

B PBG/1

ISSN 1250-8050

GÉOSCIENCES DE SURFACE/
SURFACE GEOSCIENCES
(PÉDOLOGIE/PEDODOLOGY)

Les Phytolithes, indicateurs du cycle biogéochimique du silicium en forêt équatoriale

Anne Alexandre, Fabrice/Colin et Jean-Dominique Meunier

C.R. Acad. Sci. Paris,
t. 319, série II,
p. 453 à 458,
1994Laboratoire de Géosciences de
l'Environnement,
URA CNRS n° 132, UM GECO,
Faculté des Sciences et Techniques de
Saint-Jérôme,
13397 Marseille Cedex 20, France.

Résumé L'étude des phytolithes permet de mieux comprendre les mécanismes de transfert du silicium entre géosphère et biosphère. Dans la forêt équatoriale du Mayombe (Congo), les phytolithes de feuilles de *Trichillia* (Meliaceae) montrent une dissolution sélective et rapide dans la litière. Le temps de résidence du silicium biogénique dans une litière de forêt tropicale est estimé entre 1 mois et 1 an et demi. Dans les 30 cm supérieurs du latosol, le silicium biogénique, sous forme de phytolithes partiellement dissous, constitue 0,26 à 0,20 % du poids de sol sec (12,5 à 9,6 t/ha). L'apport en silicium biogénique doit être pris en compte dans les calculs de transferts de matière accompagnant l'évolution d'un sol.

Mots-clés : Phytolithe, Silicium, Biogéochimie, Altération, Latosol, Forêt équatoriale, Congo.

Abstract Phytoliths as indicators of the biogeochemical turnover of silicon in equatorial rainforest

The mechanism of transfer of silicon between geosphere and biosphere may be discerned using phytoliths. In the equatorial Mayombe forest (Congo), phytoliths from *Trichillia* (Meliaceae) show rapid, selective dissolution in litter. The estimated residence time of biogenic silicon in a tropical forest litter is between 1 month and 1 a half year. In the upper 30 cm of topsoil, a significant proportion of biogenic silicon is preserved, in the form of partially dissolved phytoliths. Biogenic silicon reaches 0.26 to 0.20% of the bulk material (12.5 to 9.6 t/ha). Biogenic silicon input should be considered in the calculation of mass transfers during a soil's evolution.

Keywords : Phytolith, Silicon, Biogeochemistry, Weathering, Latosol, Equatorial forest, Congo.

Abridged
English
Version

THE role of the biosphere in controlling both formation and erosion of soils is poorly documented. Tropical forests are among the most efficient types of vegetation cover in recycling silicon (Si): between 30 and 90 kg/ha⁻¹/a⁻¹/year (Fölster and Las Salas, 1976; Gautam-Basak and Proctor, 1983; Lucas *et al.*, 1993). Once absorbed by roots of many living higher plants, Si returns to litter and soil as opal particles called phytoliths, of one to several tenths of micrometre in size. A forest of Si-accumulator species, averaging 1% of Si, with new growth at 10 t dry weight per hectare and per year, would extract 0.1 t of Si/ha/year or the equivalent of the Si content in 10 cm of quartzite over 12,000 years. Therefore, the bio-

logical turnover of Si involves a significant input on equatorial topsoil (Lucas *et al.*, 1993). However, the geochemical behaviour of phytoliths is poorly understood in tropical environments. Here, we present the results of a preliminary study of phytoliths in the course of their turnover from living leaves to litter and soil. Phytoliths are produced by the leaves of *Trichillia* (Meliaceae), which is one of the dominant species of the Mayombe equatorial forest (Congo).

MATERIAL AND METHODS

The study area is located on the west slope of the Mayombe Range. Latosols have been formed from Proterozoic schist and quartzite.

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 43491

Cote : B ex 1

Note

présentée par
Georges Pédro.remise le 31 janvier 1994,
acceptée après révision
le 27 mai 1994.

ORSTOM Documentation



010001465

1250-8050/94/03190453 • \$ 2.00 © Académie des Sciences

453

The climate is equatorial, with an average annual rainfall of 1,500 mm. Three samples were analysed: 1) senescent leaves of *Trichillia* from upper litter; 2) decomposed leaves of *Trichillia* from lower litter; 3) upper layer of the latosol (30 cm).

The phytoliths were extracted from leaves by wet oxidation, using HCl, HNO₃, HClO₄ and H₂O₂. Extractions from soil were performed using fractionation, oxidation (H₂O₂) and densimetric separation from quartz particles in a bromoform solution with a density of 2.3 (Kelly, 1990). They were weighed, and the morphology of phytoliths was studied under optical microscope and Scanning Electron Microscope (SEM) equipped with an Energy Dispersive Spectrometer (EDS).

RESULTS AND DISCUSSION

Morphology of phytoliths in litter and soil and biogenic Si content of the soil

In senescent leaves, polymerization of opaline silica occurs in epidermic tissues, in mesophyll and in vessels. On the cellular level, phytolith may result from silicification of cell walls, cell lumina (figure 1 a) and intracellular spaces (figure 1 b). Typical forms have been identified, resulting from the silicification of undifferentiated unicellular lumina, stomata, hair cells, vessels, mesophyll cells and epidermic cells. The sizes range from a few micrometres (unicellular phytoliths) up to about 100 µm (pluricellular phytoliths). Vessels and pluricellular phytoliths are the most abundant.

In the litter, unicellular phytoliths are the most abundant. They originate from the decomposition of silicified stomata and tissues (figure 2 a). The thinner cell walls found in senescent leaves are lacking (figure 2 b) and

most of the phytolith surfaces are stippled. These observations show that decomposition and dissolution of phytoliths is rapid and selective in the litter. An estimation of the mean residence time of biogenic silicon in tropical forests litter gives values between 1 month and 1 year a half.

In the upper layer of the latosol, phytoliths are smaller than 50 µm. Typical phytoliths described in the litter are not found here. Surfaces are rugulose, irregularity pitted by cavities of a few micrometres in diameter (figure 3). Such features may reflect biogenic and or non-biogenic dissolution (Berner, 1978; Callot *et al.*, 1987). The amount of biogenic Si (*i.e.* phytoliths) reaches 0.26% of the bulk material in the 10 first centimetres of the latosol (12.5 t/ha), 0.23% between 10 and 20 cm (11 t/ha) and 0.20% between 20 and 30 cm (9.6 t/ha).

Therefore, tropical forest supplies an important amount of silicon in particle form in the topsoil. Thus, phytoliths dissolved in topsoil and the resulting Si solute may be either directly recycled by plant and tree roots, or remobilized *in situ* in supergene minerals, *i.e.* kaolinite, or removed out of the profile. Phytoliths may also be mechanically exported toward regional watersheds by surface washing processes, similar to those described by Colin *et al.* (1992) in the equatorial forest of Gabon.

The results of our morphological study show that the use of phytoliths as botanic indicators is not possible in this type of soil environment by means of a morphological approach (Twiss, 1969; Piperno, 1987). However, analysis of isotopic ratios (¹³C/¹²C, Kelly, 1991 and 1993 and ¹⁸O/¹⁶O, Bombin, 1980) should permit use of these phytoliths for paleoenvironmental studies.

INTRODUCTION

Le silicium est, après l'oxygène, l'élément le plus abondant de la croûte terrestre. La part du silicium biogénique doit être prise en compte dans les estimations de bilans de transfert du silicium des manteaux d'altération vers les systèmes de drainage. Parmi toutes les formations végétales, la forêt équatoriale

est celle qui recycle la plus grande quantité surfacique de silicium, soit, en moyenne, 30 à 90 kg/ha/an (Fölster et Las Salas, 1976; Gautam-Basak et Proctor, 1983; Lucas *et al.*, 1993). Une forêt produisant en moyenne 10 t/ha/an (Hallé *et al.*, 1978; Luizao, 1989) de litière serait capable d'extraire 0,1 t de Si/ha/an, soit le silicium contenu dans 10 cm de quartzite en 12 000 ans. Une

fois au sol, le silicium biogénique participe aussi des processus de formation et transformation des sols latéritiques, mais selon des mécanismes et dans des proportions encore mal connus.

Le silicium est fixé par la végétation sous trois formes: 1) le silicium de constitution des parois pecto-cellulosiques, négligeable en concentration, à l'état d'oligoélément (Laroche, 1976); 2) le silicium d'interposition responsable d'un squelette d'opale; 3) le silicium d'interposition responsable de dépôts d'opale dans les vides intra et extra-cellulaires. Dans les deux derniers cas, ces particules d'opale sont appelées phytolithes. La stabilité géochimique des phytolithes, lors de leur libération dans la litière puis dans le sol, apparaît comme un axe de recherche essentiel pour mesurer l'impact de la végétation dans le cycle biogéochimique du silicium. Ce travail n'a été mené, à ce jour, que pour des écosystèmes forestiers tempérés (Bartoli, 1981). Nous nous proposons de l'aborder pour des phytolithes issus d'une forêt équatoriale, celle de Dimonika, au Congo, dont la productivité en litière totale est de 6-8 t/ha/an et la productivité en litière foliaire de 3,6 à 4,8 t/ha/an (Schwartz, 1993). Seul le silicium d'origine foliaire est étudié; il compose environ 3/4 du silicium apporté par la litière annuelle sous forêt équatoriale (Geis, 1973; Lucas *et al.*, 1993). Nous présentons dans cette Note les résultats d'une étude sur l'évolution morphologique de phytolithes, de l'arbre à la litière et au sol. Une estimation du temps de résidence du silicium dans les litières des forêts tropicales et des mesures de teneur en silicium biogénique dans les 30 premiers centimètres du sol de Dimonika complètent l'approche qualitative.

I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le site d'étude est situé au Congo, sur le versant ouest de la chaîne du Mayombe constituée de schistes et quartzites du Protérozoïque. La pluviométrie annuelle est de 1 500 mm.

Les phytolithes étudiés proviennent de feuilles d'une *Trichillia* appartenant aux Meliaceae, une des familles de dicotylédones do-

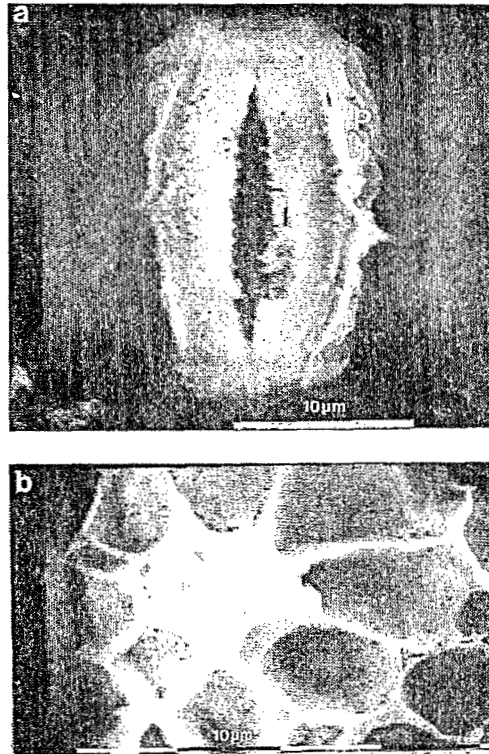


Figure 1 Les trois types de silicification cellulaire observés au MEB. (a) Silicification pariétale (P) et de l'intérieur (I) des cellules de garde d'une stomate. (b) Silicification intercellulaire ou d'une lacune.

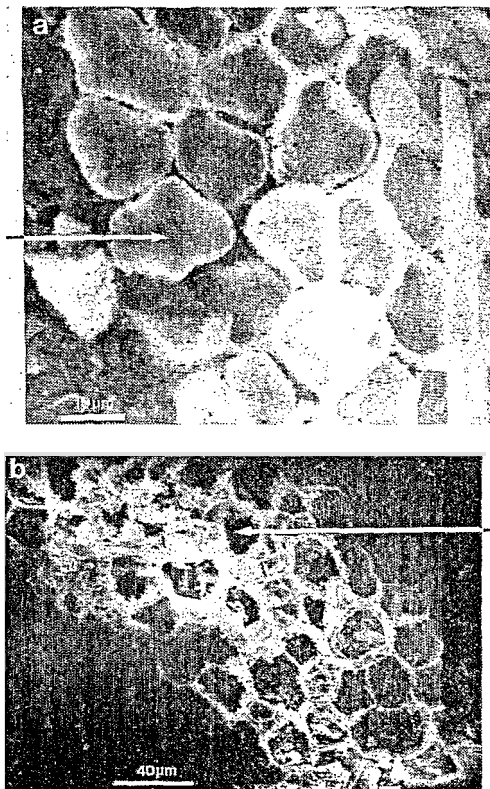
The three patterns of silicification observed under SEM. (a) Cell wall (P) and cell lumina (I) silicification of the stomatic cells. (b) Silicification of intercellular space.

minantes de la forêt. L'échantillonnage a été effectué à partir de feuilles en sénescence non dégradées collectées en surface de la litière, de fragments de feuilles provenant de la litière inférieure, et des 30 premiers centimètres de l'horizon supérieur du sol. Ce sol est de type latosol à matrice sablo-argileuse microagrégée.

L'extraction des phytolithes des feuilles est réalisée par voie chimique à 100 °C et nécessite les solvants suivants: acide chlorhydrique, acide perchlorique, acide nitrique, eau oxygénée. Constitués d'opale A, les phytolithes ont une densité maximale de 2,3 nettement inférieure à celle des autres particules minérales ($d=2,6$) qui composent le sol. Après séparation granulométrique et oxydation à l'eau oxygénée, ils sont ainsi isolés du sol par densimétrie et centrifugation dans une solution de bromoforme, de densité 2,3, selon la méthode de Kelly (1990). Une fois extraits, les phytolithes sont analysés au microscope photonique et au Microscope Electronique à Balayage (MEB) équipé d'un spectromètre en énergie dispersive. Ils sont pesés, puis ca-

Fig. 2 Altérations des phytolithes. (a) Les cellules silicifiées se détachent d'un phytolithe unicellulaire (voir flèche). (b) Les silicifiées les plus fragiles ont disparu (voir flèche).

tion of a silicified tissue from observed under SEM. (a) Cells detached from a unicellular phytolith (see arrow). (b) The inner silicified cell walls are eroded (see arrow).



caractérisés et comptés au microscope optique. La teneur en Si des feuilles est déterminée par ICP-AES.

II. RÉSULTATS

Morphologie des phytolithes dans la litière et dans le sol et taux de silicium biogénique dans le sol

Afin d'étudier la morphologie des phytolithes aux différents stades de leur maturation, leurs formes originelles sont préalablement distinguées. Celles-ci sont intimement liées à la forme des sites de précipitation de l'opale dans le tissu végétal.

Dans les feuilles en sénescence non dégradées, la polymérisation de l'opale prend place dans les tissus épidermiques, dans le sclérenchyme et dans les vaisseaux. A l'échelle cellulaire, le phytolithe peut être le résultat d'une silicification contre la paroi cellulaire (figure 1a), dans le vide intra-cellulaire (figure 1a), et entre les cellules, dans les méats et lacunes (figure 1b). Leurs dimensions sont comprises entre quelques microns et environ

100 μm . Les formes typiques de phytolithes ont été distinguées. Elles résultent de la silicification d'un vide intra-cellulaire (phytolithes unicellulaires) ou de stomates, de poils absorbants, de vaisseaux, de fragments de sclérenchyme et d'épiderme (phytolithes pluricellulaires). Les vaisseaux et fragments de tissus silicifiés sont les plus nombreux. La teneur en silicium de ces feuilles est de 1,9 %.

Dans les résidus de feuilles de litière, les phytolithes unicellulaires sont les plus nombreux. Ils proviennent d'une décomposition des tissus et stomates silicifiés (figure 2a). Les parois silicifiées les plus fines, discernables dans les feuilles en sénescence non dégradées, ont disparu (figure 2b). Les phytolithes ont généralement une surface rugueuse.

Dans les 30 cm supérieurs du sol, les phytolithes sont de dimensions inférieures à 50 μm . Les formes précédemment reconnues ne sont plus identifiables, exceptés vaisseaux et intérieurs cellulaires. Les autres phytolithes sont de forme pleine, à contours irréguliers. Sur leur surface rugueuse, des cavités de quelques micromètres de diamètre (figure 3) sont dispersées irrégulièrement. Ces caractéristiques ne varient pas de 0 à 30 cm de profondeur.

Le silicium biogénique est uniquement d'origine végétale. Il compose 0,26 % du poids de sol sec dans les 10 premiers centimètres (12,5 t/ha), 0,23 % entre 10 et 20 cm (11 t/ha) et 0,20 % entre 20 et 30 cm (9,6 t/ha).

III. DISCUSSION

Une fois la feuille incorporée à la litière, la décomposition des phytolithes et la dissolution des structures silicifiées les plus fines se produisent rapidement. Les phytolithes qui atteignent l'horizon supérieur du latosol sont, par conséquent, essentiellement unicellulaires ou proviennent de vaisseaux silicifiés. Dans cet horizon, la disparition des formes de phytolithes identifiées dans les feuilles, telles que poil absorbant, stomate, tissu, peut être imputable à leur dissolution au moins partielle et/ou à leur exportation hors de la section de profil échantillonnée. Les

contours irréguliers, les surfaces rugueuses parsemées de cavités qui caractérisent les phytolithes résiduels sont des marques évidentes de dissolution biogénique et/ou non biogénique (Callot *et al.*, 1987; Berner, 1978) ayant eu lieu dans la litière et/ou dans le sol. Ces caractéristiques de surface ont été distinguées de celles qui sont dues à la morphologie du tissu d'accueil et qui sont plus régulièrement distribuées. Pour la même raison, aucune confusion ne peut être faite avec des squelettes de diatomées. Aucune diatomée n'a d'ailleurs été distinguée dans ce sol.

La dynamique du silicium biogénique peut être évaluée en estimant son temps de résidence dans la litière (Bartoli, 1981). La productivité en silicium de la forêt de Dimonika n'étant pas connue, des valeurs moyennes (30 à 90 kg/ha/an, Fölster et Las Salas, 1976; Gautam-Basak et Proctor, 1983; Lucas *et al.*, 1993), mesurées pour d'autres forêts équatoriales, sont utilisées. Le rapport de ces productivités en silicium sur les productivités en litière de la forêt de Dimonika (6-8 t/ha/an, Schwartz, 1993) donne une teneur moyenne en silicium de 0,9 % du poids de matière sèche de litière (de 0,375 à 1,5 % du pms). Cette valeur est comparable à celles issues de mesures directes effectuées pour d'autres forêts équatoriales (Fölster et Las Salas, 1976; Gautam-Basak et Proctor, 1983; Lucas *et al.*, 1993). La quantité de litière présente sur le sol d'une forêt tropicale de Côte d'Ivoire est de 1 à 4 t/ha (Lamotte et Bourlière, 1978). En extrapolant cette valeur aux litières de forêts tropicales en général et si on estime leur teneur moyenne en silicium à 0,9 %, le stock de silicium biogénique tombé au sol est compris entre 9 et 36 kg/ha.

D'après ces données, le temps de résidence moyen de silicium biogénique, égal au rapport du stock en silicium biogénique (9 à 36 kg/an) sur le flux annuel de retombées en silicium (30 à 90 kg/ha/an; Fölster et Las Salas, 1976; Gautam-Basak et Proctor, 1983; Lucas *et al.*, 1993), est compris entre 1 mois et 1 an et demi. A titre comparatif, les temps de résidence des phytolithes issus d'une hêtraie sur sol brun acide en milieu tempéré est de 2 ans; il est de 10 ans pour les phytolithes d'une pineraie sur podzol, toujours en milieu

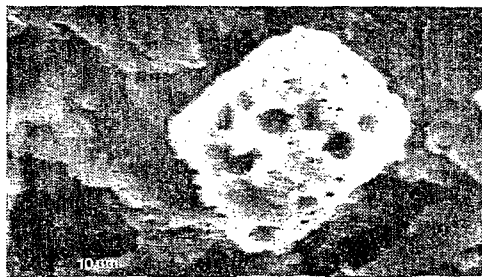


Figure 3 Phytolithe de sol, observé au MEB, caractérisé par une surface rugueuse à cavités de 2 à 5 μm de diamètre.

Soil phytolith, observed under SEM, characterized by rugulose surface pitted by cavities of a few micrometres in diameter.

tempéré (Bartoli, 1981). La décomposition rapide des litières en forêt tropicale (quelques mois, Lamotte et Bourlière, 1978) explique cette donnée.

Si une dissolution partielle efface les formes phytolithiques, les phytolithes se conservent toutefois en quantité non négligeable dans les 30 premiers centimètres du latosol: ils sont en proportion 10 fois supérieure à celle des phytolithes conservés dans les sols tempérés étudiés par Bartoli (1981) (0,25 t/ha au maximum pour les phytolithes de hêtre dans un sol brun acide tempéré), pour des retombées en silicium biogénique équivalentes (35,5 kg/ha/an). La forêt tropicale fournit ainsi à la surface du manteau d'altération, une quantité importante de silicium sous forme particulière, qu'il est nécessaire de prendre en compte dans le calcul des transferts de matière accompagnant l'évolution d'un sol dans l'interface lithosphère/hydrosphère/biosphère. Plusieurs types de processus peuvent alors contrôler le devenir du silicium. Si les phytolithes sont dissous en sommet de profil, la solution résultante peut être directement absorbée par les racines, ou percoler à travers le sol et éventuellement être à l'origine de la précipitation de phases supergènes comme la kaolinite (Lucas *et al.*, 1993), ou enfin, être exportée hors du profil. Les phytolithes peuvent aussi être exportés sous leur forme particulière, vers le réseau hydrographique local, selon des processus de ruissellement de surface et de bioturbation similaires à ceux décrits par Colin *et al.* (1992) en forêt congolaise.

Par ailleurs, les résultats de cette étude montrent que l'utilisation des phytolithes comme marqueurs floristiques au moyen de leur reconnaissance morphologique (Twiss,

1969; Piperno, 1987) n'est pas possible dans cet environnement pédologique. En revanche, le stock de carbone et de silicium biogénique que constituent ces phytolithes devrait

permettre la mesure des rapports isotopiques $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (Kelly, 1991 et 1993) et $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ (Bombin, 1980) nous renseignant sur la nature des paléoenvironnements.

Remerciements : Cette recherche a été effectuée dans le cadre du programme national PEGI (CNRS/ORSTOM). Nous tenons à remercier R. Dassule et J.J. Motte, C. de Namur, G. Caballe, J. Delvigne, J. Medus, H. Laval, H. Grout, D. Schwartz et J.M. Koud, pour leur aide précieuse, ainsi que J. Fages, responsable du centre ORSTOM Brazzaville pour son support logistique efficace.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARTOLI, F., 1981. Le cycle biogéochimique du Silicium sur roche acide. Application à deux systèmes forestiers tempérés (Vosges), *Thèse de doctorat*, Université de Nancy-I, 187 p.
- BERNER, R. A., 1978. Rate control of mineral dissolution under earth surface conditions, *American Journal of Science*, 278, p. 1235-1252.
- BOMBIN, M. et MUEHLENBAHS, K., 1980. Potential of $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios in opaline plant silica as a continental paleoclimatic tool, *Abstract, Sixth Biennial Meeting, American Quaternary Association*, Toronto, p. 43-44.
- CALLOT, G., MAURETTE, M., POTTIER, L. et DUBOIS, A., 1987. Biogenic etching of microfractures in amorphous and crystalline silicates, *Nature*, p. 328-329.
- COLIN, F., BRIMHALL, G. H., NAHON, D., LEWIS, C. J., BARONNET, A. et DANTY, K., 1992. Equatorial rainforest lateritic mantles: a geomembrane filter, *Geology*, 20, p. 523-526.
- FÖLSTER, H. et LAS SALAS, G., 1976. Litterfall and mineralization in tropical evergreen forests, *Acta Scientifica Venezolana*, 27, p. 196-202.
- GAUTAM-BASAK, M. et PROCTOR, J., 1983. Micronutrients, aluminium, silicon and ash in leaf litterfall from forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak, *The Malaysian forester*, 46, 2, p. 224-232.
- GEIS, J. W., 1973. Biogenic silica in selected species of deciduous angiosperms, *Soil Science*, 116, p. 113-119.
- KELLY, E. F. et YONKER, C., 1993. Stable carbon isotope composition of paleosols: an application to Holocene, *Geophysical Monograph*, 78, p. 233-239.
- KELLY, E. F., AMUDSON, R. G., MARINO, B. D. et DENIRO, M. J., 1991. Stable isotope ratios of carbon in phytoliths as a quantitative method of monitoring vegetation and climate change, *Quaternary Research*, 35, p. 222-233.
- KELLY, E. F., 1990. Methods for extracting opal phytoliths from soil and plant material, Internal Report, Department of agronomy, Colorado state university, Fort Collins, USA, 10 p.
- LAMOTTE, M. et BOURLIERE, F., 1978. *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres*, Masson, 345 p.
- LAROCHE, J., 1976. La silice et les plantes supérieures, *Rev. Cyt. Biol. végét.*, 40, p. 15-45.
- LUCAS, Y., LUIZAO, F. J., ROUILLER, J. et NAHON, D., 1993. The relationship between the biological activity of the rain forest and the mineral composition of the soils, *Science*, 260, p. 521-523.
- PIPERNO, D. R., 1987. Phytolith analysis. An archaeological and Geological Perspective, Academic Press Inc., 275 p.
- SCHWARTZ, D., 1993. Communication orale.
- TWISS, P. C., SUESS, E. et SMITH, R. M., 1969. Morphological classification of grass phytoliths, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 33, p. 109-115.