ‰) qui cumule, à parts sensiblement égales, l'héritage savanique et l'apport des plantes en  $\text{C}_3$  de la lisière. Dans le recrû, les horizons de surface des sites sélectionnés et représentés sur la Figure 3, portent, comme à Nditam, les caractéristiques des arbres.

Le profil isotopique de la savane (Figure 3) ressemble à celui observé à Nditam (Figure 2) mais présente toutefois des valeurs plus négatives du  $\delta^{13}\text{C}$  suggérant l'existence d'une plus forte densité de plantes en  $\text{C}_3$ , d'arbres notamment, dans la savane de Kandara. A Kandara, le profil isotopique de la forêt mère prend en profondeur les valeurs typiques ( $\delta^{13}\text{C}$  de  $-25$  à  $-26$  ‰) des matières organiques des sols en équilibre millénaire avec les écosystèmes forestiers denses (Schwartz *et al.*, 1992). Ceci n'est pas le cas à Nditam (Figure 2) où le profil isotopique du point d'échantillonnage de la forêt-mère semi-décidue (de  $\delta^{13}\text{C}$   $-21$  à  $-24$  ‰ en profondeur) possède plutôt les caractéristiques d'une forêt ouverte ou d'une savane très fortement arbustive.

La preuve de la progression forestière est attestée par la décroissance du  $\delta^{13}\text{C}$  des horizons médians (15-20 cm) et profonds (45-50 cm) lorsque l'on progresse dans le recrû. Une progression linéaire d'un front forestier depuis la forêt-mère jusqu'à l'interface actuelle entre le recrû et la savane, est difficilement concevable. Il existe en effet une variabilité assez importante de la composition isotopique (près de deux unités delta) entre deux points d'échantillonnage consécutifs, notamment dans le recrû le plus éloigné de la lisière (de 150 m à 450 m). Cela laisse à penser que la progression s'est faite par la coalescence d'agrégats forestiers nés en savanes. La variation non régulière de la surface terrière tout au long du recrû et celle de la composition floristique décrites par Achoundong *et al.* (1996) confortent cette hypothèse.

## Les monomères de la lignine, traceurs de la progression forestière

L'analyse des monomères de la lignine a été effectuée sur les horizons 0-5 cm, 15-20 cm et 45-50 cm en six endroits : dans la savane et dans la forêt mature, sur la lisière et en trois points du recrû, comme indiqué sur la Figure 4. Celle-ci montre que la distribution des monomères de la lignine est différente selon que l'on se situe en savane ou en forêt. Si l'on se réfère à l'horizon 0-5 cm, le marqueur de la savane ( $\delta^{13}\text{C}$  de  $-17,8$ ) est l'unité phydroxybenzoïque. Dans la savane, le rapport H/V prend sa valeur maximale (0,87), puis il décroît très fortement ( $\text{H/V} = 0,24$ ) dès la lisière ( $\delta^{13}\text{C} = -21,5$  ‰) et plus encore dans les recrûs ( $\text{H/V} = 0,13$ ) où la composition



**Figure 4** Évolution des rapports des monomères de la lignine extraits de la matière organique de trois horizons de sols prélevés dans la savane, dans le recrû et dans la forêt mère, le long du transect de Kandara (région de Bertoua). La distance des points de prélèvement dans le recrû se réfère à la lisière. Les nombres négatifs correspondent aux valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$ . S = unité syringique, H = unité p-hydroxybenzoïque, C = unité cinnamique et V = unité vanilique.

isotopique ( $\delta^{13}\text{C}$  de  $-26,0$  à  $-27,4$  ‰) reflète une origine en  $\text{C}_3$  de la matière organique du sol. Alors, dans les peuplements forestiers, les unités syringiques prennent le relais des unités p-hydroxybenzoïques (S/V de 0,82 à 1,0) et dominent amplement les unités cinnamiques (bas rapports C/V de 0,16 à 0,27). Le balancement entre les unités p-hydroxybenzoïques et syringiques semble être un paramètre marquant le changement d'écosystème. Dans cet horizon 0-5 cm, les monomères p-hydroxybenzoïques tracent l'origine graminéenne, et donc savannicole, de la matière organique.

Si l'on considère la matière organique des horizons médians (15-20 cm) de la lisière et des recrûs, la composition isotopique moins négative que dans l'horizon de surface suggère une contribution importante de matières organiques anciennes formées en milieu savannicole. Parallèlement les unités p-hydroxybenzoïques prennent plus d'importance qu'elles n'en ont dans l'horizon de surface correspondant. On est tenté d'y voir la signature de l'ancienne savane.

Dans l'horizon profond (45-50 cm), le rapport dominant est H/V, tant en savane que dans les recrûs, alors que ce rapport s'effondre dans la forêt-mère carac-

térisée par les autres unités phénoliques de la lignine. On peut y reconnaître la signature des matières organiques formées en savane. Toutefois les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  dans le recrû étant plus négatives que dans l'horizon sus-jacent (15-20 cm), la contribution des matières organiques savannicoles doit, en théorie, être moins importante dans cet horizon profond que dans l'horizon médian. Or le rapport H/V y est paradoxalement plus élevé. Le paradoxe s'explique par un gradient d'altération de la lignine croissant avec la profondeur des profils (Ertel et Hedges, 1984 ; Marseille, 1996). Cette altération porte sur la déméthoxylation des unités syringiques, puis des unités vanilliques, ce qui contribue à générer les unités phénoliques de type p-hydroxybenzoïque. Il en résulte dans chaque profil de sol des recrûs, une évolution du rapport H/V dont la valeur croissante, observable sur la Figure 4, prend en compte à la fois les héritages de matières organiques de la savane ainsi que les transformations des lignines durant l'humification.

## Conclusion

La composition isotopique du carbone organique des sols et le marquage par la lignine, joints aux arguments floristiques développés par Achoundong et al. (1996), apportent la preuve que dans les régions en marge des grands peuplements forestiers camerounais, la forêt progresse sur la savane. La vitesse de progression n'est pas encore connue, sauf pour les quatre dernières décennies grâce à l'analyse des photos aériennes (Youta Happi et Bonvallet, 1996). La convergence des observations botaniques, pédologiques et des photos aériennes conduisent à penser que la progression forestière s'effectue par coalescence d'îlots forestiers nés en savane. La datation du processus est très incertaine. On pense que cela concerne les tout derniers siècles.

## Références

- Achoundong, G. ; Youta-Happi, J. ; Bonvallet, J. ; Guillet, B. 1996. Formation et évolution des recrûs sur savane. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, p. 115-119.
- Aubréville, A. 1962. Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, 2, (1), 16-84.
- Bender, M. M. 1971. Variations in the  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*, 10, 1239-1244.
- Boulvert, Y. 1990. Avancées ou recul de la forêt centrafricaine. Changements climatiques, influence de l'homme et notamment des feux. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique Centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, p. 353-366.
- Ertel, J. R. ; Hedges, J. I. 1984. The lignin component of humic substances: Distribution among soil and sedimentary humic, fulvic and base-insoluble fraction. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 2065-2074.
- Goodwin, T. W. ; Mercer, E. I. 1983. *Introduction to plant biochemistry*. Pergamon Press. 677 p.

- Guillaumet, J. L. ; Adjanohoun, E. 1971. La végétation de la Côte d'Ivoire. *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*, Éditions de l'ORSTOM, Paris, 161-263.
- Hedges, J. I. ; Ertel, J. R. 1982. Characterization of lignin by Gas Capillary Chromatography of cupric oxide oxidation products. *Analytical chemistry*, **54**, 174-178.
- Higuchi, T. 1990. Lignin biochemistry: biosynthesis and biodegradation. *Wood Science and Technology*, **24**, 23-63.
- Hopkins, B. 1962. Vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. I. General features and research sites. *Journal of Ecology*, **50**, 559-598.
- Letouzey, R. 1968. Étude phytogéographique du Cameroun. *Encyclopédie Biologique*, Paris, Paul Lechevalier Public., **49**, 511 p.
- . 1985. *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1 : 500 000*. Toulouse, Institut de la carte internationale de la végétation. 5 fasc., 240 p.
- Maman, O. ; Marseille, F. ; Guillet, B. ; Disnar, J-R. ; Morin, P. 1996. Separation of phenolic aldehydes, ketones and acids from lignin degradation by Capillary Zone Electrophoresis. *Journal of Chromatography* (sous presse).
- Mariotti, A. 1991. Le carbone 13 en abondance naturelle, traceur de la dynamique de la matière organique des sols et de l'évolution des paléoenvironnements continentaux. *Cahiers ORSTOM, Série Pédologie*, **XXVI**, 299-313.
- Mariotti, A. ; Balesdent, J. 1990.  $^{13}\text{C}$  natural abundance as a tracer of soil organic matter turnover and paleoenvironment dynamics. *Chem. Geol.*, **84**, 217-219.
- Marseille, F. 1996. Évolution des polysaccharides, des lipides et de la lignine dans les litières et les sols de trois écosystèmes montagnards du Mont Lozère: reconnaissance des phytohéritages et des néoformations microbiennes. Thèse, Université d'Aix-Marseille III. 220 p.
- Martin, A. ; Mariotti, A. ; Balesdent, J. ; Lavelle, P. ; Vuattoux, R. 1990. Estimate of organic matter turnover rate in a savanna soil by  $^{13}\text{C}$  natural abundance. *Soil Biology Biochemistry*, **22**, 517-523.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Lanfranchi, R. ; Guillet, B. 1986.  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios of soil organic matter as indicators of vegetation changes in the Congo. *Geoderma*, **39**, 97-103.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Trouvé, C. ; van den Borg, K. ; Guillet, B. 1992. Étude des profils isotopiques  $^{13}\text{C}$  et  $^{14}\text{C}$  d'un sol ferrallitique sableux du littoral congolais. Implications sur la dynamique et l'histoire de la végétation. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **315 II**, 1411-1417.
- Trouvé, C. ; Mariotti, A. ; Schwartz, D. ; Guillet, B. 1994. Soil organic carbon dynamics under *Eucalyptus* and *Pinus* planted on savannas in the Congo. *Soil Biology and Biochemistry*, **26**, 287-295.
- Youta-Happi, J. ; Bonvallet, J. 1996. La disparition des savanes au centre Cameroun entre 1950 et 1990. Symposium *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 199-200.

# Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux

MICHEL SERVANT, SIMONE SERVANT-VILDARY,  
ÉDITEURS SCIENTIFIQUES



IRD

UNESCO

MAB

CRS



Les responsables d'édition adressent leurs sincères remerciements à  
Christian Levêque, Samy Mankoto, Bernard Riéra et Léo Rona-Beaulieu.

Ouvrage publié avec le soutien de :

Centre national de la recherche scientifique, Programme Environnement,  
vie et sociétés, 3, rue Michel-Ange, F-75016 Paris

UNESCO, 7 place de Fontenoy, F-75007 Paris  
Programme sur l'Homme et la Biosphère (MAB)  
Projet PNUD ZAI/97/001-ERAIFT

Ministère des affaires étrangères  
Comité MAB France

IRD (Institut de recherche pour le développement),  
313, rue Lafayette, F-75010 Paris

ISBN 92-3-203753-X  
Mise en page : Valérie Herman  
Impression : Imprimerie Jouve  
Photo de couverture : Lac Tabéré, Adamaoua, Cameroun

© UNESCO 2000