



REPUBLIQUE DU BENIN

MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET
DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



UNIVERSITE D'ABOMEY CALAVI

Ecole Doctorale des Sciences Agronomiques et de l'Eau

Formation Doctorale : Sciences et Technique de Production Végétale

Option : Santé des Sols

**Usages des sols et services écosystémiques au sud-Bénin :
Stocks de carbone et activités biologiques des sols
ferrallitiques du plateau d'Allada.**



THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE D'ABOMEY-CALAVI

Présentée par **HOUSSOUKPEVI Issiakou Alladé**

*Et défendue publiquement le 03 Février 2023 à l'Université d'Abomey-calavi, en
présence du Jury désigné par le Conseil Scientifique*

Composition du Jury de Soutenance

Président : Professeur Romain GLELE-KAKAI, Professeur Titulaire, Université d'Abomey-calavi (Bénin)

Rapporteur 1: Docteur Martial Bernoux, Directeur de recherche, FAO (Italie)

Rapporteur 2: Professeur Jean SOGBEDJI, Professeur Titulaire, Université de Lomé (Togo)

Rapporteur 3: Docteur Gustave D. DAGBENONBAKIN, Directeur de Recherche, INRAB (Bénin)

Examineur : Professeur Aliou SAIDOU, Professeur Titulaire, Université d'Abomey-Calavi (Bénin)

Invitée : Docteur Lydie Chapuis-Lardy, Directrice de Recherche, IRD (France)

Co-directeur de thèse : Docteur Hervé H.N.S. Aholoukpè, Maître de Recherche, INRAB (Bénin)

Co-directrice de thèse : Docteur Tiphaine CHEVALLIER, Directrice de Recherche, IRD (France)

Directeur de thèse : Professeur Guillaume L. AMADJI, Professeur Titulaire, Université d'Abomey-Calavi (Benin)

Février 2023

Dédicaces

Au nom d'Allah le Tout Miséricordieux, le Très Miséricordieux.

Gloire et louange au créateur des cieux et de la terre qui a facilité l'accomplissement de ce travail. Je dédie ce travail à mes parents Houssoukpèvi Nazaire et Lamidi Rissikatou ainsi qu'à mon épouse Avaligbé Yasminath et mes filles Houssoukpèvi Maïssane et Ihsaane.

Remerciements

« **La thèse est une histoire** ». C'est à la fin de la thèse que j'ai vraiment compris le sens de cette phrase de ma co-directrice de thèse Tiphaine Chevallier. L'histoire des 42 derniers mois a été possible avec l'aide de certaines personnes physiques et morales.

Cette thèse est un produit des appuis financiers et techniques de plusieurs entités. Les travaux de recherche ont été entièrement financés à travers le projet SoCa (Beyond climate, Soil C sequestration to sustain family farming in the Tropic) du programme *Climate Initiative* de la Fondation BNP Paribas. Les séjours à Montpellier ont été possibles grâce à la bourse doctorale accordée par l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) à travers son guichet ARTS (Allocation de Recherche pour une Thèse au Sud). Les appuis techniques proviennent du Laboratoire de Sciences du Sol de la Faculté des Sciences Agronomiques de l'Université d'Abomey-calavi (LSS/FSA/UAC), de l'Unité Mixte de Recherche "Ecologie Fonctionnelle & Biogéochimie des Sols et Agro-Ecosystèmes" (UMR Eco&Sols) et du Centre de Recherches Agricoles Plantes Pérennes (CRA-PP) de la Direction Générale de l'Institut National de Recherches Agricoles de Bénin (INRAB).

Mes premiers mots de remerciement vont à l'endroit de mes trois directeurs de thèse : Amadji Guillaume Lucien, Chevallier Tiphaine et Aholoukpè Hervé qui ont accepté m'encadrer et me suivre tout au long de la thèse.

Professeur Amadji Guillaume Lucien, mon histoire avec vous a démarré depuis 2011 et non ces 42 derniers mois. C'est l'occasion de vous remercier pour la chance que vous m'aviez offerte d'intégrer le Laboratoire des Sciences du Sol en tant que stagiaire. En tant que bon enseignant et éducateur, au-delà de l'encadrement technique, vous avez su trouver des mots pour me faire comprendre que l'évolution d'un être humain est parsemée d'embûches et qu'il faut savoir les surmonter. L'aboutissement de cette thèse est ma manière de vous dire MERCI pour la confiance que vous m'avez accordée pour la conduite des travaux et pour l'énergie consacrée à ma formation depuis toutes ces années.

Dr Chevallier Tiphaine, c'est une grande chance pour moi de vous avoir comme Co-directrice de thèse. Vous avez joué un grand rôle dans mon histoire de ces 42 derniers mois. J'ai tellement de chose à raconter sur vous que je ne sais plus ce qu'il faut dire : est-ce vos conseils lors de la rédaction des papiers, en répondant aux évaluateurs des

papiers, ou bien lors des manipulations au laboratoire « *fais attention aux étiquettes* », ou bien lors de mes séjours à Montpellier. Vous avez toujours été la première à corriger tout ce que je rédigeais. Je vous remercie de m'avoir toujours bien accueilli lors de mes séjours à Montpellier. Vous veniez me chercher à l'aéroport et vous vous assuriez que je m'installe bien avant de commencer les travaux. Je vous remercie pour votre disponibilité tout au long de la thèse même pendant vos vacances, vous trouvez du temps pour répondre à mes sollicitations. Vous avez vraiment joué le rôle de *maman* tel que Lydie Chapuis-Lardy l'avait souligné lors de votre visite au Bénin. Dr Tiphaine, je vous dis merci pour tout du fond du cœur.

Dr Aholoukpè Hervé, tout comme le Professeur Amadji vous étiez là depuis mes débuts. Je vous remercie pour tout votre encadrement depuis ma licence. Malgré vos charges administratives actuelles, vous prenez vos heures tardives de nuit et surtout vos week-ends pour corriger tout ce que je rédigeais. Je vous dis également merci pour l'effort consenti pour l'aboutissement de cette thèse.

Mes remerciements vont également à l'endroit de Lydie Chapuis-Lardy, coordinatrice du projet SoCa. Votre implication depuis le début de la thèse, vos interventions lors des comités de thèse et vos riches commentaires lors de la rédaction des papiers ont contribué à l'aboutissement de ce travail.

Je remercie également le Professeur Glèlè-kakaï Romain, président de mon comité de thèse, pour ses commentaires lors des points de thèse.

Mes remerciements vont également à l'endroit du Prof Saïdou Aliou, enseignant chercheur en Sciences du sol à la Faculté des Sciences Agronomiques, pour ses multiples conseils et apports lors de la réalisation de cette thèse.

Aussi voudrais-je remercier Gaelle Brulle, responsable du guichet ARTS pour son soutien durant toute la thèse.

Je remercie très sincèrement Nancy Rakotondrazafy, technicienne de laboratoire à l'UMR Eco&Sols pour son appui lors des manipulations au laboratoire. Tu as été plus qu'une sœur pour moi durant toutes ces années. Toujours disponible pour aider son prochain, tu te souciais de mon épanouissement lors de mes séjours à Montpellier en organisant des sorties pour oublier le stress lié au travail.

Je tiens à remercier les masters qui ont travaillé avec moi sur ce projet : Fassinou Jorès, Salami Atchamou et Toffi Freud.

Je remercie tous les collègues de Centre d'Expertise et de Recherche en Eco-pédologie : Dr Sossa Elvire, Dr Koussihoude Hermione, Dr Padonou Emile, Dr Daassi Rodrigue, Dr Anago Firmin, Msc Adoho Lucas.

Je remercie également le personnel de l'UMR Eco&Sols de Montpellier en particulier Guerric Le maire, Eric Blanchart, Bernard Barthès, Aurélie Cambou, Isabelle Siacco et Farid Meddaci pour vos différents appuis et conseils durant mes séjours à Montpellier.

J'exprime mes très vifs remerciements aux gardes forestiers du secteur de Djigbé et les agriculteurs qui nous ont accompagnés lors de nos travaux de terrain.

Aux collègues : Faki, Apocalypse, Moubarakatou, Hamed, Crescendo, Hermann, Germain, Farid et Halfane, je vous dis merci pour vos encouragements et tous ces moments partagés ensemble.

Ce travail n'aurait pas pu aboutir sans le soutien inconditionnel de ma famille, particulièrement mes sœurs Djaïzath et Arafath. Merci de m'avoir toujours soutenu dans toutes mes aventures.

A mon épouse, je voudrais être reconnaissant pour sa patience et son soutien pendant ces années où la thèse a pris le dessus sur la vie de famille. Tu as été la seule à t'occuper des filles durant mes séjours à Montpellier malgré les obligations de tes activités doctorales. Sois bénie Yasminath.

J'ai une pensée spéciale pour ma belle-famille. Vos prières et encouragements ont été un grand soutien pour ma femme et moi dans notre aventure de thèse. Recevez mes sincères remerciements.

Que toutes les personnes que je n'ai pas mentionnées dans cette section trouvent à travers ces lignes l'expression de toute ma reconnaissance pour leurs soutiens au cours de ces 42 derniers mois.

Enfin c'est avec une grande émotion que je remercie mon papa et ma maman. Vous avez été toujours là pour moi dans les bons et mauvais moments. Je vous remercie pour tout votre soutien au quotidien, vous faites partie des personnes qui sont une source de motivation pour moi. Merci Papa et maman !

Table des matières

Dédicaces.....	i
Remerciements	ii
Table des matières	v
Liste des tableaux.....	xii
Liste des figures	xiv
Liste des sigles	xvi
Résumé	xvii
Abstract	xix
Introduction générale.....	1
1. Contexte et problématique	1
2. Objectifs de l'étude.....	4
3. Plan du manuscrit.....	4
PARTIE I: ETAT DE L'ART ET HYPOTHESES DE RECHERCHE	7
Introduction partie I.....	7
Chapitre 1 : Synthèse bibliographique et hypothèses de recherche.....	8
1.1. Les services écosystémiques rendus par les sols	8
1.2. Les changements d'occupation et usage des sols.....	12
1.2.1. Occupation et usage du sol : Distinctions sémantiques et classification.....	12
1.2.2. Facteurs de changements d'occupation et d'usage des sols	13
1.3. Dynamique de l'occupation du sol au Bénin	14
1.4. Conséquences des changements d'occupation des sols sur les services écosystémiques rendus par le sol : focus sur les services de régulation	15
1.5. Le secteur de l'agriculture, la foresterie et les autres utilisations des terres (AFOLU) : une des solutions pour l'atténuation du changement climatique	16
1.6. Stock de carbone dans les écosystèmes : pools de C et facteurs d'influences	19
1.6.1. Flux de carbone entre les différents réservoirs à l'échelle globale	

1.6.2. Pools de C et méthodes d'évaluation des stocks.....	21
1.6.3. Etude de la dynamique de la matière organique du sol	24
1.6.4. Les facteurs influençant le stock et la dynamique de carbone dans un écosystème	24
1.7. Activité biologique du sol : importance dans la dynamique de C et facteurs d'influence	26
1.8. Hypothèses de recherche	29
Conclusion partie I.....	30
PARTIE II: STOCK DE CARBONE ET ACTIVITE BIOLOGIQUE DES AGROECOSYSTEMES SUR FERRALSOLS DU PLATEAU D'ALLADA	31
Introduction partie II.....	31
Chapitre 2: Biomass and soil carbon stocks of the main land use of the Allada plateau (southern Benin).....	32
Abstract.....	32
2.1. Introduction	32
2.2. Materials and methods.....	35
2.2.1. Study area.....	35
2.2.2. Land uses.....	36
2.2.3. Vegetation data and soil sample collection	38
2.2.4. Soil analysis and soil carbon stock calculation	41
2.2.5. Biomass and litter estimation and biomass carbon stock calculation	41
2.2.6. Carbon stock variability analysis.....	43
2.2.7. Data analysis.....	43
2.3. Results.....	44
2.3.1. Basic soil properties	44
2.3.2. Soil organic carbon stock.....	46
2.3.3. Biomass carbon stocks	46

2.3.4. Total carbon stock distribution in the carbon pools of each land use	47
2.3.5. Carbon stock variability in each land use	48
2.3.6. Biodiversity and structure of forests and tree plantations	49
2.4. Discussion.....	52
2.4.1. Soil carbon stock down to 1m deep.....	52
2.4.2. Biomass and litter carbon stocks	53
2.4.3. Total carbon stocks	54
2.4.4. Carbon stock variability and biodiversity.....	54
2.5. Conclusion	55
Chapitre 3 : Effet des modes d'occupation des terres sur la décomposition et la stabilisation des matières organiques des Ferralsols du plateau d'Allada (Sud Bénin)57	
3.1. Introduction	57
3.2. Matériel et méthodes.....	61
3.2.1. Milieu d'étude	61
3.2.2. Echantillonnage du sol.....	61
3.2.3. Analyses des sols	62
3.2.4. Evaluation de l'activité microbienne sous les différents modes d'occupations des terres	62
3.2.4.1. Décomposition de la matière organique : Approche Tea bag Index (TBI).....	62
3.2.4.2. Respiration microbienne et biomasse microbienne du sol	64
3.2.5. Evaluation de la qualité de la MO sous les différents modes d'occupation des terres.....	64
3.2.5.1. Carbone oxydable au permanganate de potassium POxC	64
3.2.5.2. Fractionnement granulométrique de la MOS	65

3.2.6. Analyses statistiques	65
3.3. Résultats	66
3.3.1. Propriété physico-chimique des sols des sites étudiés	66
3.3.2. Effet des modes d'occupation des terres sur la décomposition de la litière	67
3.3.3. Effet des modes d'occupation des terres sur l'activité microbienne du sol.....	68
3.3.3.1. Respiration du sol selon les modes d'occupation des terres	68
3.3.3.2. Biomasse microbienne et indice microbien du sol selon les modes d'occupations des terres	69
3.3.4. Effet des modes d'occupation des terres sur les fractions de C du sol	71
3.3.4.1. Effet des modes d'occupation des terres sur la teneur en C du sol et la fraction de C oxydable au permanganate de potassium (POxC)	71
3.3.4.2. Distribution du carbone organique dans les fractions du sol	72
3.3.4.3. Relation entre les différentes fractions de C du sol	75
3.4. Discussion.....	76
3.4.1. Effet des modes d'occupations des terres sols sur la décomposition de la litière	76
3.4.2. Effet des modes d'occupations des terres sols sur l'activité microbienne du sol.....	78
3.4.3. Effet des modes d'occupations des terres sols sur les pools de C du sol	80
3.4.4. Relation entre les différents pools de C du sol en fonction des modes d'occupations des terres	82
3.5. Conclusion	83

Chapitre 4 : Diversité, abondance et activité de la faune du sol dans les agro-écosystèmes sur Ferralsols du plateau d'Allada au Sud du Bénin	84
4.1. Introduction	84
4.2. Matériel et méthodes.....	86
4.2.1. Milieu d'étude	86
4.2.2. Echantillonnage de la faune du sol	86
4.2.3. Activité alimentaire du sol : test de Bait lamina.....	87
4.2.4. Analyses statistiques	87
4.3. Résultats.....	88
4.3.1. Effet des modes d'occupations des terres sur l'abondance et la diversité de la macrofaune du sol	88
4.3.2. Effet des modes d'occupation des terres sur l'activité alimentaire de la mésofaune du sol	91
4.4. Discussion.....	93
4.4.1. Effet des modes d'occupation des terres sur la diversité de la faune du sol	93
4.4.2. Effet des modes d'occupation des terres sur l'activité alimentaire de la faune du sol	94
4.5. Conclusion	95
Conclusion partie II.....	95
Partie III : Evolution des modes d'occupations des terres et conséquences sur le stock global de la région	97
Chapitre 5: Effect of land use change on carbon stocks in an agricultural region of southern Benin	98
Abstract.....	98
5.1. Introduction.....	98
5.2. Materials and methods.....	101
5.2.1. Study area	101
5.2.2. Determination of the land use on Ferralsols	102

5.2.2.1. Satellite image acquisition and processing	102
5.2.2.2. Classification of Landsat images	103
5.2.2.3. Land use change parameters calculation.....	105
5.2.3. Mapping the carbon stocks	105
5.2.4. Statistical analysis.....	107
5.2.4.1.Evaluation of Landsat images classification accuracy 107	
5.2.4.2.Evaluation of the C stocks uncertainty 108	
5.3. Results.....	109
5.3.1. Ferralsols land use/land cover classification in 2000 and 2018 109	
5.3.2. Land use dynamics (2000-2018)	110
5.3.3. Evolution of the C stocks distribution among the land use .	111
5.3.4. Evolution of the C stocks distribution among the different C pools 114	
5.4. Discussion.....	114
5.4.1. Land use classification and changes analysis	114
5.4.2. The carbon stocks and carbon changes between 2000 and 2018 116	
5.4.3. Accuracy of the estimated C stocks	118
5.5 . Conclusion	119
PARTIE V : DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALES.....	121
1. Discussion générale des résultats de thèse	121
1.1. Le statut organique des Ferralsols du plateau d'Allada.....	121
1.1.1. Des stocks de carbone hétérogènes dans les biomasses et les sols selon les modes d'occupations des terres.....	121
1.1.2. Une évolution modeste des stocks de carbone du plateau malgré une forte dynamique de changement des occupations des terres .	123

1.1.3. La stabilisation de la MO est liée à la disponibilité de la litière dans les modes d'occupations des terres	124
1.2. Une activité biologique des sols fortement affectée par les modes d'occupations des terres	125
1.3. Implications de la thèse pour le développement de la région du plateau d'Allada	126
2- Conclusion et perspectives.....	127
Références bibliographiques	129

Liste des tableaux

Tableau 1: Exemples de relations entre quelques services de régulation fournis par les sols, les fonctions associées et les indicateurs de ces services ou fonctions (tiré de Walter et al., 2015)	11
Tableau 2: Sampling design and number of replicates per plots by land uses and practices for vegetative	38
Tableau 3: Equations used in the calculation of the biomass density of the different pools	40
Tableau 4: Physico-chemical properties of soils (mean \pm standard deviation)	45
Tableau 5: Soil organic carbon stock (SOC, mean \pm standard deviation) and equivalent soil mass	46
Tableau 6: Biomasses and derived carbon stocks (mean values \pm standard deviation) of plant compartments (woody biomass, necromass, and litter)	47
Tableau 7: Coefficient of variation (%) of the C stocks by pools and land uses	48
Tableau 8: Distribution of tree density (number ha ⁻¹) according to diameter at 1.3 m, i.e. D130 classes (cm) for the forest and tree plantations	49
Tableau 9: Biodiversity and structure of the forests (all > 50 years-old) and the tree plantation (of different ages) (mean values \pm standard deviation)	51
Tableau 10: Plan d'échantillonnage de sols des parcelles selon le mode d'occupation	62
Tableau 11: Propriétés physico-chimiques des sols sous les modes d'occupation des terres (moyenne \pm écart-type)	66
Tableau 12: Propriétés microbiennes du sol (valeurs moyennes \pm écart-type) selon les modes d'occupation des terres	70
Tableau 13: Teneur en C (SOC), en carbone oxydable au permanganate (POxC), ratio POxC/SOC et ratio carbone émis (CO ₂)/SOC (valeurs moyennes \pm écart-type) selon les modes d'occupation des terres	72
Tableau 14: Coefficient de corrélation (Pearson) entre les différentes fractions de C du sol étudiées sur la profondeur 0-10 cm	75
Tableau 15: Coefficient de corrélation (Pearson) entre les différentes fractions de C du sol étudiées sur la profondeur 10-30 cm	76
Tableau 16: Abondance (ind m ⁻²), richesse taxonomique et diversité globale (moyenne \pm écart-type) des ordres de faune du sol identifiés dans les modes d'occupation des terres	90
Tableau 17: Groupe d'organisme indicateur des modes d'occupations des terres	90
Tableau 18: Coefficient de corrélation (Pearson) entre l'abondance des groupes d'organismes dominants, l'abondance totale des organismes et l'activité alimentaire de la faune du sol	92
Tableau 19: Characteristics of the Landsat images used	103
Tableau 20: Description of mapped land use patterns	104

Tableau 22: Areas represented by land use (in ha, estimated area \pm standard error, and as % of area occupied by Ferralsols) in 2000 and 2018..... 110

Tableau 23: Distribution of the stock of C (Gg C) in the various pools and all pools combined (total stock) according to the land use of Ferralsols for the years 2000 and 2018 for the whole study area..... 113

Liste des figures

Figure 1: Structuration de la thèse autour des questions scientifiques majeures	6
Figure 2: Les services écosystémiques rendus par le sol (FAO, 2015).....	9
Figure 3:Schéma conceptuel positionnant le sol comme un capital naturel générant des services écosystémiques en réponse à des besoins humains (adapté de Dominati et al., 2010).	10
Figure 4: Stocks mondiaux de C dans les pools de C et émissions anthropiques mondiales en CO ₂ par secteur (FAO, 2019).	18
Figure 5: Cycle du carbone du sol (adapté d'après Chenu et al., 2014 ; Lehmann et Kleber, 2015)	20
Figure 6: Classification des organismes du sol selon leur taille (d'après Swift et al., 1979)	27
Figure 7: Modèle simplifié avec les groupes d'organismes du sol: micro-organismes, micro, méso et macrofaune regroupés en trois catégories dans le réseau alimentaire. (Tiré de FAO et al., 2020).....	28
Figure 8: Schéma conceptuel présentant les différents chapitres de la thèse	30
Figure 9: Localisation of the study sites on the Allada plateau (southern Benin).....	35
Figure 10: Total carbon stocks and their distribution across the different carbon pools in the different land uses (error bars are standard deviation).....	48
Figure 11: Correlation between biomass C stocks with basal area, density of trees with diameter at 1.3 m (D130) >30 cm and Shannon index	50
Figure 12: Masse restante (% de la masse initiale) des échantillons de sachets de thé vert et de thé Rooibos après 90 jours dans les Ferralsols selon leur mode d'occupations.....	67
Figure 13: Taux de décomposition k (A) et facteur de stabilisation S (B) des tea bags dans les modes d'occupation des terres.	68
Figure 14: Quantité de CO ₂ -C émis cumulé sur 28 jours selon les modes d'occupation des terres sur les profondeurs 0-10 cm (A) et 10-30 cm (B).	69
Figure 15: COS associé à chaque fraction du sol en fonction de l'occupation des terres (mg C g ⁻¹ sol) sur les profondeurs 0-10 cm (A) et 10-30 cm (B).	74
Figure 16: Distribution de la teneur en SOC entre les fractions granulométriques du sol sur les profondeurs 0-10 cm (A) et 10-30 cm (B).	74
Figure 17: Analyse en composantes principales des différentes fractions de C sur les profondeurs 0-10 cm (A) et 10-30 cm (B).	76
Figure 18: Abondance totale (A) et pourcentage d'abondance (B) des organismes dans les modes d'occupation des terres.....	89
Figure 19: Activité alimentaire de la faune du sol des principaux modes d'occupation des terres.	91

Figure 20: Location of Benin, the Atlantic department and the study area.....	102
Figure 21: Landsat 7 ETM + (432 false colour composite) and Landsat 8 OLI (543 false colour composite) sub-images.....	103
Figure 22: Flowchart of the steps followed to obtain the maps	107
Figure 23: The classified maps of Ferralsol occupation in the study area in 2000 (left) and 2018 (right)	109
Figure 24: Chord diagram showing the conversion of land area in terms of land use over the period 2000-2018.....	111
Figure 25: Map of total carbon stocks in the study area in 2000 and 2018.....	114

Liste des sigles

AFOLU	Agriculture, Forestry and Other Land Use
CCNUCC	Convention-Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques
CENATEL	Centre National de Télédétection
COP	Conférences des Parties
COS	Carbone Organique du Sol
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations
GES	Gaz à Effet de Serre
GLC	Global Land Cover
GOFC-GOLD	Global Observation of Forest and Land Cover Dynamics
INDC	Intended Nationally Determined Contributions
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
LCCS	Land Cover Classification System
LCS	Land Change Science
MBC	Biomasse microbienne
MCVDD	Ministère du Cadre de Vie et du Développement Durable
MDP	Mécanisme de Développement Propre
MEA	Millenium Ecosystem Assessment
MO	Matière Organique
MOS	Matière Organique du Sol
NDC	Nationally Determined Contribution
ODD	Objectifs de Développement Durable
POM	Particulate Organic Matter
POxC	Carbone oxydable au permanganate de potassium
REDD+	Réduction des Émissions dues à la Déforestation et à la Dégradation forestière
SOC	Soil Organic Carbon
USDA	United States Department of Agriculture
USGS	United States Geological Survey

Résumé

La dégradation des services écosystémiques et la perte de la biodiversité sont les conséquences de l'évolution de l'occupation des territoires. Pour gérer les services écosystémiques, il faut disposer des données de référence selon les modes d'occupation des terres ce qui n'est pas souvent le cas dans les pays de l'Afrique sub-saharienne, comme le Bénin. Au Bénin, le plateau d'Allada est une région dynamique où les modes d'occupation des sols sont en pleine évolution et donc probablement aussi les services écosystémiques et la biodiversité de la région. Cette thèse s'est focalisée sur l'évolution des stocks de carbone (C) dans la biomasse et les sols et sur la caractérisation du statut organique et biologiques des sols. Cinq principaux modes d'occupation des Ferralsols du plateau d'Allada ont été considérés : forêts, plantations d'arbres, palmeraies adultes, palmeraies jeunes et cultures. Quatre compartiments de C ont été quantifiés : biomasse (aérienne et racinaire), nécromasse, litières et sol (0-100 cm). Le stock C des biomasses a été évalué en utilisant les modèles allométriques utilisant le diamètre à 1,30 m du sol et la hauteur des arbres comme données d'entrée des modèles. Les pools de C du sol sont caractérisés par des mesures de biomasse microbienne, du carbone oxydable au permanganate de potassium et des fractions granulométriques du sol. Enfin, le modèle Random Forest utilisant les bandes spectrales des images LANDSAT et certains indices spectraux comme prédicteurs a été calibré pour faire la classification des occupations des terres. Les forêts ont les stocks de C les plus élevés avec $389 \pm 54 \text{ Mg C ha}^{-1}$ contre 222 ± 33 , 154 ± 6 , 105 ± 2 , $77 \pm 3 \text{ Mg C ha}^{-1}$ dans les plantations d'arbres, les palmeraies adultes, les jeunes palmeraies et les terres cultivées, respectivement. La répartition du C entre la biomasse et le sol est modifiée (72% du C total dans la biomasse sous forêt contre 54-98 % dans les sols dans les jeunes palmeraies et terres cultivées). Tous les pools de COS, microbiens, labiles ou stables sont plus élevés dans les sols de forêt que dans les autres sols. Les processus de stabilisation du C y sont plus importants avec une biomasse microbienne plus active qui favorise la décomposition des litières mais aussi la formation de pools de C stables. Les palmeraies et les terres cultivées favorisent les pools de COS labile mais réduisent l'activité biologique du sol (Tea bag et Bait lamina test). L'abondance et la diversité de la faune du sol sont plus importantes dans les occupations où la litière est disponible comme les forêts, les plantations d'arbres et les palmeraies adultes. L'utilisation et la classification d'images Landsat montrent que 61 % des Ferralsols étudiés ont connu des changements d'occupation entre 2000 et 2018. Cette forte dynamique affecte peu le stock global de C de la région (-218 Gg C avec une

incertitude de 4%). Nos résultats vont contribuer à aider à la planification et au suivi des stocks de C au niveau du paysage dans les plans d'efforts d'atténuation des causes des changements climatiques. Il est urgent d'axer les plans et les politiques d'occupation des terres du plateau d'Allada sur la préservation des forêts et des ressources forestières, d'encourager le boisement avec une diversité d'espèces d'arbres.

Mots clés : Occupation des terres - Spatialisation - Stock de Carbone - Biomasse végétale - Ecologie du sol - Afrique de l'Ouest

Abstract

The degradation of ecosystem services and the loss of biodiversity are the consequences of land use changes. To manage ecosystem services, it is necessary to have reference data on land use, which is not often the case in sub-Saharan African countries such as Benin. This thesis focused on the evolution of carbon (C) stocks in biomass and soils and on the characterization of the organic and biological status of soils. Five main land uses of the Ferralsols of the Allada plateau were considered: forest, tree plantations, adult palm groves, young palm groves, and crops. Four C pools were quantified: biomass (above and belowground), necromass, litter, and soil (0-100 cm). The C stock of biomass was assessed using allometric models using DBH and tree height as model inputs. Measurements of microbial biomass, potassium permanganate oxidizable carbon, and soil particle size fractions characterize soil C pools. Finally, the Random Forest model using spectral bands from LANDSAT images and some spectral indices as predictors were calibrated to classify land occupations. Forests had the highest C stocks (389 ± 54 Mg C ha⁻¹ vs. 222 ± 33 , 154 ± 6 , 105 ± 2 , 77 ± 3 Mg C ha⁻¹ in tree plantations, adult palm groves, young palm groves, and cropland, respectively). The distribution of C between biomass and soil is modified (72% of total C in biomass under forest versus 54-98% in soils in young palm plantations and croplands). All SOC pools, microbial, labile, or stable, are higher in forest soils than in other soils. C stabilization processes are more important in forest soils with more active microbial biomass that promotes litter decomposition and the formation of stable C pools. Palm groves and croplands favor labile SOC pools but reduce soil biological activity (Tea bag and Bait lamina test). Soil fauna abundance and diversity are higher in occupations where litter is available such as forests, tree plantations, and mature palm groves. The use and classification of Landsat images show that 61% of the Ferralsols studied have experienced changes in occupation between 2000 and 2018. This strong dynamic has little effect on the overall C stock of the region (-218 Gg C with an uncertainty of 4%). Our results should help in the planning and monitoring of landscape-level C stocks in climate mitigation efforts. It is urgent to focus land-use plans and policies in the Allada plateau on the conservation of forests and forest resources, to encourage afforestation with a diversity of tree species.

Keywords: Land use - Spatialization - Carbon stock - Plant biomass - Soil ecology - West Africa

INTRODUCTION GENERALE

Introduction générale

1. Contexte et problématique

Au Bénin, le secteur agricole, essentiellement basé sur l'agriculture familiale, détermine les performances économiques du pays. Il contribue à 40% au produit intérieur brut (Clavel et al., 2008). Ce secteur contribue également à l'entrée de devises (80% des recettes d'exportation) (USDA, 2014). Ces dernières années les territoires de l'Afrique de l'Ouest, comme ceux du Bénin, connaissent une évolution rapide de leur environnement physique due à une forte pression démographique, foncière et aux changements globaux (Kosmowski et al., 2015; Mama et al., 2014). Cette évolution est marquée par une diversification et une intensification des systèmes de production conduisant aux changements d'occupation et d'usage des terres (Akouehou et al., 2013; Kithira, 2015). Cette évolution des territoires n'est pas sans conséquence sur le fonctionnement général de l'écosystème (MEA, 2005). L'une des conséquences est la dégradation des biens et services que l'homme tire des écosystèmes ou agro-écosystèmes tels que la production primaire, la régulation de la concentration des gaz à effet de serre (GES) dans l'atmosphère responsables des changements climatiques (IPCC, 2013; Adhikari & Hartemink, 2016). La perte de la biodiversité dans l'écosystème terrestre est également une problématique qu'alimente cette évolution des territoires (FAO et al., 2020). Il s'avère alors important de gérer l'organisation du territoire afin de maintenir la fourniture de ces services écosystémiques tout en satisfaisant la demande agricole (Egoh et al., 2008; Wade et al., 2019). Ceci est particulièrement vrai dans de nombreux pays africains à faible revenu où l'urbanisation croissante et la conversion des forêts en terres agricoles s'étendent à un rythme rapide surtout dans des milieux proches des centres urbains comme le plateau d'Allada au sud du Bénin (Brun et al., 2018; Gibbs et al., 2010; Guidigan et al., 2018).

Le plateau d'Allada (214 000 ha) à 30 km de la capitale économique du pays montre un paysage agricole hétérogène (reliques de forêts naturelles, plantations, cultures vivrières) en pleine évolution. L'évolution des activités agricoles et économiques a permis le développement de plantations forestières villageoises, de palmier à huile, de la culture de l'ananas (Brun et al., 2018; Tchibozo, 2020) et de l'urbanisation. Les Ferralsols sont les types de sol dominant occupant 60% de la région du sud-Bénin (Volkoff et Willaime, 1976), ils couvrent 70% de la superficie du plateau

d'Allada (Volkoff, 1976). Ils sont utilisés dans la région pour plusieurs usages tels que les plantations forestières, les plantations de palmier, les cultures vivrières, habitats etc. Selon leurs modes d'usage et d'occupation, leur évolution en termes de fertilité, biodiversité ou stock de carbone est peu connue.

Pour gérer les services écosystémiques, il faut connaître leur état, avoir des données selon les modes d'usage des terres pour ainsi comprendre les liens et interactions entre ces services en relation avec l'organisation du territoire en termes d'usage et d'occupation des sols. L'occupation et l'usage des sols en modifiant les interactions entre l'homme et son environnement sont intimement liées aux services écosystémiques. Ils affectent les services allant du climat à la biodiversité (IPCC, 2013 ; FAO et al., 2020). Le stock de carbone (C) est globalement considéré comme un indicateur de la santé des sols et des services écosystémiques notamment les services de régulation (MEA, 2005 ; Lorenz et al., 2019). Il est relié à la performance des systèmes de production et la résilience écologique aux changements dans les écosystèmes terrestres (He et al., 2016; Lawler et al., 2014). Le stock de C est influencé par le type du sol, les conditions pédoclimatiques, et l'occupation et la gestion du sol (Fujisaki et al., 2018). Les modes d'occupation des terres contrôlent le stockage du carbone organique du sol (COS) en raison de leur effet sur la quantité et la qualité de l'apport de litière et les taux de décomposition de la matière organique dans les sols (Lehmann et al., 2001; Long et al., 2014). Ainsi le C et l'évolution des stocks de C dans les écosystèmes terrestres est un sujet de préoccupation majeure dans la lutte contre la dégradation des terres, l'augmentation des concentrations des GES dans l'atmosphère et l'érosion de la biodiversité (IPCC, 2013).

La perte de la biodiversité des sols, due à l'effet de l'action de l'Homme sur la dynamique des écosystèmes est devenue également un sujet de préoccupation et un enjeu environnemental majeur (FAO et al., 2020). Cette biodiversité comprend les différentes espèces végétales et les organismes, notamment la faune du sol. En effet, la communauté faunique du sol joue un rôle majeur dans le recyclage des nutriments indispensables à la croissance des plantes (Brussaard, 2012; Lavelle et al., 2006). Elle joue également un rôle important dans le maintien de la structure du sol (Kibblewhite et al., 2008). De plus, ayant un rôle direct dans le cycle de C, les activités de la communauté faunique des sols peuvent contribuer soit à l'émission des GES, soit à l'absorption de C de l'atmosphère dans les sols (FAO et al., 2020).

Les plans nationaux d'adaptation et d'atténuation du changement climatique font souvent appel à des actions dans le secteur de l'agriculture, la foresterie et les autres utilisations des terres (AFOLU). C'est surtout le cas des plans des pays africains où les activités dans le secteur agricole et forestier sont cruciales pour l'économie (FAO, 2016). Ces plans soulignent les co-bénéfices potentiels de ces actions pour le développement rural, la sécurité alimentaire et la conservation des écosystèmes. Toutefois, les actions concrètes et chiffrées de séquestration de carbone envisagées sont rares du fait du manque de données des stocks de carbone et des potentialités de stockage sous toutes les occupations des sols (Forsell et al., 2016) surtout dans les milieux tropicaux comme le Bénin.

Dans le contexte béninois, il existe un manque d'informations sur l'effet de l'occupation du sol sur certains services écosystémiques surtout les services de régulation comme le stock de carbone dans les sols. En outre, il y a peu d'étude portant sur la comparaison des stocks de C entre différents modes d'occupation du sol au niveau régional. La plupart des études ont porté sur l'effet des pratiques de gestion des terres sur le stock de C du sol uniquement (Aholoukpè et al., 2016; Atchada et al., 2018; Saïdou et al., 2012) ou sur les stocks de C de la biomasse des forêts (Goussanou et al., 2018). Il n'existe pas non plus de bilan précis de la dynamique de la matière organique du sol (MOS) ou du C du sol selon le mode d'occupation des terres. Egalement au Bénin, il y a peu d'informations sur l'effet des modes d'occupation des terres sur la diversité des organismes des sols qui sont des acteurs majeurs de la transformation de la MOS (Attignon et al., 2005 ; Blanchart et al., 2006). Il est alors nécessaire de combler ce manque de connaissance ne serait-ce qu'à l'échelle d'une région du pays comme le plateau d'Allada au sud-Bénin. C'est ainsi que la problématique de notre recherche porte sur les usages des sols et les services écosystémiques du plateau d'Allada au sud du Bénin. Les questions scientifiques qui ont formé la base de nos travaux sont les suivantes :

- i. les modes d'occupation des Ferralsols du plateau d'Allada présentent-ils des stocks de C différenciés ?
- ii. quels sont les pools de C les plus affectés par les modes d'occupation ?
- iii. les modes d'occupation des terres modifient-ils la dynamique du COS ?
- iv. les modes d'occupation des terres présentent-ils des activités biologiques du sol significativement différenciées ?

- v. les stocks de carbone de la région et leur distribution sont-ils significativement affectés par les changements d'occupation des terres ?

2. Objectifs de l'étude

Cette thèse a pour objectif général de produire des connaissances sur le statut organique et biologique des principaux modes d'occupation des Ferralsols du plateau d'Allada. De façon spécifique il s'est agi :

- i. de quantifier les différents pools de C et leur variabilité selon les principaux modes d'occupation des terres sur le plateau d'Allada ;
- ii. d'évaluer la durabilité des stocks de COS sur la base d'indicateurs physiques, biochimiques et biologiques de la dynamique des COS ;
- iii. de caractériser l'activité de la faune du sol selon les principaux modes d'occupation des terres sur le plateau d'Allada ;
- iv. d'analyser l'évolution spatiale des modes d'occupation des terres sur pratiquement deux décennies (2000-2018) et les conséquences sur les stocks de C de la région.

3. Plan du manuscrit

Ce manuscrit de thèse est organisé en quatre parties. Les parties II et III présentent les résultats de thèse (Figure 1). Ces chapitres correspondent à des articles publiés ou des pré-articles à soumettre.

La partie I est constituée d'un seul chapitre. Ce premier chapitre présente une revue de littérature sur le sujet de la thèse assortie des hypothèses de recherche.

La partie II traite du stock de C et de l'activité biologique des sols des agro-écosystèmes des Ferralsols du plateau d'Allada (Chapitre 2, Chapitre 3 et Chapitre 4). Le chapitre 2 est rédigé en anglais. Il est publié dans le journal Carbon Management. Il est consacré à la caractérisation du stock de C des différents pools de C des principaux modes d'occupation des Ferralsols du plateau d'Allada. Le chapitre 3 est rédigé en français sous forme d'article. Il est consacré aux activités microbiologiques de décomposition et de stabilisation des matières organiques des Ferralsols du plateau d'Allada. Le chapitre 4 est rédigé en français sous forme d'article. Il porte sur la caractérisation de la faune du sol et de son activité selon les modes d'occupation des terres.

La partie III traite de l'évolution des différents pools de C des agro-écosystèmes des Ferralsols du plateau d'Allada (Chapitre 5). Le chapitre 5 est rédigé en anglais. Il est publié dans le journal Land Degradation Development. Il porte sur l'évolution des principaux modes d'occupation des Ferralsols et les conséquences de cette évolution sur le stock global de C de la région.

La partie IV porte sur la discussion des principaux résultats et propose une conclusion générale à l'étude.

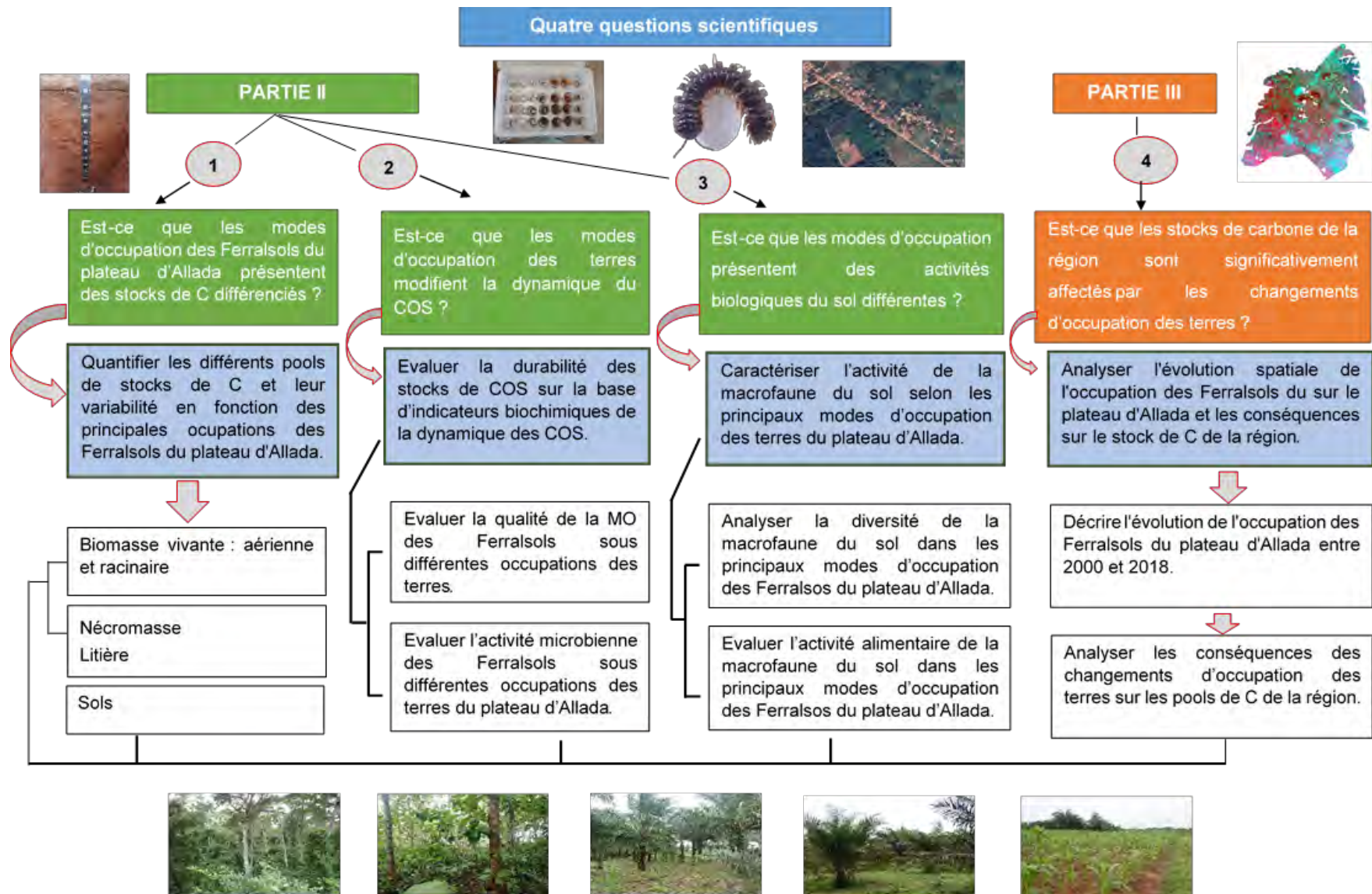


Figure 1: Structuration de la thèse autour des questions scientifiques majeures

**PARTIE I : ETAT DE L'ART ET
HYPOTHESES DE RECHERCHE**

PARTIE I: ETAT DE L'ART ET HYPOTHESES DE RECHERCHE

Introduction partie I

Cette partie contient un seul chapitre (Chapitre 1) dans lequel a été présenté le point des connaissances sur les services écosystémiques, les occupations des terres, le concept de matière organique, la biologie du sol et la formulation des hypothèses de recherche testées au cours de la thèse.

Chapitre 1 : Synthèse bibliographique et hypothèses de recherche

1.1. Les services écosystémiques rendus par les sols

Le sol joue un rôle crucial dans le fonctionnement des écosystèmes (Dominati et al., 2010; Robinson et al., 2009). Dans les écosystèmes terrestres, les sols génèrent une multitude de fonctions (Figure 2), qui soutiennent la fourniture de services écosystémiques (FAO, 2015). Le concept de services écosystémiques est défini comme « les bénéfices que les habitants reçoivent des écosystèmes » (MEA, 2005). Ces services que l'humanité tire des écosystèmes sont regroupés en quatre catégories: 1-service culturel, 2-d'approvisionnement, 3-de régulation et de support ou 4-d'auto-entretien (MEA, 2005). Les services culturels sont les bénéfices immatériels que l'humanité peut tirer des écosystèmes, notamment, l'identité culturelle, le sentiment d'appartenance et l'expérience spirituelle liés à l'environnement naturel. Les services d'approvisionnement sont liés aux produits obtenus à partir des écosystèmes ou agro-écosystèmes (produits alimentaires issus des animaux et plantes, eau potable, bois, etc.) directement utiles à l'homme. Les services de régulation permettent de modérer ou réguler les phénomènes naturels. En effet, les écosystèmes dans leur fonctionnement, sont directement impliqués dans les échanges avec l'atmosphère. Cette fonction permet aux écosystèmes d'assurer la régulation du climat, la modération des risques naturels (inondation, sécheresse, etc.) et de l'érosion ainsi que la régulation des maladies et des bioagresseurs. Le maintien de la qualité de l'air et du sol, la purification de l'eau et des déchets et la pollinisation des cultures font également partie des services de régulation assurés par les écosystèmes. Les services de support ou d'auto-entretien sont liés à l'existence de la vie sur terre (formation des sols, production primaire, production d'oxygène, cycle des nutriments, habitat, biodiversité) (MEA, 2005). Ils constituent le fondement de tous les écosystèmes et de leurs services. Ils sont également indispensables à la production des autres services.

Tous ces services sont principalement dus au fonctionnement biologique du sol regroupant l'ensemble des fonctions assurées par les organismes vivants (Brussaard, 1997). Cette biodiversité du sol est connue pour remplir de nombreuses fonctions qui déterminent le fonctionnement du sol et assurent, entre autres, le recyclage des nutriments et la croissance végétale (Lavelle et al., 2006).



Figure 2: Les services écosystémiques rendus par le sol (FAO, 2015)

Les fonctions du sol et les services qui en résultent sont interdépendants et constitue un capital naturel (figure 3 ; Dominati et al., 2010). Ce capital naturel est caractérisé par ses stocks de matière et sa biodiversité, mais aussi par les flux qu'il génère et qui permettent la fourniture d'un certain nombre de services répondant à des besoins humains.

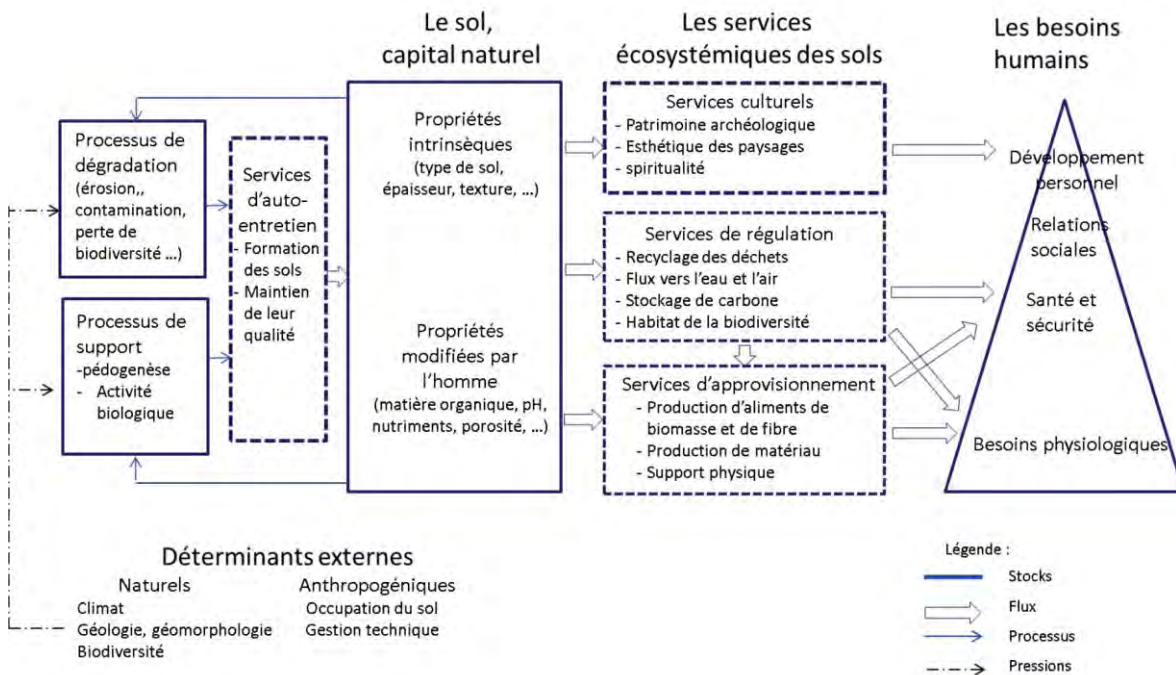


Figure 3: Schéma conceptuel positionnant le sol comme un capital naturel générant des services écosystémiques en réponse à des besoins humains (adapté de Dominati et al., 2010).

De cette figure on peut retenir que les caractéristiques de l'écosystème (forestier, agricole, urbain etc.), les facteurs naturels et les actions de l'homme affectent les services écosystémiques rendus par les sols. A ce titre, Tolessa et al. (2017) ont conclu que les différentes activités anthropiques, dont l'occupation des sols, et le changement climatique avaient un impact négatif sur les services écosystémiques bien qu'il n'existe pas, actuellement, de méthode reconnue ou consensuelle d'évaluation des services écosystémiques fournis par les sols. Cela est dû au fait qu'un service implique généralement plusieurs fonctions et processus du sol qui peuvent également contribuer à plusieurs services. On peut quantifier un service en utilisant un ou plusieurs indicateurs intégratifs. L'appréciation de l'indicateur se fait soit en comparaison à une référence, soit par une attribution de scores (Walter et al., 2015). On peut également quantifier un service par mesure directe ou par modélisation dans le cas où il existe un indicateur très proche, représentatif et intégratif du service (Walter et al., 2015 ; IPCC, 2013). Le service de régulation du climat via la réduction des émissions des GES, à travers le stockage de carbone dans le sol est un exemple. Le service peut être directement mesuré ou prédit par modélisation. Ce service est exprimé par un indicateur, la quantité de C stockée dans le sol par unité d'espace et de temps (Tableau 1). De même, l'atténuation des émissions de N₂O peut être mesurée ou prédite par modélisation (Dominati et al., 2010).

Tableau 1: Exemples de relations entre quelques services de régulation fournis par les sols, les fonctions associées et les indicateurs de ces services ou fonctions (tiré de Walter et al., 2015)

Services de régulation	Fonctions	Mesures et indicateurs
Climat global via la réduction des émissions GES	Production / transformation de GES, stock de C, biodégradation, minéralisation de la MOS, dénitrification, nitrification	Variation du stock de C du sol ($t\ C\ ha^{-1}\ an^{-1}$), Incubation du sol au labo et mesure du CO_2 , Fractionnement de la MOS Biomasse microbienne, Activité microbienne du sol
Cycle de l'eau	Infiltration, ruissellement, rétention de l'eau, évaporation, absorption par les plantes.	Vitesse d'infiltration de l'eau dans le sol, quantité d'eau drainée par le sol, etc.
Erosion	Infiltration, ruissellement, agrégation, désagrégation, transports solides.	Quantité de terre érodée ($t\ C\ ha^{-1}\ an^{-1}$)
Régulation de la qualité de l'environnement, atténuation de contaminants	Filtration, Adsorption, Biodégradation, Assimilation, Transfert	Teneur en C, Minéralisation potentielle de C ou N.

Les activités anthropiques et le climat sont les déterminants externes qui influencent certaines fonctions du sol et par conséquent les services écosystémiques rendus par les sols (Figure 3). En effet, la croissance démographique, l'expansion économique et le développement des infrastructures entraînent des modifications d'occupation des terres. Les changements d'occupation des terres et les services écosystémiques s'influencent mutuellement et ces changements ont des conséquences sur le bien-être humain (Hasan et al., 2020).

En complément des services écosystémiques, les Nations Unies ont défini en 2015 17 objectifs de développement durable (ODD). Ces ODD répondent aux défis mondiaux auxquels fait face l'humanité notamment le climat, la biodiversité, la pauvreté, les inégalités, la dégradation de l'environnement, la paix, la justice etc. L'atteinte des ODD notamment les ODD 2 (faim « zéro »), ODD 3 (Bonne santé et bien-être), ODD 6 (Eau propre et assainissement), ODD 11 (Villes et communautés durables), ODD 12 (Consommation et production responsables), ODD 13 (Action pour le climat) et ODD 15 (Vie terrestre) dépendent de l'usage des sols et des pratiques de gestion des terres. Or l'atteinte des ODD dépend de sols sains et de l'utilisation durable des terres notamment dans les pays du Sud dont l'économie repose essentiellement sur l'agriculture et donc sur la qualité des sols (Châtaigner & Duponnois, 2017). Il est alors important de comprendre les facteurs qui gouvernent à la fois l'occupation et l'utilisation des terres et la qualité des sols.

1.2. Les changements d'occupation et usage des sols

1.2.1. Occupation et usage du sol : Distinctions sémantiques et classification

Dans la littérature scientifique anglo-saxonne le terme « Land Change Science » désigne l'étude des changements d'occupation et d'usage des sols (Gutman et al., 2004; Turner et al., 2007). La multiplication des inventaires relatifs à la couverture de la surface terrestre a induit l'utilisation fréquente des termes « occupation des sols » et « utilisation ou usage des sols » dans la littérature scientifique française. Même si ces deux notions ont des traits communs, elles désignent pourtant deux aspects différents de la couverture des sols. Elles sont donc définies de différentes manières. L'occupation des sols ou la couverture des terres (Land cover en anglais) fait couramment référence à la couverture physique de la surface des terres émergées et implique les aspects génétiques ou morphologiques (Di Gregorio & Jansen, 1998; Steinberg, 1996). L'occupation des sols est également définie par Joly., (1976) comme « la manière dont le territoire est couvert et organisé, c'est la manière dont l'homme a pris possession de l'espace géographique et l'a façonné pour y vivre ». En général, couverture ou occupation des sols distingue plusieurs catégories biophysiques : les zones de végétation (arbres, buissons, herbe), les sols nus, les surfaces dures (roches, surfaces bâties), les surfaces humides, et les plans d'eau (Hubert-Moy, 2004). Par contre, l'utilisation des terres ou l'usage des sols (Land use en anglais) se rapporte à l'activité anthropique qui est faite des sols, et donc plus spécifiquement à une description socio-économique des surfaces terrestres (terres cultivées, zones bâties, plantations forestières, prairies etc.) (Brown & Duh, 2004). Au regard des définitions, les deux notions sont inséparables. Des liens entre occupation et usage des sols peuvent être établis. Il est par exemple possible de déduire un usage probable des sols à partir de données relatives à l'occupation des sols et inversement (Brown et Duh, 2004). Mais ces liens sont variables car un même type d'occupation des sols peut avoir une fonction et une utilisation différentes en fonction du contexte économique, spatial et temporel. En télédétection, les propriétés mesurées se rapportent à l'occupation du sol, à partir du signal spectral correspondant à la nature des sols et de la végétation qui les couvrent. Ensuite l'usage du sol peut être déduit à l'aide de données auxiliaires ou des connaissances préalables du terrain.

Les différentes catégories d'occupation des terres sont classées suivant les catégories structurelles de la végétation. Ces catégories constituent une structure de base pour la mise en œuvre des méthodes d'évaluation des variations des stocks de

C et des émissions et absorptions de GES (Eiten, 1968; IPCC, 2008). Ainsi dans le cadre de l'exercice de cartographie du Global Land Cover (GLC) project 2000, cinq catégories d'occupation de terres basées sur le Land Cover Classification System (LCCS) de la FAO ont été développées pour répondre aux exigences de la cartographie globale, tout en restant thématiquement précis au niveau local (Di Gregorio et Jansen, 2000). Ces catégories d'occupation sont : forêts, savanes, agricultures, terres dénudées et autres occupations du sol (zones bâties, eau etc.). Dans le cadre des inventaires globaux des GES, ont été établies six grandes catégories, qui relèvent à la fois de l'occupation du sol (telle que forêts, zones humides) que de l'usage du sol (zones bâties, cultures) ou encore des catégories dont on ne sait pas au premier abord si elles relèvent d'un sens ou de l'autre (prairies, autres terres) (IPCC, 2003). Par simple souci pratique et afin de lever certains doutes, ces dernières sont appelées « catégories d'utilisation des terres » (IPCC, 2003). Ces catégories et leurs définitions ont été créées pour être basiques et cohérentes avec les travaux d'harmonisation mondiale (FAO, 2002 ; USGS, 2001). Ces catégories sont suffisamment larges pour être applicables à des contextes nationaux ou régionaux hétérogènes. Au Bénin, en particulier sur le plateau d'Allada, les études de dynamiques des occupations de terres ont très peu abordé les dimensions socio-économiques liées à l'usage des sols. Pour cela, la typologie retenue dans notre thèse appartient à la catégorie d'inventaire « mixte ». Par conséquent, nous ferons référence à l'occupation et à l'usage des sols de façon combinée pour décrire la couverture physique de notre zone d'étude.

1.2.2. Facteurs de changements d'occupation et d'usage des sols

La Land Change Science (LCS) est apparue après plusieurs années de recherche sur les changements d'occupation et d'usage des sols (Turner et al., 2007). Cette science vise à comprendre les dynamiques d'occupation et d'usage des sols d'un système complexe basé sur le couple « Homme – environnement » (Turner et al., 2007). La LCS est structurée autour de quatre grands thèmes de recherche: i) l'observation et le suivi des changements d'occupation et d'usage des sols, (ii) la compréhension et l'identification des facteurs de changements d'occupation et d'usage des sols, (iii) la modélisation des changements d'occupation et d'usage des sols et (iv) l'étude de leurs impacts dans un contexte de changement global.

Les changements d'occupation des sols sont de nature et d'ampleur très diverses, avec des causes et des impacts variables en intensité, dans le temps et l'espace

(Lambin et al., 2001; Turner et al., 2007). Les causes des changements d'occupations sont d'ordre naturel (incendies, catastrophes naturelles) et anthropique. L'homme est la cause première des changements d'occupation et d'usage des sols (Geist et al., 2005; Steffen et al., 2006). Ces changements résultent d'une très grande variété de facteurs, directs et indirects, qui varient en fonction de l'échelle d'analyse spatio-temporelle (Lambin et Geist, 2007 ; Scouvert et Lambin, 2006). Les facteurs directs sont le plus souvent gérés par des acteurs locaux. Ils font appels à des actions anthropiques modifiant directement la couverture des sols et les processus écosystémiques. Les facteurs indirects viennent éclairer le contexte dans lequel s'effectuent ces modifications. Ils mettent en évidence les forces sous-jacentes qui soutiennent partiellement les causes directes. Ils sont le fruit de l'interaction de variables sociales, politiques, économiques, démographiques, technologiques, culturelles et biophysiques. Une partie des facteurs indirects est liée aux prises de décision à une échelle supra et n'est donc pas partiellement sous le contrôle des acteurs locaux (Geist et al., 2005). A l'échelle globale, la déforestation tropicale, l'extension des pâturages, l'intensification de l'agriculture et l'urbanisation sont identifiés comme étant les principaux types de changements d'occupation et d'utilisation des sols (Corgne, 2004; Lambin et al., 2001).

1.3. Dynamique de l'occupation du sol au Bénin

Plusieurs travaux de recherche ont été menés sur la dynamique de l'occupation du sol tant à l'échelle mondiale, régionale que nationale. Plusieurs études ont montré qu'il y a une forte dynamique de l'occupation sur toute l'étendue du territoire national. Cette dynamique se traduit par une régression des formations végétales naturelles au profit des terres cultivées sous l'effet de la croissance démographique importante observée dans le pays (Akognongbe et al., 2014; Guidigan et al., 2018; Oloukoi, 2013; Padonou et al., 2017). Au Nord-Bénin, Tchibozo (1981) a montré en se basant sur des données socio-économiques que la typologie des unités de paysage du versant oriental de la chaîne de l'Atacora est influencée par la ville de Natitingou. Au centre du pays dans la forêt classée de Toui-Kilibo, il a été rapporté que la superficie des formations denses diminue au profit des jachères et des espaces cultivés (Codjia & Gnagna, 1993). La dynamique de l'occupation du sol dans les zones humides de la commune d'Allada au Sud-Bénin (Sites Ramsar 1017 et 1018) montre une régression des formations naturelles au profit de formations anthropiques (Brun et al., 2018). Tchibozo (2020) a montré sur le territoire de la Lama notamment à Allada, Toffo et Zè

une fragmentation du paysage, régressive pour la forêt claire, les savanes boisées, les marécages et les eaux de surface et progressive pour les savanes arborées et arbustives.

Toutes ces études ont montré l'influence des villes et d'une forte augmentation de la superficie des zones bâties. De plus sur la période 2000-2010, le Bénin a perdu environ 21% de sa couverture forestière et 15% de ses savanes naturelles dont environ 96% sont des conversions des forêts et des savanes naturelles en terres agricoles (CENATEL, 2017 ; FAO, 2020). En général, on constate que la dynamique des différentes catégories d'occupation du sol au Bénin affecte beaucoup plus les formations ligneuses provoquant ainsi une baisse de la productivité primaire des terres (MCVDD, 2017). Pour la plupart, ces travaux se sont limités à l'étude de la dynamique des occupations/utilisations des terres sans prendre en compte ou questionner les conséquences des évolutions sur les services écosystémiques.

1.4. Conséquences des changements d'occupation des sols sur les services écosystémiques rendus par le sol : focus sur les services de régulation

L'occupation et l'utilisation des sols sont intimement liées aux services écosystémiques par les changements dans les interactions entre l'homme et son environnement (Lang & Song, 2019; Song & Deng, 2015). L'occupation et l'utilisation des terres modifient les écosystèmes, affectant ainsi les services allant de la biodiversité au climat (Hasan et al., 2020; Styers et al., 2010; Wang et al., 2017). Plusieurs recherches ont abordé au niveau mondial l'effet des changements d'occupation des sols sur les services écosystémiques (Andrew et al., 2015; Crespini & Simonetti, 2016; Englund et al., 2017; Fu et al., 2017; Seppelt et al., 2013). La principale conclusion est que les changements d'occupation des sols réduisent considérablement les services écosystémiques (Carlson et al., 2014; De Groot et al., 2010; Gao et al., 2017; Kindu et al., 2016; Rai et al., 2018). D'autres ont aussi montré que les changements d'occupation des terres influencent également les relations entre les services écosystémiques (Cord et al., 2017; Lu et al., 2014; Nelson et al., 2010; Pereira et al., 2012). Par exemple, la conversion des forêts naturelles en terres agricoles ou autres types d'utilisation anthropique diminue la fertilité des sols et amplifient l'érosion des sols (Lang & Song, 2019).

Les changements d'occupation des terres perturbent directement la fourniture des services écosystémiques tels que la production de nourriture et de bois, la régulation de l'eau, l'atténuation des catastrophes naturelles et de leurs effets, la capacité des

écosystèmes à séquestrer du carbone (Gouwakinnou et al., 2018; Houghton & Hackler, 2006; Tolessa et al., 2017) et même la régulation du climat. Ils affectent en effet l'humidité du sol, les transferts de chaleur, les flux de gaz et l'albédo (Bonan, 2008) pouvant alors influencer le climat local (Degu et al., 2011; Hidalgo et al., 2010), le climat régional (Fairman et al., 2011), ou même le climat mondial (Lawrence et al., 2012). Par exemple, l'élimination des arbres suite à un changement d'occupation accélère l'évaporation au niveau du sol, ce qui entraîne un climat plus sec et plus chaud (Costa & Pires, 2010; Pires & Costa, 2013; Stickler et al., 2013). Par ailleurs, la conversion de la couverture végétale naturelle d'origine en d'autres occupations augmente la température de surface de la terre et qui, à son tour, affecte négativement le climat (Salazar et al., 2015). De plus, entre 10 et 20% des émissions mondiales de C d'origine terrestre sont attribués au déboisement et au changement d'occupation des terres dans les zones tropicales (IPCC, 2007; Friedlingstein & Prentice, 2010; Regnier et al., 2013; Smith et al., 2013).

Cependant, même si généralement l'anthropisation des écosystèmes impacte négativement la fourniture des services écosystémiques, plusieurs études ont montré que l'impact des changements d'utilisation des terres sur les services écosystémiques n'est toujours pas négatif. Certains types d'utilisation des terres peuvent réduire la fourniture d'un type de service écosystémique tout en améliorant un autre service spécifique fourni par les écosystèmes (Kindu et al., 2016; Leh et al., 2013). Le développement de l'agroforesterie par exemple améliore la fonction de production alimentaire tout en maintenant la fonction de stockage de carbone par les sols (Cardinael et al., 2015; Minasny et al., 2017). Ainsi il est nécessaire de chercher des compromis entre les différentes fonctions du sol selon leur mode d'occupation. Pour cela il faut caractériser les fonctions des sols selon leurs occupations et modes d'usages.

1.5. Le secteur de l'agriculture, la foresterie et les autres utilisations des terres (AFOLU) : un levier pour l'atténuation du changement climatique

L'humanité fait face ces dernières décennies aux effets néfastes des changements climatiques auxquels il est impératif de trouver des solutions immédiates de la part de tous les acteurs notamment des principaux émetteurs de GES. A cet effet, l'adoption à New York en 1992, de la Convention-Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques (CCNUCC) puis son ouverture à signature au Sommet de la Terre à Rio de Janeiro Brésil, fût une étape importante dans les négociations

autour du climat. Entrée en vigueur en 1994, cette convention qui est aujourd'hui ratifiée par 197 pays appelés « Parties » a pour objectif de limiter les émissions des GES afin d'équilibrer leur concentration dans l'atmosphère. Depuis lors, chaque année, les parties se réunissent lors des Conférences des Parties (COP) pour discuter sur les différents accords afin d'atteindre les objectifs de la convention. Le premier accord international sur le réchauffement climatique dénommé : « l'Accord de Paris sur le climat » a été trouvé en 2015 lors de la COP 21. Cet accord prévoit la limitation du réchauffement climatique de 1,5 à 2°C au-dessus des niveaux préindustriels d'ici à 2100 tout en accordant une importance à la sécurité alimentaire. Lors de la COP 21, les contributions prévues déterminées au niveau national (CPDN en anglais *Intended Nationally Determined Contributions*, INDC) ont servi de base aux négociations et ont constitué le fondement de l'Accord de Paris (FAO, 2016). Sauf indication contraire d'une partie, les CPDN deviendront pour ledit pays sa première contribution déterminée au niveau national (CDN ; en anglais *Nationally Determined Contribution*, NDC) lors de la soumission de son instrument de ratification de l'Accord de Paris. Les PCDN/CDN exposent les priorités de chacune des parties en matière de changement climatique, atténuation et adaptation, pour la période post-2020. La grande majorité des CDN (89 % des pays) proposent des actions dans le secteur agricole et forestier (AFOLU) pour atténuer le changement climatique ou s'y adapter (FAO, 2016).

Le secteur AFOLU est en effet le second secteur responsable des émissions anthropiques des GES après le secteur de l'industrie (Figure 4 ; FAO, 2019). Le secteur AFOLU est responsable d'environ un quart ($\sim 12 \text{ Gt CO}_2 \text{ eq an}^{-1}$) des émissions de GES anthropiques causées principalement par la déforestation, les changements d'occupation et d'utilisation des terres et les activités agricoles provenant de l'élevage, de la gestion des sols et des nutriments (Smith et al., 2014 ; FAO, 2019). Les plantes absorbent au cours de leur croissance le CO_2 de l'atmosphère et l'azote (N) du sol, et les redistribuent entre différents réservoirs : la biomasse vivante aérienne et souterraine, qui contribuent ensuite à alimenter la nécromasse (résidus morts) et la matière organique du sol (MOS). Le CO_2 et les autres GES, principalement le méthane (CH_4) et l'oxyde nitreux (N_2O), sont à leur tour libérés dans l'atmosphère par la respiration des plantes, par la décomposition de la biomasse végétale morte et de la MOS, et par la combustion (IPCC, 2006). Les activités anthropiques d'utilisation des terres (par exemple, la gestion des terres cultivées, des forêts, des prairies et des zones humides, la fertilisation azotée) et les changements d'occupation et d'utilisation des terres (par exemple, la conversion des terres forestières et des prairies en terres

cultivées et en pâturages, le boisement) provoquent des changements qui se superposent à ces flux naturels (FAO, 2016; Houghton, 2003).

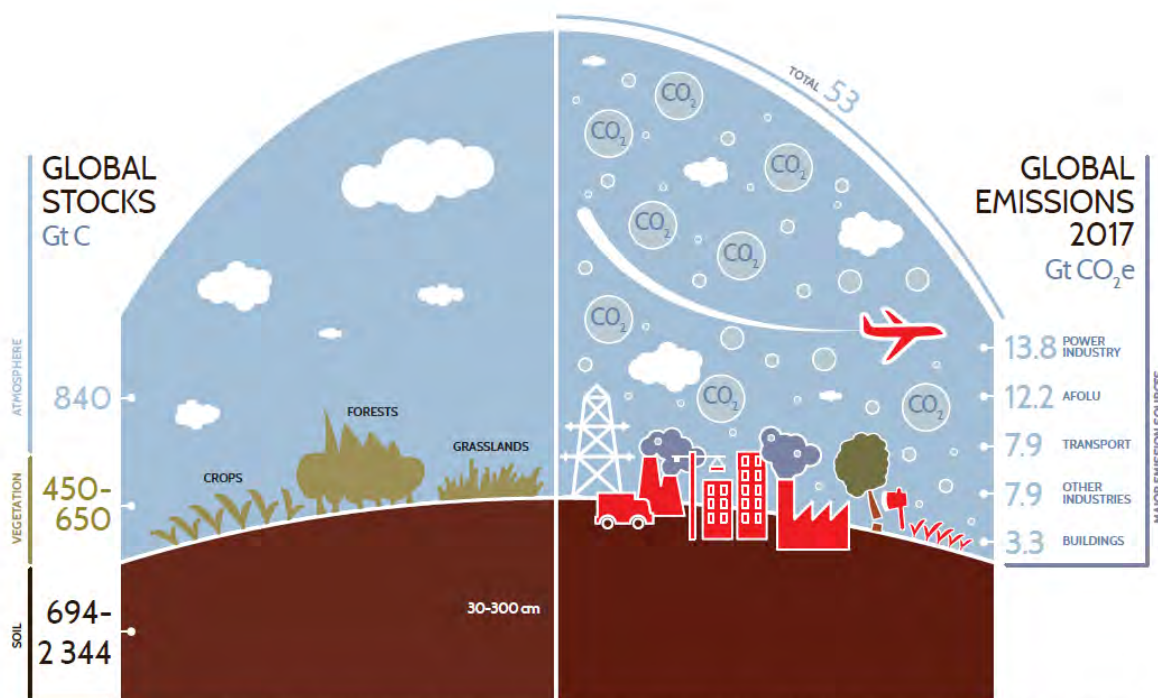


Figure 4: Stocks mondiaux de C (atmosphère, végétation et sols) et émissions anthropiques mondiales en CO₂ par secteur (FAO, 2019).

Cependant le secteur AFOLU a un fort potentiel d'atténuation du changement climatique. Ce potentiel est dérivé à la fois d'un captage des GES et d'une réduction des émissions par la gestion des terres et du bétail (Smith et al., 2014). En effet, les activités du secteur AFOLU sont à la fois des sources de CO₂ (par exemple la déforestation, le déboisement, le drainage des tourbières) et des puits de CO₂ (par exemple le boisement, la gestion des terres agricoles ou le retour des résidus de culture au sol). Ces activités conduisent également à des émissions autres que de CO₂ par exemple des émissions de CH₄ provenant du bétail et de la riziculture inondée, de N₂O provenant du stockage du fumier et des sols agricoles fertilisés ou encore la combustion de biomasse (IPCC, 2006). Il est alors important de tirer parti du potentiel d'atténuation de ce secteur pour atteindre les objectifs globaux de réduction des émissions des GES. L'exploitation de ce potentiel d'atténuation peut être la séquestration du carbone dans les différents réservoirs terrestres (Chevallier et al., 2020). Avant la COP 21, en 2015, le secteur AFOLU et surtout l'agriculture était peu ou pas envisagé comme un secteur potentiel pour réduire la concentration atmosphérique en CO₂.

L'année 2015 est une année charnière pour la reconnaissance des sols dans leur contribution à l'atténuation au changement climatique en plus de la sécurité alimentaire (FAO, 2019; Chevallier et al., 2020). Les sols représentent le plus grand réservoir terrestre de carbone organique et sont en forte interaction avec l'atmosphère (Jacobson et al., 2000; Scharlemann et al., 2014). Le stock global de COS est estimé à plus de 2300 Gt C à une profondeur de 0 à 300 cm, contre 650 Gt C stockées dans la végétation et 840 Gt C dans l'atmosphère (FAO, 2019 ; Lorenz et Lal, 2018). De plus, les sols peuvent indirectement participer à la régulation du climat, étant donné qu'ils se comportent comme un puits ou une source de CO₂, en fonction de différents facteurs, tels que leur mode d'occupation (Dignac et al., 2017). Dans ce contexte lors de la COP 21, l'initiative internationale « 4 pour 1000, des sols pour la sécurité alimentaire et le climat » a été engagée par la France et proposé aux autres participants. Les membres de cette initiative sont des acteurs publics, privés et la recherche. Son but est de soutenir les Etats et acteurs non gouvernementaux dans leurs efforts vers une meilleure gestion des sols, dans l'optique d'une augmentation de leurs stocks de carbone organique. L'augmentation proposée par l'initiative, une moyenne globale de 4 pour 1000 par an, permettrait de compenser l'émission des GES issue de la combustion de carbone fossile, au niveau mondial (Derrien et al., 2016; Minasny et al., 2017). Plus qu'un objectif en tant que tel ce chiffre « étandard » de 4 pour 1000 par an signifie surtout que l'atténuation des émissions de GES par le secteur agricole est significative. Le secteur agricole fait bien partie des solutions pour réduire le changement climatique et doit être pris en compte. Pour maintenir cette vision de l'agriculture comme co-bénéfice d'une stratégie visant avant tout au soutien de la production primaire et à la sécurité alimentaire, une solution pour réduire les émissions de GES, il est alors nécessaire d'avoir des données sur les différents pools de C selon les modes d'occupation/usage des terres et dans de nombreux contextes pédo-climatiques (Moinet et al., 2023 ; Rumpel et al., 2020).

1.6. Stock de carbone dans les écosystèmes : pools de C et facteurs d'influence

1.6.1. Flux de carbone entre les différents réservoirs à l'échelle globale

Dans un écosystème, le carbone est stocké dans trois principaux réservoirs à savoir le sol, la végétation et l'atmosphère (Figure 4). Dans ces différents réservoirs les sources de provenance de carbone se répartissent dans deux différents pools : le pool aérien et le pool souterrain (IPCC, 2007). Le pool aérien est constitué de la biomasse aérienne végétale vivante et morte tandis que le pool souterrain est

constitué du sol et de la biomasse racinaire. Il y a des échanges de gaz et de matière entre les différents réservoirs de C. Cet échange participe au stockage de C dans les différents pools. Ces échanges sont naturels plus ou moins accélérés ou ralentis selon les activités anthropiques. La figure 5 montre le cycle de C en milieu « naturel » et agricole. Les végétaux absorbent du CO₂ de l'atmosphère au cours de la photosynthèse pour assurer leur croissance. Le C assimilé est en partie stocké dans les tissus des plantes. Une partie de ce carbone est réémise vers l'atmosphère lors de la respiration des végétaux. Aussi, sous l'action des organismes du sol, les processus de décomposition des organes morts des végétaux émettent du CO₂ vers l'atmosphère et les produits issus de la décomposition sont plus ou moins incorporés et stabilisés dans le sol. Au niveau du sol, le cycle de C met en jeu plusieurs processus que sont la déposition, l'altération, l'assimilation et la minéralisation (Baldock & Skjemstad, 2000). La déposition met en exergue l'addition du C au réservoir de MOS. L'altération implique la transformation de la structure chimique lors des attaques enzymatiques ou de réactions chimiques. C'est au cours de l'assimilation que les organismes décomposeurs incorporent le COS dans leurs tissus. Et enfin via la respiration des organismes du sol, le COS est converti en CO₂ qui est émis dans l'atmosphère.

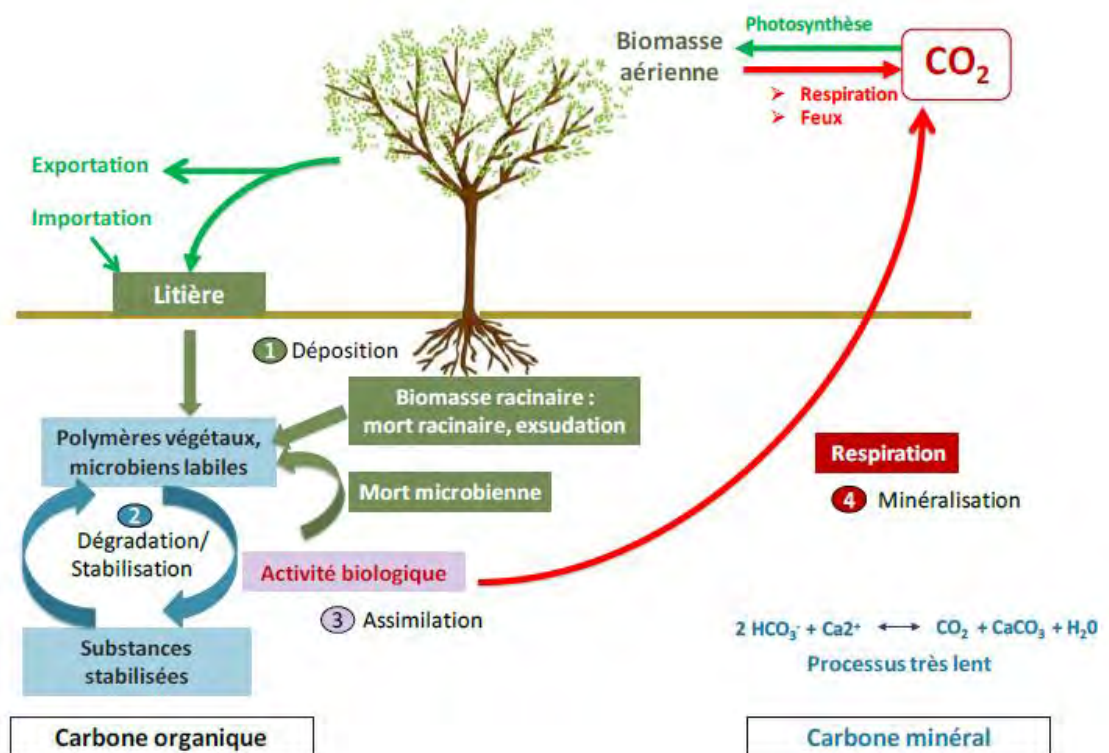


Figure 5: Cycle du carbone du sol (adapté d'après Chenu et al., 2014 ; Lehmann et Kleber, 2015)

1.6.2. Pools de C et méthodes d'évaluation des stocks

Pour les inventaires des stocks de C dans le secteur AFOLU, des programmes tels que le mécanisme de développement propre (MDP) initié dans le cadre du protocole de Kyoto et le mécanisme REDD+ (Réduction des Émissions dues à la Déforestation et à la Dégradation forestière) issu de la Convention-Cadre des Nations Unies sur le Changement Climatique (CCNUCC) ont défini cinq pools de carbone : la biomasse aérienne, la biomasse racinaire, la biomasse morte ou nécromasse, la litière et le carbone organique du sol (UNFCCC, 2015).

La biomasse aérienne regroupe toute la biomasse vivante au-dessus du sol alors qu'à l'opposée la biomasse racinaire désigne la biomasse des racines vivantes (IPCC, 2019). Globalement la biomasse peut être définie par la MO produite par les plantes à l'issue de la photosynthèse sous forme de carbohydrates présents dans les différents organes. En fonction de leur biomasse, les écosystèmes naturels ou cultivés peuvent être considérés comme puits ou sources de C. La CCNUCC a indexé la production de biomasse comme une variable essentielle pour l'amélioration de la connaissance du système climatique (Le Toan et al., 2011). Plusieurs méthodes ont été développées pour estimer la biomasse dans les écosystèmes. Cette estimation se fait à trois échelles spatiales successives que sont : l'arbre, le peuplement ligneux et la région. Actuellement, deux grandes approches sont utilisées pour l'estimation de la biomasse d'un arbre. La première approche repose sur l'utilisation d'équations allométriques. Ces équations utilisent des mesures dendrométriques (diamètre du tronc, hauteur de l'arbre, densité du bois) comme prédicteurs de la biomasse totale ou partielle d'un arbre, c'est-à-dire sa biomasse aérienne ou racinaire (Chave et al., 2005; King, 1996). Dans le cas où l'équation allométrique utilisée estime la biomasse partielle de l'arbre, un facteur d'expansion de la biomasse est ensuite appliqué pour obtenir la biomasse totale de l'arbre (Maliro et al., 2010). Avec l'utilisation de ces équations ou modèles allométriques, une erreur est toujours associée à l'estimation de la biomasse d'un arbre. Ces erreurs sont liées au choix de l'équation allométrique, l'erreur de prédiction du modèle, et à la variabilité des mesures dendrométriques, c'est-à-dire l'erreur sur les prédicteurs (Chave et al., 2004; Molto et al., 2013; Van Breugel et al., 2011). Le choix de l'équation allométrique est la source d'erreur la plus importante (environ 76% de l'erreur totale) dans l'estimation de la biomasse des arbres en Afrique tropicale (Chave et al., 2004; Molto et al., 2013; Moundounga et al., 2014; Picard et al., 2015). Récemment, la photogrammétrie est de plus en plus utilisée pour l'estimation de la biomasse des arbres (Bauwens et al., 2017; Marzulli et al., 2020;

Mulverhill et al., 2019). En effet, avec les récents développements, les smartphones et les appareils photos numériques à lentille unique sont de plus en plus utilisés comme dispositifs à faible coût pour créer des modèles tridimensionnels pour estimer la biomasse des arbres. Cette technique est également utilisée pour estimer la biomasse au niveau du peuplement ligneux (Liu et al., 2018; Mokroš et al., 2018; Piermattei et al., 2019) et ainsi améliorer nos connaissances de la forte variation spatio-temporelle de la biomasse des peuplements (Panzou et al., 2016). Au niveau régional, les techniques de la télédétection, avec si possible l'utilisation de capteurs de précisions tels que LiDAR (de l'anglais, Light Detection And Ranging), permet de cartographier la variation spatio-temporelle de la biomasse (Mermoz et al., 2015). L'ensemble de ces travaux montre que tous les écosystèmes n'ont pas les mêmes performances de stockage de C atmosphérique sous forme de biomasse végétale. Les forêts surtout les forêts tropicales sont les plus performantes suivies des savanes, des prairies et des terres cultivées (IPCC, 2006).

La nécromasse est toute la biomasse ligneuse non vivante non contenue dans la litière, qu'elle soit debout, couchée sur le sol ou dans le sol. Elle peut être estimée soit par mesure directe soit en utilisant des relations allométriques la liant à la biomasse aérienne (IPCC, 2019 ; UNFCCC, 2015). La litière regroupe toute la biomasse non vivante et dans divers états de décomposition au-dessus du sol. Elle peut être estimée par mesure directe sur le terrain (UNFCCC, 2015).

Le COS est le carbone organique contenu dans le sol (déterminé après tamisage à 2 mm ; IPCC, 2019). Le carbone est le constituant principal des matières organiques et représente environ 50-60 % de la matière organique du sol (Ramesh et al., 2019). Les sols sont le plus grand réservoir de C (2300 Gt C dans les 3 premiers mètres) des écosystèmes terrestres, stockant plus de C que la végétation (650 Gt C) et l'atmosphère (860 Gt C) (Lorenz and Lal, 2018 ; FAO, 2019). Les stocks de carbone dans les sols résultent du bilan entre trois processus : les apports organiques (litières aériennes et racinaires, amendements), la décomposition de ces apports par les activités biologiques des sols et la stabilisation de la MO par la matrice minérale des sols (particules d'argiles, oxydes) (Derrien et al., 2016). Les mesures directes du stock de COS nécessite la quantification de la teneur en COS. Les mesures indirectes des teneurs voire des stocks de COS par télédétection et surtout par spectroscopie infra-rouge sont en plein développement.

La méthode couramment utilisée pour l'estimation du stock de COS est celle recommandée par le Groupe Intergouvernemental d'Experts sur le changement du

Climat (GIEC ; IPCC, 2019). Elle consiste à mesurer la teneur en carbone organique (C) total et la densité apparente du sol à différentes profondeurs du sol. Le calcul du stock est :

$$COS_{Stock} = \sum_{horizon=1}^{horizon=n} ([cos] \times Da \times P \times (1 - frag) \times 0.1) horizon$$

Avec: COS_{stock} = stock de COS ($Mg\ C\ ha^{-1}$); [COS] = concentration du carbone organique dans une couche de sol donné, obtenue par analyse au laboratoire sur l'échantillon tamisé à 2 mm ($g\ C\ kg\ sol^{-1}$); Da = Densité apparente ($g\ cm^{-3}$) dans la même couche de sol ; P = profondeur de prélèvement du sol ou épaisseur de la couche du sol (cm); $frag$ = pourcentage de volume de fragments grossiers (>2 mm).

Afin d'avoir une base de comparaison de stock de C identique entre différents modes d'occupation ou de pratiques de gestion des terres, les stocks de COS peuvent être comparés sur des profondeurs équivalentes ou sur des masses de terres identiques encore appelées masses de terre équivalentes (Ellert et Bettany, 1995).

L'évolution des stocks de C peut être étudiée en comparant le stock de C à différentes dates en fonction des occupations ou de la gestion des terres (GOCF-GOLD, 2016 ; IPCC, 2019). L'étude de l'évolution des stocks de C inclue généralement l'étude de l'évolution des occupations des terres (IPCC, 2019). En effet, l'hypothèse la plus forte est que les changements des occupations des terres ont un impact sur l'émission globale des GES. Pour suivre les changements de stock de C il est recommandé de faire des estimations des stocks de C dans chaque pool de C aux différentes dates d'études (IPCC, 2019). Dans le cas où il n'existe pas de données aux différentes dates des données de références peuvent être utilisées afin d'avoir une idée de l'impact des changements d'occupation des terres sur le stock de C. Ces valeurs de références sont dites valeurs de Tier 1 et sont référencées par grand type d'occupation et de régions pédo-climatiques dans les rapports du GIEC (IPCC, 2013). Pour extrapoler les stocks et les évolutions des stocks de C sur de grands espaces, des techniques basées sur la télédétection sont de plus en plus utilisées (Grinand et al., 2017; Heuvelink et al., 2021; Hounkpatin et al., 2018; Poggio et al., 2021).

L'estimation des stocks de C des différents pools ainsi que leur évolution est importante et requiert des méthodes spécifiques à chaque pool. Ces données sont nécessaires afin de comprendre l'effet des usages/occupations et des pratiques de gestion des terres sur le bilan de C de l'écosystème terrestre. Toutefois ces

informations ne renseignent pas sur la dynamique de la MOS c'est-à-dire sur le processus de la transformation de la MOS.

1.6.3. Etude de la dynamique de la matière organique du sol

L'étude de la dynamique de la MOS permet de comprendre les différents processus de transformation de la MOS tels que la décomposition, la minéralisation et la stabilisation de la MOS (Bellamy et al., 2005; Lal, 2005; Wang et al., 2015). Ces différents processus peuvent être appréhendés à partir d'indicateurs physiques, biologiques et biochimiques de la dynamique de la MOS tels que les différentes fractions de COS, le dégagement du CO₂ et les activités des microorganismes du sol (Ramesh et al., 2019). En effet, la MOS est un ensemble formé par les débris végétaux frais ou en cours de décomposition et transformés par les activités des microorganismes du sol. La qualité de cet ensemble peut être appréciée par son contenu en fractions labiles et résistantes ou en pools conceptuels (labile, intermédiaire et stable) caractérisés par des mécanismes d'évolution et des taux de renouvellement spécifiques (Lorenz et al., 2007; Six et al., 2002). La matière organique particulaire (POM), le C organique associé aux minéraux, le C de la biomasse microbienne (MBC), le CO₂ dégagé par les microorganismes du sol et le C oxydable au permanganate de potassium (POxC) sont différentes formes et pools de COS utilisés pour apprécier la dynamique de COS (Ramesh et al., 2019). La POM et le C organique associé aux minéraux du sol sont obtenus par fractionnement granulométrique de la MOS (Feller, 1979). La MBC est déterminée par la méthode d'extraction du C de sols fumigés au chloroforme et non fumigés par K₂SO₄ (Brookes et al., 1982 ; Ross, 1990). Tandis que le dégagement du CO₂ issu de la respiration hétérotrophe des microorganismes du sol se fait en mesurant le CO₂ dégagé pendant 28 jours à 28°C (Gorissen et al., 1996). Le POxC est le COS extractible par le permanganate de potassium et comprend des formes de nature variée (Weil et al., 2003). La connaissance de toutes ces propriétés du sol nous renseigne également sur la stabilité du COS dans l'écosystème.

1.6.4. Les facteurs influençant le stock et la dynamique de carbone dans un écosystème

Les facteurs qui influencent les stocks de carbone organique sont naturels (climat, type de végétation, type de sol) et anthropiques tels que les usages des sols et les pratiques agricoles (IPCC, 2019). Ces facteurs influencent également la dynamique du COS.

Les facteurs climatiques tels que la pluviométrie et la température influencent l'évolution et la dynamique du carbone (Corbeels et al., 2016; Song et al., 2012). Ces facteurs sont considérés comme les principaux facteurs qui contrôlent la décomposition de la MOS (Carvalhais et al., 2014). En effet, l'augmentation de la température stimule l'activité biologique des sols et accélère la dégradation de la MOS augmentant ainsi le taux de minéralisation (Burke et al., 1989 ; Corbeels, 2016). D'un autre côté la pluviométrie entraîne une augmentation de la production de la biomasse des plantes qui constitue un apport important au stock de COS.

Le type de végétation c'est-à-dire la qualité de la litière conditionne également la décomposition au moins dans les premiers mois. Le processus de décomposition de la litière est un processus intimement lié à la fertilité des sols et à la qualité de la litière pour libérer les nutriments aux plantes et au stock de la MOS (Berg & McClaugherty, 2008).

Les facteurs édaphiques c'est-à-dire les propriétés physico-chimiques et biologiques des sols font également partie des principaux facteurs qui contrôlent le stock et la dynamique de C dans les écosystèmes (Goge et al., 2014). Ces facteurs comprennent la profondeur du sol, sa texture, sa structure, sa vie biologique, son aération, sa densité apparente, sa porosité, son acidité et sa composition en éléments nutritifs. A titre d'exemple, le stock de C est plus important dans les sols argileux, où la teneur en éléments fins est plus élevée (Feller et Beare 1997). A l'opposé, dans les sols sableux le stock de C est plus élevé dans la biomasse que dans les sols (Assize et al., 2013). Le pH du sol a un effet indirect sur le stock de C (Paz et al., 2016). En effet, le pH du sol conditionne la disponibilité des éléments nutritifs dont la plante a besoin pour son métabolisme. De plus le pH du sol agit sur les organismes du sol qui sont des acteurs majeurs de la décomposition et la minéralisation de la MOS (Rousk et al., 2009; McCauley et al., 2017). Par ailleurs, au Bénin, Volkoff et al., 1999 ont montré qu'à l'échelle nationale, le stock de COS variait de 21 à 94 Mg C ha⁻¹ sur 0-20 cm de profondeur du sol et de 41 à 148 Mg C ha⁻¹ sur 0-100 cm selon le type de sol. Par exemple, les sols ferrallitiques et ferrugineux du Bénin ont des stocks de COS autour de 25 Mg C ha⁻¹ sur 0-20 cm. Par contre, les sols hydromorphes présentent des stocks de COS autour de 60 Mg C ha⁻¹ sur 0-20 cm.

Quant aux facteurs anthropiques, les changements d'occupation des terres constituent le principal facteur qui agit sur le stock et la dynamique de C dans les écosystèmes (IPCC, 2019). Il a été rapporté que la conversion des terres forestières en terres agricoles a pour conséquence la diminution du stock de la MOS (Lefevre et

al., 2017). Plusieurs travaux ont rapporté qu'un changement d'usage ou de pratiques peut augmenter ou diminuer le stock de C dans l'écosystème (Scharlemann et al., 2014; Tieszen et al., 2008). L'urbanisation et l'expansion de terres agricoles mènent souvent à la déforestation et à la dégradation des stocks de C des biomasses et des sols (Olorunfemi et al., 2018; Zhang et al., 2017). Cependant, le reboisement par des plantations forestières ou la régénération naturelle conduisent à une augmentation des stocks de carbone (Dibaba et al., 2019; Yirdaw, 2018).

Les organismes du sol de par leur activité influencent directement ou indirectement la biodégradation de la matière organique par l'intermédiaire de plusieurs mécanismes (Lavelle et Spain, 2001 ; Blanchart et al., 2004 ; Blouin et al., 2013). Ces mécanismes incluent par exemple la dégradation physique des feuilles mortes, les modifications biochimiques de la MO intervenant au cours du transit digestif, le mélange de la matière organique ingérée aux particules minérales, la régulation de l'activité microbienne ou encore la création de structures organo-minérales (Coûteaux et al., 2002; Zimmer et al., 2005).

1.7. Activité biologique du sol : importance dans la dynamique de C et facteurs d'influence

La biodiversité des sols est définie comme la variété des gènes, des espèces, des communautés d'espèces ainsi que des complexes écologiques, des micro-habitats de l'échelle du profil de sol à celle du paysage, dans lesquels les organismes des sols évoluent (FAO et al., 2020). La biodiversité du sol dépasse celle des autres systèmes terrestres de plusieurs ordres de grandeur notamment à l'échelle microbienne (Bardgett & Van Der Putten, 2014; Carey et al., 2016). Plus de 40 % des organismes vivants des écosystèmes terrestres sont associés directement aux sols au cours de leur cycle de vie (Lavelle et al., 2006). Le sol comprend donc une diversité d'organismes vivants qu'il est difficile de classer. Plusieurs classements existent (taxonomique, écologique), mais l'un des plus couramment utilisé est le classement en fonction de leur taille (diamètre ou longueur). Ainsi, les organismes du sol peuvent être subdivisés en cinq groupes (Figure 6) à savoir : les microorganismes (bactéries et champignons), la microfaune (nématodes, rotifères, etc.), la mésofaune (collembolles, acariens etc.), la macrofaune (vers de terre, larves de coléoptères, diplopodes, isopodes etc.), et la mégafaune (invertébrés géants, mammifères et amphibiens fouisseurs) (Swift et al., 1979).

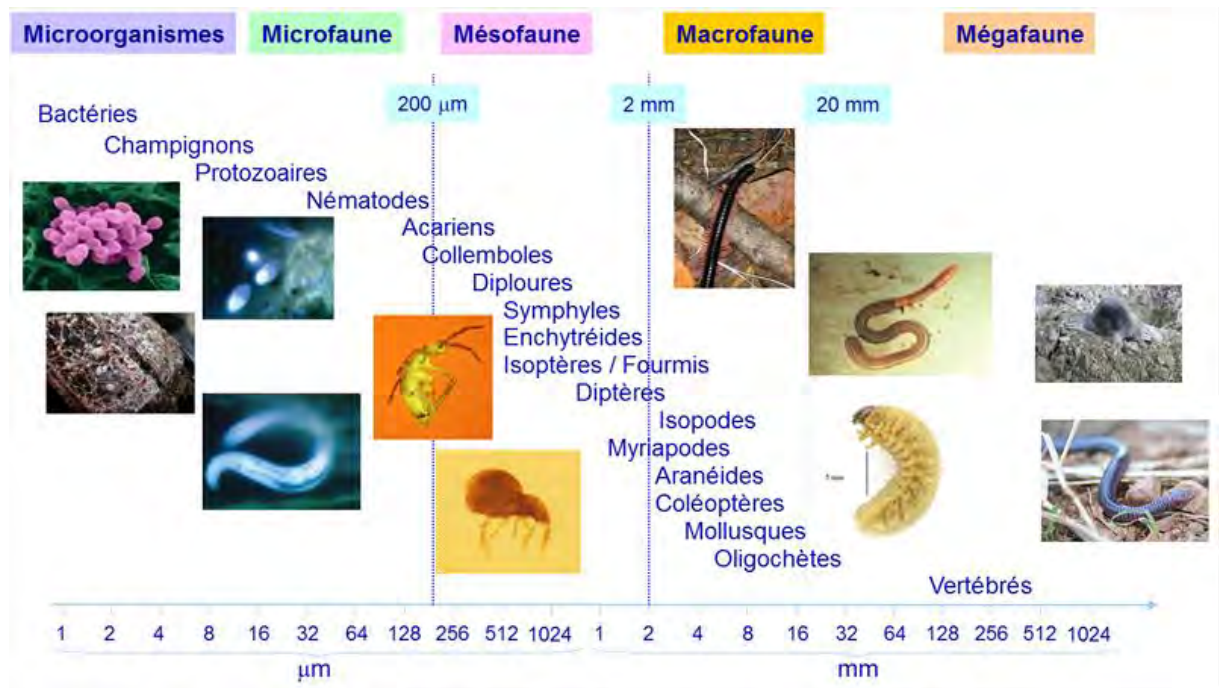


Figure 6: Classification des organismes du sol selon leur taille (d'après Swift et al., 1979)

La grande diversité observée au niveau de la taille des organismes du sol explique le fait que ces organismes occupent des volumes de sol très différents (Pokarzhevskii et al., 2003). La variété de niches écologiques dans le sol, tant en termes de taille que de gamme de ressources fournies, conduit à une différenciation fonctionnelle des organismes du sol (Figure 7). En effet, les micro-organismes et la microfaune du sol transforment les composés organiques et inorganiques par une série de processus biochimiques (Madigan et al., 2015; Wang et al., 2017). Ces transformations sont essentielles pour les services écosystémiques tels que la disponibilité des éléments nutritifs pour la croissance des plantes et autres organismes (Graham et al., 2016 ; Steffan and Dharampal, 2018), la transformation de la matière organique du sol et le recyclage des éléments nutritifs (Steffan et al., 2015 ; Paul, 2016 ; Brzeszcz et Kaszycki, 2018), ainsi que la filtration, la dégradation et l'immobilisation des polluants dans l'air, l'eau et le sol (Dong and Lu, 2012 ; Crouzet et al., 2019). Une partie importante de la chaîne alimentaire des organismes du sol est assurée par la mésafaune, comme les collemboles et les acariens. Ces organismes accélèrent la décomposition de la litière et améliorent le cycle et la disponibilité des nutriments (Scheunemann et al., 2015; Porre et al., 2016 ; Zieger et al., 2017). Leur activité précède celle des organismes du sol plus petits (figure 7). Enfin, la macrofaune et la mégafaune du sol telles que les vers de terre, les fourmis, les termites et certains mammifères agissent comme des ingénieurs de l'écosystème. Ils modifient la porosité

du sol, le transport de l'eau et du gaz dans le sol, et favorisent la formation de structure, par exemple en liant MOS et particules du sol, en créant des agrégats du sol (Coq et al., 2007; Guéi et al., 2012 ; Pulleman and Van Groenigen, 2017).

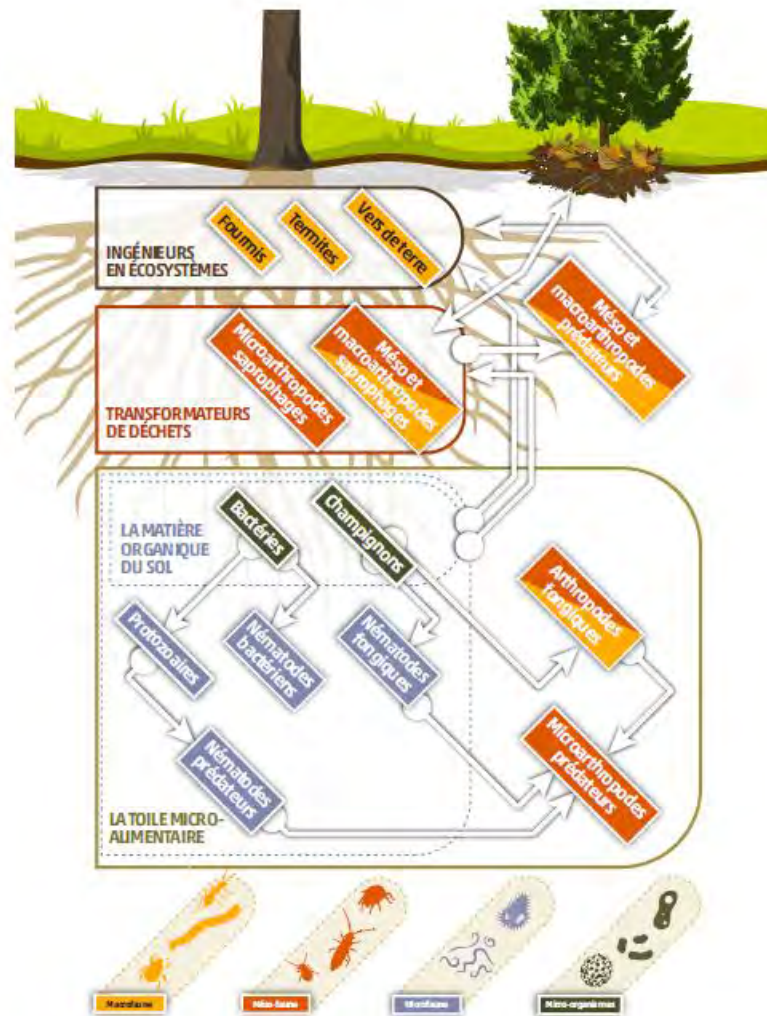


Figure 7: Modèle simplifié avec les groupes d'organismes du sol: micro-organismes, micro, méso et macrofaune regroupés en trois catégories dans le réseau alimentaire. (Tiré de FAO -ITPS-GSBI-SCBD-EC, 2020)

Une conservation et une gestion efficace de la biodiversité du sol peuvent favoriser la séquestration du carbone et donc favoriser l'atténuation du changement climatique par les sols (FAO et al., 2020). Bien que peu d'études aient prouvé le rôle direct des organismes du sol dans le stockage et la stabilisation de COS (Conrad, 1996), certaines études ont montré des rôles indirects. Par exemple, Wilson et al., (2009) ont démontré que les champignons mycorhiziens à arbuscules favorisent le stockage du carbone dans le sol par un effet positif sur l'agrégation du sol. Egalement, en favorisant le broutage fongique, les collemboles favorisent le stockage de C dans le sol (Duhamel et al., 2013). Aussi dans les zones tropicales et tempérées, les vers

de terre, fourmis et termites sont les principaux promoteurs de la stabilisation du C en créant des structures biogéniques (moulages, galeries, nids et monticules) qui forment des associations organo-minérales (Vidal et al., 2016). De même, les acariens en produisant des excréments à décomposition lente, contribuent à la formation d'un humus stable et stockent du carbone (Hågvar, 2016). C'est bien la complexité des interrelations entre organismes, matrice minérale du sol et matière organique qui influe les stocks organiques des sols et le recyclage des nutriments (Blanchart et al., 2021).

Selon FAO et al. (2020), les facteurs qui menacent la biodiversité du sol sont nombreux : la déforestation, l'urbanisation, l'intensification de l'agriculture, la perte de la MOS et du COS, le compactage et imperméabilisation du sol, l'acidification des sols et le déséquilibre des nutriments, la pollution, la salinisation et l'alcalinisation, les incendies, l'érosion et les glissements de terrain, les changements climatiques et les espèces envahissantes. Pour la plupart ces facteurs sont liés aux activités humaines et associées à la couverture, à la gestion et au changement d'usage des terres. Tous ces facteurs modifient la structure des communautés des organismes du sol en entraînant une modification de la diversité fonctionnelle et de la biomasse des organismes (Clavel et al., 2011 ; Nordén et al., 2013 ; Carvalho et al., 2016 ; França et al., 2017) et sans doute de profondes modifications du fonctionnement du sol.

1.8. Hypothèses de recherche

En résumé la dynamique de l'occupation/usage des terres du Bénin, caractérisée par la perte de couvert végétale et la forte urbanisation des terres suscite des interrogations vis-à-vis de stock de C, de sa dynamique et de l'activité biologique du sol à différentes échelles. Afin de trouver un compromis entre usage des sols et maintien des services écosystémiques apportés par les sols, il est nécessaire d'avoir des données sur l'effet des occupations/usages des terres sur le stock de C et l'activité de la faune du sol. Ainsi les principales hypothèses émises à partir des questions de recherche et de l'état de l'art sont les suivantes :

H1 : le stock de C des différents pools de C varie significativement en fonction des modes d'occupation/usage des Ferralsols sur le plateau d'Allada.

H2 : la durabilité des stocks de COS varie en fonction des modes d'occupation des Ferralsols du plateau d'Allada.

H3 : les modes d'occupation des Ferralsols du plateau d'Allada influencent significativement l'activité de la faune du sol.

H4 : la pression démographique induit une forte dynamique des occupations/usages des Ferralsols du plateau d'Allada.

H5 : la forte dynamique des occupations/usages terres provoque une baisse significative de stock de C des écosystèmes portés par les Ferralsols du plateau d'Allada.

Le schéma conceptuel de la thèse est présenté sur la figure 8.

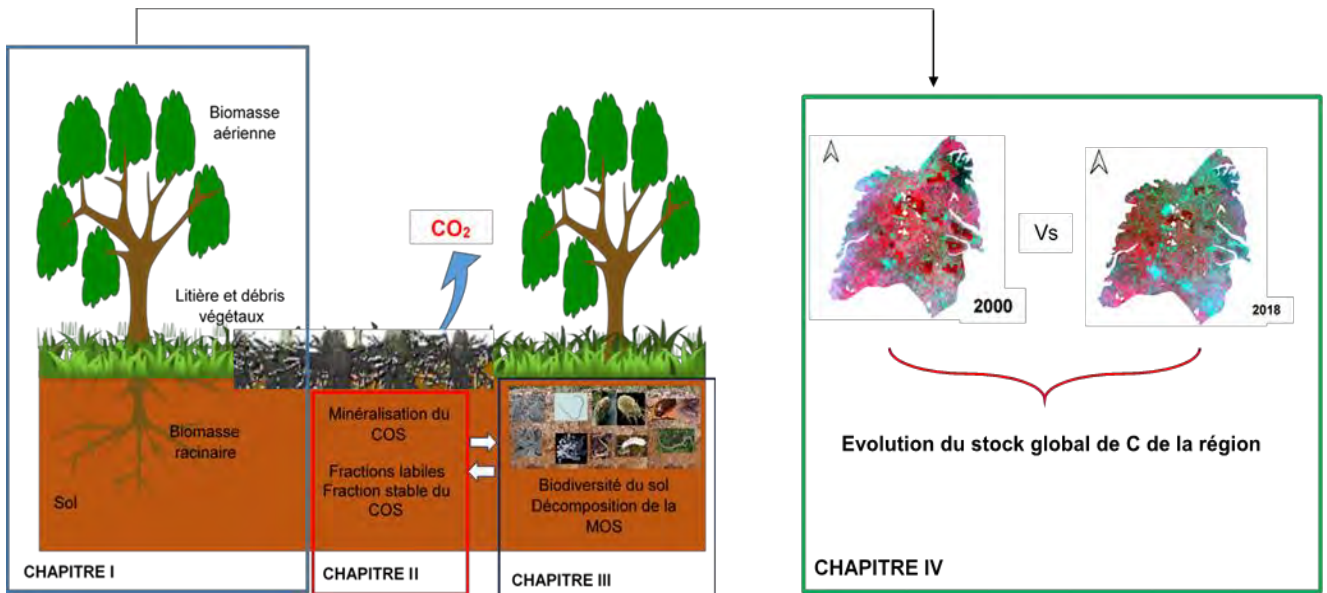


Figure 8: Schéma conceptuel présentant les différents chapitres de la thèse

Conclusion partie I

En conclusion, cette partie nous a permis de faire le point des connaissances sur notre sujet d'étude. On peut retenir qu'au Bénin en général, spécifiquement sur le plateau d'Allada, plusieurs études ont été réalisées sur la dynamique de l'occupation des terres. Néanmoins l'effet de cette dynamique de l'occupation ou usage des terres sur les services écosystémiques a fait l'objet de peu d'études. Ce point de connaissances a abouti à la formulation des hypothèses testées dans les parties II et III.

**PARTIE II : STOCK DE CARBONE ET
ACTIVITE BIOLOGIQUE DES AGRO-
ECOSYSTEMES SUR FERRALSOLS DU
PLATEAU D'ALLADA**

PARTIE II : STOCK DE CARBONE ET ACTIVITE BIOLOGIQUE DES AGROECOSYSTEMES SUR FERRALSOLS DU PLATEAU D'ALLADA

Introduction partie II

Cette partie contient trois chapitres rédigés sous formes d'articles. Le chapitre 2 est consacré à la quantification du stock de carbone dans les différents pools de C dans les principaux modes d'occupation des terres sur Ferralsols du plateau d'Allada. Ce chapitre a permis de connaître les pools de C affectés par les modes d'occupation des terres du plateau d'Allada. Ensuite, le chapitre 3 a traité de la dynamique du COS selon les modes d'occupation des terres. Dans ce chapitre, nous avons étudié d'une part l'effet des modes d'occupation des terres sur l'activité des microorganismes du sol en lien avec la décomposition et la minéralisation de la MOS. D'autre part, nous avons évalué l'effet des modes d'occupation des terres sur les différentes fractions de COS. Au final, ce chapitre a permis de connaître l'effet des modes d'occupation des terres sur les fractions labiles et stables du COS à base des indicateurs biogéochimiques. Le chapitre 4 nous a permis d'analyser l'effet des modes d'occupation des terres sur la diversité et l'activité des acteurs de la décomposition de la MOS c'est-à-dire la faune du sol. Les hypothèses testées dans cette partie sont les suivantes :

H1 : le stock de C des différents pools de C varie significativement en fonction des modes d'occupation/usage des Ferralsols sur le plateau d'Allada.

H2 : la durabilité des stocks de COS varie en fonction des modes d'occupation des Ferralsols du plateau d'Allada.

H3 : les modes d'occupation des Ferralsols du plateau d'Allada influencent significativement l'activité de la faune du sol.

Chapitre 2: Biomass and soil carbon stocks of the main land use of the Allada plateau (southern Benin)

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans Carbon management. Il est disponible via le lien suivant : <https://doi.org/10.1080/17583004.2022.2074314>

Abstract

The inventory of the carbon (C) pools in Africa's ecosystems is not well documented, although it is crucial to support climate mitigation policies. We quantified the C stocks in plant biomass, woody necromass, litter and soil (0-30 and 30-100 cm) for the five main land uses - forest, tree plantation, young and adult palm groves, croplands - of Ferralsols on the Allada plateau in southeast Benin. Forests have the highest total C stocks ($389 \pm 54 \text{ Mg C ha}^{-1}$) compared with other land uses (222 ± 33 , 154 ± 6 , 105 ± 2 , $77 \pm 3 \text{ Mg C ha}^{-1}$ in tree plantations, adult palm groves, young palm groves and croplands, respectively). The C stocks are higher in the biomass than in the soil (0-100 cm), e.g. in the forest, stocks were $279 \pm 54 \text{ Mg C ha}^{-1}$ in the biomass *versus* $83 \pm 2 \text{ Mg C ha}^{-1}$ in the soil. Differences of soil C stocks between land uses are low ($\approx 28 \text{ Mg C ha}^{-1}$) and concentrated in topsoils. The structure and species diversity of the forest partly explained the variability and the high C biomass compared to tree plantations. Type of forest and plantations is important to consider in conserving C stocks in landscapes.

Keywords: Organic stocks - Carbon pools - Climate change - Allometric models

2.1. Introduction

Since the middle of the 20th century, emissions of greenhouse gases (GHGs) including carbon dioxide (CO₂) into the environment have led to global warming and climate change. The agriculture, forestry and other land use (AFOLU) can contribute to 20-60% of the total mitigation potential of global GHG emissions by 2030 by reducing agricultural emissions, increasing carbon stock in soils and biomass products (IPCC, 2014; Kumar & Nair, 2011; Smith, 2016). Moreover, carbon and changes in carbon stocks in terrestrial ecosystems is a major of issue in the efforts to control land degradation and preserve biodiversity. Thus C balance in natural ecosystems has been becoming a high priority issue on the global political agenda (IPCC, 2014; Olorunfemi, Fasinmirin, & Akinola, 2018; Stavi & Lal, 2013; Walther, 2010).

National climate change adaptation and mitigation plans often involve actions in the AFOLU sector. This is mostly the case in African countries where activities in the

agricultural and forestry sector are crucial for the economy (FAO, 2016). These plans highlight the potential co-benefits of implemented actions for rural development, food security and ecosystem conservation. However, concrete initiatives regarding the quantification of carbon (C) sequestration, are scarce due to the lack of data on C stocks and storage potential under all land uses (Forsell et al., 2016).

For these inventories, programmes such as the Clean Development Mechanism (CDM) initiated under the Kyoto Protocol and the Reduction of Emissions from Deforestation and Forest Degradation (REDD+) mechanism under the United Nations Framework Convention on Climate Change (UNFCCC) defined five carbon pools: aboveground biomass, belowground biomass, necromass, litter and soil organic carbon (UNFCCC, 2015). Several studies have reported great heterogeneity in the C stocks of these pools according to land cover, land use and soil type (Bessah et al., 2016; Dayamba et al., 2016; Dionizio et al., 2020; Gelaw et al., 2014; Hounkpatin et al., 2018; Olorunfemi et al., 2020; Paz et al., 2016; Saïdou et al., 2012; Touré. et al., 2013). In most cases, natural formations or formations with the least human disturbance such as forests store more C in their aboveground biomass and soils per unit area than any other type of land use (Anikwe, 2010; Atchada et al., 2018; Goussanou et al., 2018; Lewis et al., 2019; Menezes et al., 2021; Olorunfemi et al., 2020). Tree plantations also show high C stocks but often less than primary or secondary forest (Guo & Gifford, 2002). Tropical forests remain among the main focal points for initiatives to sequester large amounts of C, as well as to recover from biodiversity loss (Brancalion et al., 2019; Polasky et al., 2019). Face to wide spatial variation in forest C below ground and above ground biomass (Goussanou et al., 2018; Olorunfemi et al., 2020), understanding the relationship between C storage potential and tree species composition of such ecosystem is compulsory for implementation of management strategies for tropical forest (Chheng et al., 2016; Day et al., 2014). On the contrary, from a given region, soils of croplands have the lowest carbon stocks with variations caused by soil type and agricultural practices (Fujisaki, Chevallier, et al., 2018).

In African and sub-Saharan countries, where quantifications of soil carbon stocks at regional or country level are being produced (Akpa et al., 2016; Brown et al., 2020; Hounkpatin et al., 2018; Minasny et al., 2017; Woomeer et al., 2004), systematic data are still lacking for some carbon pools of land uses. More importantly, rural areas, especially those close to large cities and densely populated, are generally a mosaic of land uses (Brun et al., 2018; Tchibozo, 2020). The likely very heterogeneous C stocks

of these areas are not well characterized (Hounkpatin et al., 2018; Zhang et al., 2017). It is essential to have carbon reference values in these regions where demography and land pressure are high and land uses are still in evolution. This is especially the case in the South-East of Benin on the Allada plateau close to the economic capital of the country. In this area, the dynamics of high value-added tree plantations and palm groves are important in combination with croplands (Mama et al., 2014; Oloukoi, 2013; Tchibozo, 2020; Toko, 2014). The urban development and cultivation pressure often leads to a decrease in C stocks, as woody biomass and necromass are negligible and annual soil C inputs are low in croplands. Moreover, significant mineralisation of soil organic carbon (SOC) and erosion phenomena enhance the decline in C stocks in soils under the tropics (Olorunfemi et al., 2020). On the Allada plateau, the decrease in SOC could be critical, as soils are mostly sandy (Azontondé, 1991). However, the awareness of low SOC in tropical topsoils overlooked the potential of subsoil horizons storing high proportions of SOC stocks at depth (Wade et al., 2019). To our knowledge, data in African soils are poorly quantified under a variety of land uses, e.g. in private smallholders tree plantations, and in soils deeper than 30 cm. There are also few studies that have examined the relationship between biodiversity and biomass C stock (Dayamba et al., 2016). In Benin, most studies on C stocks have focused on the impact of cropland practices on soil C stocks (Aholoukpè et al., 2016; Atchada et al., 2018; Saïdou et al., 2012) or on forest biomass C stocks (Goussanou et al., 2018). It is then necessary to characterise the C stocks of all the land uses in these landscapes. The main objective of the study was to quantify the different pools of C stocks and their variability according to the main land uses of the Allada plateau. We hypothesized that (i) C stocks would be higher in forest than in tree plantations or palm groves, and that biodiversity in tree species could be an explaining factor of the variation of the C stocks; (ii) the lower C stocks would be found in cropland and (iii) considering the predominance of Ferrasols with a sandy texture and the low capacity of these soils to store C [18, 38, 50–52], the variations in C stocks with land uses will be mainly derived from the biomass. The specific objectives of this study were (i) to fulfill the needs for sub-Saharan Africa data in vegetation and soil C stocks down to 1m deep; (ii) to compare the C stocks in 5 land uses (forest, tree plantations, adult and young palms groves and croplands); and (iii) examine the relationship between forest biodiversity and biomass C stock. Finally, in the conclusion, we shortly considered how the results of the study could provide data and clues for local land use plans and policies.

2.2. Materials and methods

2.2.1. Study area

This study was conducted in the Lama's territory located on the Allada plateau (elevation from 3 to 175 m a.s.l., 6°20' - 6°50' N and 2°00'E) 30-50 km northwest of the economic capital. The region exposes a heterogeneous agricultural landscape, where relics of natural forests, state tree plantations and food crops were mixed with private tree plantations of smallholder farmers, oil palm plantations and pineapple cultivation (Brun et al., 2018; Tchiboza, 2020). The Lama's territory is composed of three municipalities, Allada, Toffo and Zè, located in the Atlantic Department in southern Benin (Figure 9). These three agricultural municipalities cover an area of 150,659 ha out of the 214,000 ha of the plateau. Among the 7 communes of the plateau, these three communes are the most extensive and diversified in terms of agricultural practices (Akoegninou et al., 2006; Akouehou et al., 2013). The study area is located in a tropical savannah zone with dry winter (Aw) according to the Köppen-Geiger climate classification scheme (Rubel & Kottek, 2010). Average monthly temperatures range from 25 to 29 °C. Average annual rainfall is 1100 mm (Assogbadjo et al., 2011). The dominant soil types in the region are Ferrallitic and Ferruginous soils, Vertisols and hydromorphic soils (CPCS, 1967). The Ferrallitic soils, or Ferralsols in the world reference base for soil resources (IUSS, 2015), represent 70% of the soil cover (106,709 ha out of 150,659 ha) in these three municipalities (Azontondé, 1991; Volkoff, 1976). Ferralsols are formed on sandy-clay sediments from the continental terminal, and commonly called "terre de barre". The study focused on these Ferralsols only.

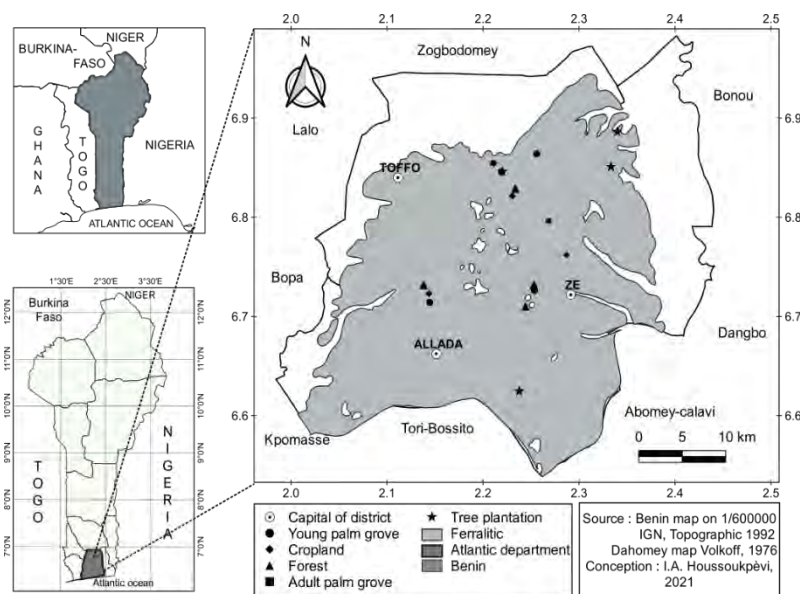


Figure 9: Localisation of the study sites on the Allada plateau (southern Benin).

2.2.2. Land uses

The main land uses on the Allada plateau are (1) forests, (2) tree plantations, (3) adult palm groves, (4) young palm groves, and (5) croplands including annual and biennial crops (Assogba, 2010; Brun et al., 2018; Koussihouèdé et al., 2019; Tchiboza, 2020). To investigate the variability of C stocks under these land uses, the local diversity of plant cover and agricultural practices was explored for each land use.

The forest land use included two types of forest: (i) classified forests, *i.e.* relics of natural forests under the protection of a public structure, and (ii) sacred forests, often smaller forested areas under the protection of local communities. These sacred forests are found throughout the tropical zone and cover 0.16% of Benin's national territory (FAO, 2020). They are used for cultural and traditional religious rituals. These community forests support biodiversity conservation (Savadogo et al., 2017), being refuges for endemic species, and provide many ecosystem goods and services to communities. However, they are sometimes degraded by insufficient management and illegal exploitation (Dudley et al., 2009; Tamalene et al., 2014). In this study, the C stocks were measured in four forests. The part of the classified forest of Niaouli which was located on the plateau in the municipality of Allada and managed by the Niaouli Agricultural Research Centre of the Institut National des Recherches Agricoles du Bénin (INRAB). Three sacred forests located in the villages of Domè-Seko and Koundokpoé (Municipality of Zè) and in the village Damè (Municipality of Toffo) (Table 2).

The tree plantations modalities consist mostly of Teak (*Tectona grandis* L.f.) and Gmelina (*Gmelina arborea* Roxb) plantations. Two types of management were considered: (i) state plantations (that cover 13,000 ha nationally) under government management, in particular by the Office National des Bois (ONAB), and (ii) private smallholder plantations, which are generally small in the study area, about 0.44 ha on average (Atindogbe et al., 2012; FAO, 2020). State teak plantations were established since 1949 mostly after a degraded forest. They are generally managed as even-aged stands for timber production with a revolution of 20 to 60 years (Ganglo et al., 1999). Harvesting is regulated and regeneration is natural. The success of these state plantations has encouraged many landholders and farmers to establish plantations for the production and sale of service wood (posts and poles) with a diameter comprised between 5 and 15 cm (Aoudji et al., 2011, 2012; Atindogbe et al., 2012). These private

smallholder plantations are usually established after annual crops. The revolution is generally very short with a harvest each 5-10 years. In this study, the C stocks were measured in 4 tree plantations: (i) two state teak plantations, 5 and 21 years after the last harvest, located in the Djigbé sector (Zè municipality); (ii) two private plantations, one of teak and one of Gmelina, 10 and 5 years after last harvest respectively (Table 2).

The Atlantic department on the Allada plateau of Benin is recognized for its high number of oil palm trees, *Elaeis guineensis* Jacq (Assogba, 2010). During the first 6 years of the plantation, annual crops occupy the space between the young and non-exploited palms. This temporary agroforestry system is motivated by the lack of arable land for smallholder who usually farm less than 5 ha (Adje & Adjadi, 2001; Aholoukpè, 2013; Akouehou et al., 2013; Nchanji et al., 2016). In the study area, young palms are mostly associated to crops such as maize (83%), tomato (29%), pineapple (25%) and cassava (23%) (Koussihouèdé et al., 2019). In this study, C stocks were measured in four young palm groves under temporary agroforestry and in three adult palm groves. The four selected young palm plantations are at the end of their immature phase (ca 5 years) and associated with maize, pineapple, tomato or cassava. The three selected adult palm groves (10-12 years old) have supported maize, pineapple, or cassava crops at their young age (Table 2). As tomato cultivation is recent, we did not find any adult palm groves whose immature phase had been associated with tomato cultivation.

The local croplands are mainly cultivated with maize (*Zea mays*), pineapple (*Ananas comosus*), cassava (*Manihot esculentus*) and tomato (*Solanum lycopersicum*) (Allé et al., 2013; Koussihouèdé et al., 2019). These crops are mainly rainfed. Before each cropping season, farmers clear the land, often by slash and burn. Fallow is rarely practiced in the study area due to the expanding population (Brun et al., 2018; Tchibozo, 2020) and the limit access to land. The soil is manually tilled to a maximum depth of 20 cm using hoes. Mineral fertiliser application is low for food crops such as maize and cassava, but can be high in the form of urea and NPK fertiliser (14-23-14) for cash crops: about 159 kg N ha⁻¹, 49 kg P ha⁻¹ and 34 kg K ha⁻¹ split into two applications for tomato, and 480 kg N ha⁻¹, 70 kg P ha⁻¹ and 93 kg K ha⁻¹ split into three or four applications for pineapple (Koussihouèdé et al., 2020). Some producers return crop residues to the soil after harvest, especially for tomato and pineapple (Sossa et al., 2014). This study considers 4 fields under common practices with either maize, pineapple, tomato or cassava (Table 2).

Thus, 19 plots on Ferralsols and under the main land uses and management options founded in the three municipalities of Allada, Zè and Toffo were selected (Table 2). The age of the land use (plantation, forest, cultivation) and of the agricultural practices (harvesting, establishment of cassava, tomato or pineapple crops) were indicated in Table 2 when information are available.

Tableau 2: Sampling design and number or replicates per plots by land uses and practices for vegetative

Land use	Sites	Area (ha)	Municipality	Land use age (years)	Practices age (years)	Tree measures	Soil and litter replicates per plot
Forests							
<i>Classified</i>	Niaouli	75.5	Allada	>50	-	7 plots*	35
<i>Sacred</i>	Damè	11	Toffo	>50	-	5 plots*	25
<i>Sacred</i>	Domè sèko	5	Zè	>50	-	2 plots*	10
<i>Sacred</i>	Koundokpoé	2	Zè	>50	-	2 plots*	10
Tree plantations							
<i>State</i>	Teak	45	Zè	65	5	6 plots*	30
<i>State</i>	Teak	24	Zè	65	21	5 plots*	25
<i>Private</i>	Teak	0.5	Toffo	-	10	2 plots*	10
<i>Private</i>	Gmelina	1	Allada	-	5	2 plots*	10
Adult palm groves[§]							
	Maize	1	Allada	-	10	20 trees	16
	Pineapple	3	Zè	-	12	20 trees	25
	Cassava	2.5	Toffo	-	12	20 trees	22
Young palm groves^{§§}							
	Maize	0.5	Toffo	-	<5	20 trees	10
	Pineapple	1	Zè	-	<5	20 trees	15
	Cassava	0.8	Toffo	-	<5	20 trees	10
	Tomato	0.5	Allada	-	<5	20 trees	10
Croplands							
	Maize	0.8	Zè	-	4		10
	Pineapple	1.5	Toffo	-	5		12
	Cassava	0.5	Toffo	-	2		10
	Tomato	1.5	Allada	-	3		12

* Square plots of 0.25 ha

§ Adult palm trees that were associated with Maize, Pineapple or Cassava at their young stage,

§§ Young palm trees that are currently associated with Maize, Pineapple, Cassava or Tomato

2.2.3. Vegetation data and soil sample collection

The collection of soil samples and field data were carried out between August and September 2019. The vegetation and dendrometric data required for the estimation of biomass were collected on 20 trees in the adult and young palm plots and on 0.25 ha square plots in each forest and tree plantation sites (Assefa et al., 2013; Salako et al., 2013; Thiombiano et al., 2015). The number of square plots (Table 2) depends on the

size of the study site (Chave et al., 2004; GFOI, 2013). The dendrometric data collected were the tree stem height (H) and the tree diameter measured at 1.3 m above the floor (D130) in the studied tree plantations. For adult palms, in addition to H and diameter (measured for this species at 1.5 m height ; D150), trunk cores and leaf samples were taken to assess trunk density at 1.5 m and rachis dry biomass of leaf in rows 17, 21 and 25 (Aholoukpè et al., 2018). For young palms, only H was measured. All these data are necessary to run existing allometric models and estimate biomasses (Table 3).

The litter and soil samples were collected in five quadrats of 1 m² along the diagonal of each 0.25 ha square plots in the forests and forest plantations. In the palm groves and cropping systems, 10 to 25 quadrats of 1 m² were collected depending on the size of the plots (Table 2). In each 1 m² quadrat, soil sampling was carried out at the following depths: 0 - 10 cm, 10 - 30 cm, 30 - 50 cm, 50 - 100 cm. To reduce the number of analyses while considering the heterogeneity of the plots, five composite of soil samples per depth per site were performed. In adult palm groves, to ensure that the high heterogeneity associated with pruning leaf swaths, representative of 10% of the plot (Aholoukpè, 2013), was taken into account, soils were also sampled from swaths (5 additional quadrats per plot).

The soil bulk density (BD) was measured at 0 - 10 cm, 10 - 30 cm, 30 - 50 cm, 50 - 100 cm depth on each plot using the cylinder method (100 cm³) (Blake & Hartge, 1986). The Ferralsols of the Allada plateau do not contain gravels and stones > 2 mm (Azontondé, 1991), so the soil BD was calculated as the dry weight (105°C) of the soil divided by the volume of the sample (g.cm⁻³).

Tableau 3: Equations used in the calculation of the biomass density of the different pools

Variables	Unit	Formulas	Sources
Forest and plantation			
Stem biomass in the plot (B_{stemp})	kg DM/0.25 ha	$B_{stemp} = \sum_{ij} (B_{smi} + B_{gmj})$ with B_{smi} = biomass stock of p plot derived from specific model for i species (kg DM) and B_{gmj} = biomass stock of p plot derived from generic model for j species (kg DM)	(G. H. S. Guendehou & Aleksi, 2014)
Forest and plantation biomass (B)	Mg ha ⁻¹	$B = B_{stemp} \times BEF \times (1 + R)$ with B_{stemp} = Stem biomass in the plot (Mg ha ⁻¹) ; with BEF = biomass expansion factor : 3.4 and R = root-to-shoot ratio at 0.24 for broadleaf tropical forest (with D130 > 10 cm)	(IPCC, 2019a)
Oil palm groves			
Aboveground biomass of young oil palm groves (AGB)	kg	$AGB = 0.0976 \times H + 0.0706$ with H = tree height (m)	(Dewi et al., 2009)
Mean biomass of an individual mature frond of an adult oil palm (MDW)	kg	$MDW = 1.147 + 2.135 \times [1/3 \times (DW_{rachis17} + DW_{rachis21} + DW_{rachis25})]$ with DW_{rachis} = dry weight of rachis of leaf 17, 21 and 25 respectively.	(Aholoukpè, Dubos, et al., 2013)
Dry weight of rachis (DW_{rachis})	kg	$DW_{rachis} = 1.133 \times \left(\frac{DW_{frag}}{L_{frag}}\right) \times L_{rachis}$ with DW_{frag} = dry weight of a fragment take on the rachis (kg); L_{frag} = fragment length (m) and L_{rachis} = rachis length (m).	(Aholoukpè, Dubos, et al., 2013)
Stem biomass of an adult palm (SAGB)	kg	$SAGB = SLD_{150} \times H33 + (2 \times SLD_{150} + 570 \times S_{150} - 160) \times C_{curv}$ with SLD_{150} = stem linear density at 1.5 m height, S_{150} = stem section at 1.5 m height and C_{curv} = coefficient linked to the variation of the SLD along the stem (H33 in m).	(Aholoukpè et al., 2019)
Stem section at 1.5 m height (S_{150})	m ²	$S_{150} = 3.14 \times \left(\frac{D_{150}}{2}\right)^2$ with D150 = Diameter at 1.5m height (in m).	(Aholoukpè et al., 2018)
Stem linear density at 1,5 m height (SLD_{150})	Kg m ⁻¹	$SLD_{150} = S_{150} \times Core\ density\ (1.5\ m)$ with core density (in kg m ⁻³)	(Aholoukpè et al., 2018)
Coefficient linked to the variation of the SLD along the stem (C_{curv})		$C_{curv} = 0.84 \times [\ln(1+H33/0.6) - H33/2.1]$ with H33= Tree height measured at 33 th leaf level (m)	(Aholoukpè et al., 2018)
Belowground biomass of oil palm groves (BGB)	Mg ha ⁻¹	$BGB = AGB \times 0.235$ with AGB = aboveground biomass (Mg ha ⁻¹)	(Mokany et al., 2006)
Necromass (NM)	Mg ha ⁻¹	$NM = B \times 0.09$ with B = total biomass (Mg ha ⁻¹)	(FAO, 2010)
Litter biomass (LB)	Mg ha ⁻¹	$LB = (WT \times SDW)/100$ with WT = total weight of litter and SDW = Dry matter obtained from the oven-dried litter sample	(UNFCCC, 2013)

2.2.4. Soil analysis and soil carbon stock calculation

The collected soil samples were air-dried and sieved to 2 mm before analysis. Soil pH was determined in water:soil (2:1) suspension (Miller & Kissel, 2010). Available phosphorus (P) was determined by Bray-1 extraction followed by molybdenum blue colorimetry (Frank et al., 1998). Total carbon and nitrogen contents were determined by total dry combustion of a finely crushed sample aliquot (< 200 μm) using an elementary analyser (Thermo flash 2000 CN analyzer, Milan, Italy). As there is no carbonates in these soils, total C is SOC. Soil texture was determined by the Robinson pipette method (Gee & Bauder, 1986).

The SOC stocks were calculated on each of the sampled soil layers based on IPCC procedures (Gelaw et al., 2014; IPCC, 2019a), with equation 1 :

$$\text{Equation 1: } C \text{ stocks (Mg C ha}^{-1}\text{)} = 0.1 \times C \times BD \times T$$

Where, C is the SOC content (g C kg^{-1} soil); BD is the soil bulk density (g cm^{-3}) and T is the thickness of the soil layer (cm). Calculations of stocks at greater depths were done by adding up the corresponding soil layers. The comparisons of SOC stocks between land uses were done on equivalent soil thickness basis or on equivalent soil mass basis (ESM). Bulk density was used to calculate the soil mass, *i.e.* 4000, 11000 and 15000 Mg ha^{-1} for approximately 0-30, 30-100 and 0-100 cm depth (Equation 2).

$$\text{Equation 2: } ESM \text{ (Mg ha}^{-1}\text{)} = 100 \times BD \times T$$

Where, BD is the soil bulk density (g cm^{-3}) and T is the thickness of the soil layer (cm).

For soils under adult palm groves, stocks per hectare were calculated from the carbon content under the swaths for 10% of the plot surface and outside the swaths for the remaining 90%.

2.2.5. Biomass and litter estimation and biomass carbon stock calculation

Woody biomass, necromass and litter (grasses and plant debris) estimations were carried out for forest, tree plantations, adult and young palm groves. Above- and below-ground biomasses of trees were estimated using equations detailed in Table 3, and expressed as dry matter (DM).

In forests, an inventory of the tree species in each plot was carried out. In the Niaouli forest managed by INRAB, the species of most of the trees were labelled. For unlabelled trees and in sacred forests, species were determined using the Benin analytical flora (Akoegninou et al., 2006). In forest and tree plantations, stem or trunk biomasses were estimated using species-specific biomass models when available or

generic models if not (Goussanou et al., 2016; Guendehou et al., 2012; Kora et al., 2018). These models were fed with measured H and D130 values (Supplementary Material 1). The above and belowground biomass (B) were calculated using the stem biomass of the trees (Table 3). The biomass expansion factor (BEF) used to estimate forest and plantation biomass was the BEF values for tropical broadleaf forests established by the IPCC, (2003, 2006) in the good practice guidance for land use, land use change and forestry. The value of 3.4 adapted to growing stock biomass in the forest or plantation stands was used. We considered that forests and plantation are dynamic due to regular logging or natural tree falls. Indeed, in the forests illegal logging activities are frequent, especially in the sacred forests. In state-managed plantations, logging is regulated and regular, whereas in private plantations logging is not controlled.

For young palm groves (< 6 years), the aboveground biomass (AGB) of each palm was calculated from H (Table 3). In adult palm groves, AGB of each palm was calculated by adding the biomass of the mature fronds (MDW) and the stem biomass (SAGB) (Table 3) The belowground biomass (BGB) of young or adult palms (Table 3) was estimated from the AGB (Mokany et al., 2006). The biomass (B) is the sum of AGB and BGB and then scaling up using the density of palms of 143 ha⁻¹ reported for the area (Koussihouèdé et al., 2020).

For logistic reasons, the dead biomass or necromass (NM) of forests and tree plantations were not measured but calculated from the biomass (B) by an equation established in tropical forest (Table 3). In palm groves, there were hardly no dead trees, so NM was considered negligible.

The method used for biomass in litter was the full collection of litter (Ouedraogo et al., 2019; Santi, 2011; Ye et al., 2016) according to the guidelines of the UNFCCC (2013). In each 1m² quadrat, weeds and plant debris were collected and weighed after drying at 65°C. In the rows of adult palm groves, the biomass of pruning leaves in swath was also estimated. The litter biomass (LB) was calculated using the equation mentioned in Table 3.

The carbon stocks of the vegetation compartments (above- and belowground biomass (B); necromass (NM); litter biomass (LB) were estimated from equation 3 (IPCC, 2019a; Walker et al., 2012) :

$$\text{Equation 3 : } [Biomass\ carbon\ stock\ (Mg\ C\ ha^{-1})] = [Biomass\ (Mg\ ha^{-1})] \times 0.47$$

2.2.6. Carbon stock variability analysis

Standard deviation and the coefficient of variation (CV) were used to assess the variation in the C stock of each C pool within each land use. The variability of biomass (B) and the associated C stock within forests and tree plantations were analysed with the structure of the stands, *i.e.* tree density, basal area, D130, and biodiversity indices, *i.e.* species richness (S), Shannon diversity index (H) and Pielou evenness (Eq). (Dayamba et al., 2016; Goussanou et al., 2018).

The trees in each 0.25 ha square plot were classified into five D130 classes: ≤ 15 , 15-30, 30-45, 45-50, ≥ 50 cm. The densities of each D130 class (trees ha⁻¹) were calculated in forest and tree plantations. Basal area (m² ha⁻¹) is the sum of the cross-sectional areas at 1.3 m above ground level of each trees (Bonou et al., 2009).

The species richness (S) of a stand is the number of species counted in that stand (**Annex 1**). The Shannon index (H) was calculated using equation 4 (Magurran, 1988). This specific diversity index takes into account the number of species present and the distribution of the population within these species.

Equation 4 : $H = -\sum \left(\frac{n_i}{N}\right) \text{Log}_2\left(\frac{n_i}{N}\right)$, where n_i is the number of individuals for the i species; N the total number of individuals of all species.

The Pielou evenness (Eq), calculated with equation 5, expresses the distribution of species within a stand (Magurran, 1988). This index varies from 0 to 1. Equal to 1, each species has identical abundances in the stand. Equal to 0, a single species dominates the entire stand. Both indices were measured on a 0.25 ha plot.

Equation 5: $= H/\log_2 S$; where S is the total number of species, and H the Shannon index.

2.2.7. Data analysis

For each studied variable, a statistical analysis was carried out with the R software version 3.6.3 (R Development Core, 2020) to assess the effect of land use on these variables. The general linear mixed effect model was used to test the difference between land uses depending on soil depths. Post-hoc comparisons of means tests were performed for the independent factor (land use) using the Tukey-HSD test at the 5% probability level. Pearson correlations of forest and plantation biomass C stocks with basal area, tree density of D130 >30 cm and Shannon biodiversity index were

performed using the "chart.correlation" function of the PerformanceAnalytics package (Peterson et al., 2018).

2.3. Results

2.3.1. Basic soil properties

Soil textures were not significantly different between the land uses ($p > 0.05$, Table 4). Soils were sandy with more than 750 g sand kg^{-1} soil at the surface and slightly less sand in depth. The soils studied were acidic, with low pH values (5.5 to 5.8). Only the soils under tree plantations are slightly less acidic (pH = 6.2) at the surface (0-10 cm).

Bulk density (BD), available phosphorus (P), total nitrogen (N), soil organic carbon (SOC) and soil C:N ratio were significantly ($p < 0.001$) affected by land use regardless of sampling depth (Table 4).

Soil BD values were slightly higher under crops than under palm trees at the surface (0 - 10 cm), but at the depth 50-100 cm, BD of soils under adult palm plantations were higher than under crops. The BD of soils under forest and plantations were more variable and globally not significantly different from values of other land uses.

The SOC and N contents were higher under forest than under other land uses at all depths except 50-100 cm for the SOC. Unexpected slightly higher SOC contents in croplands and adult palm plots were observed. Soil texture did not explain SOC contents differences observed between land uses. Fine particles (0-20 μm) contents were not correlated to SOC contents in topsoils (0-30 cm) but did at depth (30-100 cm) (Annexes 3 and 4). Soil C:N ratios was sometimes statistically different between land use, slightly higher under forest and tree plantations but the differences were generally less than 1.5 units. Available P levels was higher in croplands soils than in young palm groves, from +1 to nearly +3 mg P kg^{-1} soil, but only at the surface and probably due to the mineral fertilisation applied to the crops.

Tableau 4: Physico-chemical properties of soils (mean \pm standard deviation)

Soil properties	Soil depth (cm)	Forests n = 20	Plantations n = 20	Adult palm n = 15	Young palm n = 20	Croplands n = 20
Sand (g kg ⁻¹)	0-10	757 \pm 38 a	767 \pm 29 a	838 \pm 46 a	833 \pm 27 a	773 \pm 66 a
	10-30	753 \pm 53 a	778 \pm 30 a	826 \pm 56 a	809 \pm 31 a	747 \pm 68 a
	30-50	657 \pm 61 a	681 \pm 81 a	656 \pm 37 a	697 \pm 34 a	659 \pm 64 a
	50-100	542 \pm 60 a	602 \pm 94 a	584 \pm 50 a	568 \pm 40 a	615 \pm 39 a
Silt (g kg ⁻¹)	0-10	125 \pm 27 a	166 \pm 26 a	68 \pm 36 a	75 \pm 29 a	135 \pm 61 a
	10-30	114 \pm 27 a	134 \pm 27 a	65 \pm 39 a	61 \pm 18 a	122 \pm 61 a
	30-50	151 \pm 35 a	171 \pm 46 a	167 \pm 14 a	124 \pm 34 a	172 \pm 45 a
	50-100	215 \pm 41 a	225 \pm 53 a	179 \pm 34 a	203 \pm 29 a	180 \pm 23 a
Clay (g kg ⁻¹)	0-10	103 \pm 27 a	63 \pm 18 a	79 \pm 17 a	72 \pm 8 a	78 \pm 10 a
	10-30	128 \pm 33 a	85 \pm 25 a	88 \pm 22 a	111 \pm 16 a	115 \pm 13 a
	30-50	181 \pm 28 a	138 \pm 39 a	160 \pm 30 a	170 \pm 24 a	151 \pm 27 a
	50-100	234 \pm 28 a	158 \pm 47 a	213 \pm 27 a	214 \pm 30 a	189 \pm 22 a
Bulk density (g cm ⁻³)	0-10	1.3 \pm 0.02 ab	1.3 \pm 0.02 ab	1.3 \pm 0.01 b	1.3 \pm 0.02 b	1.4 \pm 0.01 a
	10-30	1.4 \pm 0.02 ab	1.4 \pm 0.02 a	1.4 \pm 0.01 b	1.4 \pm 0.02 ab	1.4 \pm 0.02 a
	30-50	1.5 \pm 0.02 b	1.5 \pm 0.01 b	1.6 \pm 0.01 a	1.5 \pm 0.02 b	1.5 \pm 0.02 b
	50-100	1.6 \pm 0.01 b	1.6 \pm 0.01 b	1.7 \pm 0.03 a	1.6 \pm 0.02 b	1.6 \pm 0.01 b
pH	0-10	5.8 \pm 0.1 b	6.2 \pm 0.2 a	5.6 \pm 0.1 b	5.6 \pm 0.1 b	5.5 \pm 0.1 b
	10-30	5.4 \pm 0.2 a	5.6 \pm 0.2 a	5.6 \pm 0.1 a	5.3 \pm 0.1 a	5.3 \pm 0.2 a
	30-50	5.1 \pm 0.2 a	5.1 \pm 0.2 a	5.5 \pm 0.1 a	5.2 \pm 0.1 a	5.2 \pm 0.1 a
	50-100	4.9 \pm 0.2 a	4.7 \pm 0.2 a	5.2 \pm 0.1 a	4.9 \pm 0.1 a	4.9 \pm 0.1 a
Extractable Phosphorus (mg kg ⁻¹ soil)	0-10	4.5 \pm 0.2 c	4.3 \pm 0.4 c	3.7 \pm 0.1 c	5.5 \pm 0.3 b	7.4 \pm 0.3 a
	10-30	3.1 \pm 0.2 b	3.7 \pm 0.5 ab	3.1 \pm 0.2 b	4 \pm 0.1 a	4.1 \pm 0.4 ab
	30-50	2.6 \pm 0.3 a	3.1 \pm 0.5 a	3.2 \pm 0.1 a	3.1 \pm 0.1 a	2.6 \pm 0.2 a
	50-100	2.5 \pm 0.2 b	3.3 \pm 0.4 ab	3.5 \pm 0.1 a	2.3 \pm 0.2 b	2.6 \pm 0.2 b
Total Carbon (g C kg ⁻¹ soil)	0-10	19 \pm 1.1 a	12.5 \pm 0.6 b	9.1 \pm 0.6 c	8.8 \pm 0.4 c	9.1 \pm 0.8 c
	10-30	6.4 \pm 0.3 a	5.2 \pm 0.3 b	4.2 \pm 0.2 c	4.3 \pm 0.3 c	6.1 \pm 0.7 ab
	30-50	3.9 \pm 0.2 a	3.5 \pm 0.3 ab	3.6 \pm 0.3 a	2.9 \pm 0.1 b	4.2 \pm 0.3 a
	50-100	3.5 \pm 0.2 bc	3.1 \pm 0.2 cd	3.7 \pm 0.2 ab	3.0 \pm 0.1 d	3.9 \pm 0.2 a
Total Nitrogen (g N kg ⁻¹ soil)	0-10	1.84 \pm 0.15 a	1.08 \pm 0.05 b	0.73 \pm 0.04 c	0.69 \pm 0.03 c	0.7 \pm 0.06 c
	10-30	0.79 \pm 0.09 a	0.52 \pm 0.02 b	0.41 \pm 0.01 c	0.42 \pm 0.02 c	0.51 \pm 0.04 b
	30-50	0.49 \pm 0.02 a	0.44 \pm 0.02 ab	0.4 \pm 0.01 bc	0.37 \pm 0.01 c	0.43 \pm 0.02 b
	50-100	0.48 \pm 0.02 a	0.43 \pm 0.01 bc	0.45 \pm 0.01 ab	0.41 \pm 0.01 c	0.43 \pm 0.01 bc
C-to-N ratio	0-10	12.7 \pm 0.1 a	13 \pm 0.3 a	11.2 \pm 1.1 b	12.6 \pm 0.4 a	11.6 \pm 0.1 b
	10-30	10.2 \pm 0.4 b	11.8 \pm 0.4 a	8.8 \pm 0.5 c	10.2 \pm 0.4 b	9.9 \pm 0.3 b
	30-50	7.9 \pm 0.3 b	9.7 \pm 0.3 a	7.9 \pm 0.2 b	8.9 \pm 0.5 b	7.8 \pm 0.4 b
	50-100	7.5 \pm 0.2 bc	9.2 \pm 0.2 a	7.2 \pm 0.2 c	8.2 \pm 0.4 b	7.2 \pm 0.4 bc

Means that do not share a letter are significantly different between land uses for the same soil depth ($p < 0.05$)

2.3.2. Soil organic carbon stock

For the 0-30 cm soil layer, the SOC stocks were significantly ($p < 0.001$) higher in forests than in tree plantations, croplands, or young and adult palm groves (Table 5). Within this layer, the SOC stocks were not significantly different ($p > 0.05$) between tree plantations and croplands. Considering the 30 - 100 cm layer, the SOC stocks in the young palm groves were significantly lower ($p < 0.001$) than in the other land uses. The highest SOC stock values at this depth were observed in croplands and the lowest in young palm groves and tree plantations, with significant differences ($p < 0.01$) between these sites. On the other hand, no clear difference (at $p > 0.05$) between SOC stocks in forests, adult palm groves, tree plantations and cropland were found at this soil depth. Looking at the soil profile from 0 to 100 cm depth, the SOC stock was significantly ($p < 0.001$) higher in forests compared to other land uses. The lowest value was observed in young palm groves. The largest difference in carbon stocks was thus measured between forest and young palm groves and was only 28.3 Mg C ha⁻¹ over 0 - 100 cm or 27.8 Mg C ha⁻¹ for an equivalent soil mass in both land uses of ca. 15000 Mg ha⁻¹.

Tableau 5: Soil organic carbon stock (SOC, mean \pm standard deviation) and equivalent soil mass

	Land Use				
	Forest	Tree plantations	Adult palm	Young palm	Croplands
Equivalent soil thickness basis					
0-30 cm	43 \pm 1.9a	31.4 \pm 1.2b	22.8 \pm 1.1c	23.1 \pm 1.3c	30.5 \pm 2.8b
30-100 cm	40 \pm 1.8ab	35.4 \pm 2.4b	41.9 \pm 2ab	32.4 \pm 1c	43.2 \pm 1.7a
0-100 cm	82.5 \pm 2.4a	68.4 \pm 2.7bc	64.7 \pm 2.7c	54.2 \pm 2d	75.9 \pm 4.5b
Equivalent soil mass basis					
4000 Mg ha ⁻¹	41.9 \pm 1.8a	30.3 \pm 1.2b	23 \pm 1.1c	22.9 \pm 1.3c	28.8 \pm 2.6b
11000 Mg ha ⁻¹	40.3 \pm 1.8ab	35.8 \pm 2.4b	40.1 \pm 1.9ab	32.8 \pm 1c	44.4 \pm 1.7a
15000 Mg ha ⁻¹	82.4 \pm 2.4a	68.3 \pm 2.7bc	62.8 \pm 2.6c	54.2 \pm 2.0d	75.9 \pm 4.5b

Means that do not share the same letters in a row are significantly different ($p < 0.05$).

2.3.3. Biomass carbon stocks

Woody biomass (i.e. aboveground and belowground), necromass and litter biomass varied significantly ($p < 0.001$) with land use (Table 6). Forests had the highest biomass and necromass stocks, while adult palm groves had the highest litter stock. Forests stored about 2 times more carbon in biomass than tree plantations (+ 139 Mg C ha⁻¹), 3.5 times more than adult palm groves and 5.8 times more than young palm groves (Table 6). Noticeably, the litter in adult palm groves constituted a significant C

stock of 11.2 Mg C ha⁻¹ much higher than that in the forest, tree plantations or croplands.

Tableau 6: Biomasses and derived carbon stocks (mean values ± standard deviation) of plant compartments (woody biomass, necromass, and litter)

Pools	Land use				
	Forests	Tree Plantations	Adult palm	Young palm	Croplands
Biomass <i>in Mg ha⁻¹</i>	592.8±114.8 a	296.8±70.5 b	166.1±11.7 c	102.6±2.3 d	-
<i>in Mg C ha⁻¹</i>	278.6±54.0 a	139.5±33.1 b	78.1±5.5 c	48.2±1.1 d	-
Necromass <i>in Mg ha⁻¹</i>	53.4±10.3 a	26.7±6.3 b	-	-	-
<i>in Mg C ha⁻¹</i>	25.1±4.9 a	12.6±3 b	-	-	-
Litter <i>in Mg ha⁻¹</i>	6.1±0.4 b	7.6±0.7 b	23.9±1.7 a	3.1±0.4 c	2.7±0.4 c
<i>in Mg C ha⁻¹</i>	2.9±0.2 b	3.6±0.3 b	11.2±0.8 a	1.5±0.2 c	1.3±0.2 c

Means that do not share the same letters in a row are significantly different ($p < 0.05$).

2.3.4. Total carbon stock distribution in the carbon pools of each land use

The total C stock, *i.e.* the C stock contained in all vegetation compartments and the first meter of soil, decreased in the following order : Forests > Tree plantations > Adult palm groves > Young palm groves > Croplands, with values of 389 ± 54, 222 ± 33, 154 ± 6, 105 ± 2, 77 ± 3 Mg C ha⁻¹ respectively (Figure 10). Forests stored approximately 1.75 times more than tree plantations, 2.5 times more than adult palm plantations, and 5 times more than croplands. Adult palm groves stored 2 times more carbon than croplands (Figure 10). Except for soils under croplands and to some extent young palm groves, a large majority of the C stock was contained in the living plant biomass. In forest, plantation and adult palm groves, the biomass C stock represented 72%, 63% and 51% of the total C stock respectively (Figure 10). In the young palm groves and croplands, C stocks were mainly in the soil (0-100 cm depth) which contained 54% and 98% of total C stocks respectively. Differences in C stocks between land uses were mainly explained by differences in C stocks in the woody biomass.

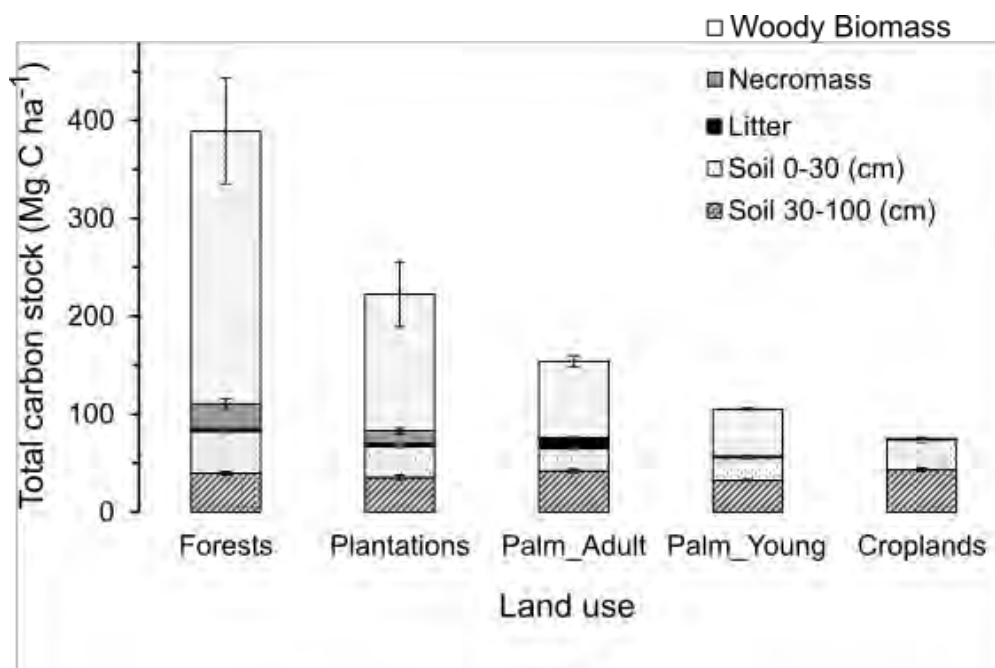


Figure 10: Total carbon stocks and their distribution across the different carbon pools in the different land uses (error bars are standard deviation)

2.3.5. Carbon stock variability in each land use

The C stocks were more variable in biomass and necromass in the forests and in the tree plantations than in the litter and soil (Table 7, and see standard deviation of C stocks in tables 5 and 6). The C stock variations were greater in tree plantations and forests than in both palm groves and croplands. This is due to the variations in biomass C stocks, for example as assessed by the standard deviations that varied in the order: Forests > Plantations > Adult palm groves > Young palm groves with respectively the values of 54.0 > 33.1 > 5.5 > 1.1 Mg C ha⁻¹ (Table 6). By contrast, the variation in C stocks in soils and litter in the young palm groves and in the croplands presented higher coefficient of variation than in the other land uses (Table 7).

Tableau 7: Coefficient of variation (%) of the C stocks by pools and land uses

Land cover	Woody Biomass	Necromass	Litter	Soil
Forests	19	19	7	3
Tree plantations	24	24	9	4
Adult palm	7	-	7	4
Young palm	2	-	12	4
Croplands	-	-	15	6

2.3.6. Biodiversity and structure of forests and tree plantations

The species richness was two times higher in the classified Niaouli forest than in the sacred forests (Table 8). In addition, the Niaouli forest showed more diverse species communities than the sacred forests (high Shannon index, Table 8). In contrast to the Shannon index, the Pielou's evenness index revealed no clear difference between the classified Niaouli forest and the sacred forests (Table 8). The species were quite uniformly distributed among all the forests studied. Tree densities were higher in the tree plantations (166 - 469 trees ha⁻¹) than in the forests (69-146 trees ha⁻¹). However, forests, especially classified Niaouli forest and the sacred forest of Koundokpoe, had higher tree densities in DBH classes > 50 cm (Table 9). Basal areas were highly variable and generally higher under forest (6 - 48 m² ha⁻¹) than under tree plantation (5-18 m² ha⁻¹). However, the 21-year-old teak plantation had notably a high basal area (18 m² ha⁻¹; Table 8). The biomass C stocks of forests and tree plantations were correlated with basal area and with the density of trees with DBH >30 cm (Figure 11). The biomass C stocks in the forests were also correlated with the Shannon biodiversity index (Figure 11).

Tableau 8: Distribution of tree density (number ha⁻¹) according to diameter at 1.3 m, i.e. D130 classes (cm) for the forest and tree plantations

Land use	D130 classes (cm)				
	<15	15-30	30-45	45-50	>50
Classified forest of Niaouli	0	17	11	2	116
Sacred forest of Dome seko	18	26	44	0	14
Sacred forest of Dame	6	32	19	4	8
Sacred forest of Koundokpoe	4	22	20	0	46
21 years_old state teak plantation	166	201	90	0	2
5 years-old state teak plantation	319	54	2	0	0
10 years-old private teak plantation	8	158	6	0	0
5 years-old private Gmelina plantation	38	124	2	0	2

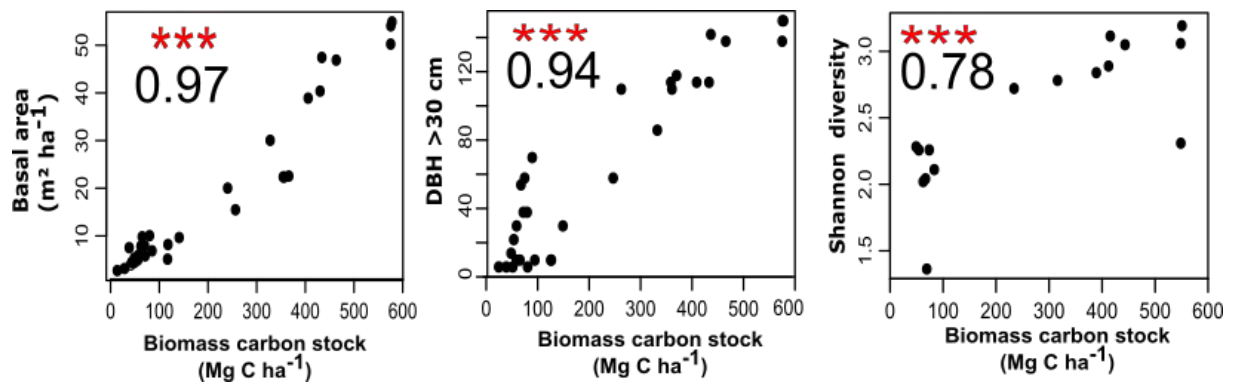


Figure 11: Correlation between biomass C stocks with basal area, density of trees with diameter at 1.3 m (D130) >30 cm and Shannon index

On top the coefficient of determination (R^2) and stars indicates that the p-value (Pearson's test) is less than 0.001 for the correlation between the biomass carbon stock and the others factors.

Tableau 9: Biodiversity and structure of the forests (all > 50 years-old) and the tree plantation (of different ages) (mean values \pm standard deviation)

Parameters	Forests				Tree plantations			
	Niaouli (classified)	Domè Seko (sacred)	Damè (sacred)	Koundokpoé (sacred)	21 years- old State teak	5 years- old State teak	10 years-old Private teak	5 years-old Private gmelina
Tree density (tree ha ⁻¹)	146 \pm 13	102 \pm 20	69 \pm 10	92 \pm 23	459 \pm 87	375 \pm 22	172 \pm 51	166 \pm 93
Species richness	14	6	7	8	1	1	1	1
Shannon diversity (H)	2.92 \pm 0.3	1.74 \pm 0.53	2.17 \pm 0.13	2.75 \pm 0.04	-	-	-	-
Pielou evenness (Eq)	0.88 \pm 0.06	0.75 \pm 0.1	0.88 \pm 0.01	0.92 \pm 0.01	-	-	-	-
Basal area (m ² ha ⁻¹)	47.5 \pm 6.2	9.9 \pm 0.2	6.3 \pm 1.5	25.1 \pm 7.1	18.5 \pm 2.6	4.9 \pm 0.5	6.7 \pm 1.5	5.1 \pm 2.4
Biomass (Mg ha ⁻¹)	1052.2 \pm 62. 8	154.2 \pm 16	120.2 \pm 9.0	604.4 \pm 92.9	627.6 \pm 92.3	117.2 \pm 17. 6	249.8 \pm 0.9	55.2 \pm 26.
Biomass carbon stock (Mg C ha ⁻¹)	494.6 \pm 29.5	72.5 \pm 7.5	56.5 \pm 42.3	284.1 \pm 43.7	295.0 \pm 43.4	55.1 \pm 8.3	117.4 \pm 0.4	26.0 \pm 12.2

2.4. Discussion

2.4.1. Soil carbon stock down to 1m deep

The highest SOC stocks (0-30 cm) in forests compared to other land uses are consistent with other studies on similar soil types. This is attributed on one hand to the high biomass production resulting from the large amount of vegetation under the forest canopy (Styger et al., 2009) and on the other hand to the contribution of decaying tree leaves, shoots and roots to the soil (Mokany et al., 2006; Morais et al., 2019). The difference in soil C stock between forests and tree plantations could be due to the large layers of litter and organic inputs from plant biomass and dead roots available in forests (Gelaw et al., 2014). However, in our study only the woody necromass and not the litter biomass were higher in forests compared to tree plantations. It can be explained by the forest aged more than 50 years while tree plantations ranged from 5 to 21-years-old during which organic matter decomposed and accumulated. Besides, the higher plant diversity in forest could enrich the soil with a diversity of organic carbon inputs that contribute to favour the SOC stock (Jadán et al., 2015; N’Gbala et al., 2017). At a depth of 0-30 cm, the SOC stocks were similar in tree plantations and croplands, while palm groves had lower stocks. These differences remain moderate and less than 10 Mg C ha⁻¹ (Table 5). These differences could be partly explained by a slightly higher equivalent soil mass at 0-30 cm in the croplands, i.e. for an equivalent soil mass basis of 4230 Mg soil ha⁻¹, compared to the palm groves, i.e. for an equivalent soil mass basis of 3960 Mg soil ha⁻¹, and by the crop rotation or the organic management of the fields. Although the soils of cropland store few amount of C per hectare, the promotion of organic input management practices and nutrient recycling such as the return of crop residues or pruning leaves should be promoted to sustain soil fertility, agricultural production and carbon sequestration (Smith, 2016).

With differences of less than 10 Mg C ha⁻¹, SOC stocks appear to be little affected by the land use at higher depths (30-100 cm) (Table 5). The slightly higher stocks observed in cropland and adult palm groves at 30-100 cm could be explained by higher soil bulk density in cropland and palm groves (Abera & Wolde-Meskel, 2013; Gelaw et al., 2014; Hounkpatin et al., 2018). Soil texture did not explain SOC contents differences observed between land uses. There was no significant difference of clay contents between land use and the range of soil texture (25-300 g clay kg⁻¹ soil) was covered for all land uses at each depth (Annexes 3 & 4). In cropland the unexpected slightly higher SOC contents at 30-100 cm could be derived from previous land uses

or accumulated charcoal from regular slash and burn practices (Olorunfemi, Fasinmirin, & Akinola, 2018).

In line with results obtained in the 0-30 and 30-100 cm soil layers, the SOC stocks in the first meter of soil appeared slightly impacted by land use. Oil palm groves and especially at young age had the lowest SOC stocks (54 Mg C ha^{-1}) compared to forest (83 Mg C ha^{-1}) or even croplands (76 Mg C ha^{-1}). Young oil palm groves could have especially low SOC stocks due to a specific management of the field, e.g. regular weeding and no fallow, to favour the set-up of the palm trees (Koussihouèdé et al., 2020). In these sandy soils, measuring SOC stocks at deeper depth than 0-30 cm did not change our conclusions on the impact of land use on SOC stocks but slightly modify the quantitative difference between SOC stocks (ΔC between forests and croplands= $12 \pm 4 \text{ Mg C ha}^{-1}$ at 0-30 cm and $7 \pm 5 \text{ Mg C ha}^{-1}$ at 0-100 cm).

2.4.2. Biomass and litter carbon stocks

Croplands supported only few litters biomass because crop residues are burnt or exported for domestic animal feed. The biomass of forests, tree plantations and palm groves was in the range ($50\text{-}749 \text{ Mg DM ha}^{-1}$) reported in other studies conducted in tropical forests (Djomo et al., 2011; Djuikouo et al., 2010; Goussanou et al., 2018; Lewis et al., 2013). The forests, tree plantations and palm groves of the Allada plateau had a relatively high biomass and store a significant amount of carbon. Biomass was especially high in forests and was much higher than in tree plantations, adult palm groves and young palm groves. This could be due to the stand structure in link with the age of stand and characteristics of the forest trees, reflecting their high biomass production (Dayamba et al., 2016; Goussanou et al., 2018; N'Gbala et al., 2017; Temgoua et al., 2018). Palm et al. (1999) measured C stocks in African rainforests (255 Mg C ha^{-1}) of the same order as in our study ($279 \pm 54 \text{ Mg C ha}^{-1}$). However, our results are superior to those obtained by Mitchard et al, (2013) using remote sensing data. This difference can be explained on the one hand by the quality of the biomass mapping which strongly depends on the different sensors used (optical, RADAR or LiDAR) and on the other hand by the allometric equation used to convert forest inventory data into biomass (Panzou et al., 2016).

The C stocks in litter was particularly high in adult palm groves (11 Mg C ha^{-1}), in contrast to tree plantations and forests ($3 \text{ to } 4 \text{ Mg C ha}^{-1}$). This difference can be explained by the restitution of palm pruned leaves in the form of swaths during the

maintenance of these palm groves, a practice that is beneficial for improving the physico-chemical properties and carbon stock of the soil (Aholoukpè et al., 2016).

2.4.3. Total carbon stocks

The total C stock and its distribution in the four C pools: biomass, necromass, litter and soil varied with the land use. Total C stocks decreased from forests ($389 \pm 54 \text{ Mg C ha}^{-1}$) to total plantations ($222 \pm 33 \text{ Mg C ha}^{-1}$), adult palm groves ($154 \pm 6 \text{ Mg C ha}^{-1}$), young palm groves ($105 \pm 2 \text{ Mg C ha}^{-1}$) and croplands ($77 \pm 3 \text{ Mg C ha}^{-1}$). The different pools also contributed differently to total C stocks across land uses. The dominant pool in forests, tree plantations and adult palm groves was the biomass C stock, which is in line with the general trend reported in the literature (Alves et al., 2010; De Oliveira et al., 2019; Kraenzel et al., 2003; Mujuru et al., 2014; Olorunfemi et al., 2020; Saïdou et al., 2012). This result confirmed that in forests, but also in tree plantations and adult palm groves, the tree living biomass are the main C reservoir of tropical forest ecosystems (Bombelli et al., 2009; Houghton & Hackler, 2006). This is especially true for ecosystems on sandy soils which contain little SOC (Touré. et al., 2013) such as the studied Ferralsols. On the contrary, the SOC stock is the predominant C pool in croplands and in young palm groves frequently cultivated in temporary agroforestry (palm + maize, cassava, tomato or pineapple) in Benin (Hounkpatin et al., 2018; Khasanah et al., 2015; Koussihouèdé et al., 2019).

Consequently, the differences in C stocks between land use were mainly located in the C biomass pool (e.g. between forests and croplands $\Delta\text{SOC} = 5\text{-}12 \text{ Mg C ha}^{-1}$ vs $\Delta\text{C biomass } 270 \text{ Mg C ha}^{-1}$). These results confirm that on sandy soils, the differences in C stocks between the land uses are mainly due to the C biomass pool (Logah et al., 2020; N'Gbala et al., 2017).

Our study fulfilled the lack of C data in biomass, necromass, litter and soil for various land use from a sub-Saharan region. It confirms the expected low capacity of sandy Ferralsols to store C. The variations in SOC stocks with land uses are moderate even if the measurements have been performed down to 1 m deep. The variations in C stocks with land uses are mainly located in the C biomass pool.

2.4.4. Carbon stock variability and biodiversity

The variations in measured C stock were most obvious in the biomass measurements than in soils or in litter ($26 \text{ to } 495 \text{ Mg C ha}^{-1}$ vs $4 \text{ and } 1 \text{ Mg C ha}^{-1}$ respectively). These variations in C biomass were partly explained by forests and tree plantations characteristics, such as tree species diversity and richness, tree density,

basal area and tree density distribution in DBH classes (Dayamba et al., 2016; G. Guendehou et al., 2012; Kora et al., 2018). All forest aged more than 50 years. The age of the tree plantations (21 years vs 10 years) explained the presence of larger trees with a larger basal area than in the younger plantations and thus the higher C stock in the biomass of the 21-year-old state teak plantation compared to the younger state or private teak plantations. Despite the fact that tree density was higher in teak plantations than in forests, the high C stocks in the classified Niaouli forest could be explained by the predominance of species with large DBH > 30 cm and even > 50 cm (Table 8). This is consistent with previous studies, which have shown that the C content of tree species is positively correlated with their diameter at breast height (Ekoungoulou et al., 2014; Litton & Boone Kauffman, 2008). Our result revealed that the C biomass stock in the forest were positively correlated with biodiversity (Shannon diversity index) which confirms previous studies (Capellesso et al., 2021; Mohanta et al., 2020; Sintayehu et al., 2020). Indeed, our study in four forests showed that tree species diversity, and especially the presence of large and dense trees with a high C storage potential, could also explain their high biomass C stocks. Large and dense trees include *Antiaris toxicaria*, *Ceiba pentandra*, *Dialium guineense*, *Senna siamea* et *Triplochiton Scleroxylon* (Bakayoko et al., 2012; Goussanou et al., 2016; Guendehou et al., 2012; Logah et al., 2020). The correlation between tree density of DBH >30 cm and biomass C stock confirmed that large trees contribute significantly to carbon storage (Alves et al., 2010). The presence of large trees in the Koundokpoé sacred forest explained its high C biomass stock compared to other sacred forests. However, the C biomass stock in these forests look a little bit overestimated despite using specific models. It could be explained by the application of generic models for biomass stock estimation of tree species for which there is no specific model (Panzou et al., 2016). Protecting the trees in the sacred forests would increase their long-term carbon storage potential.

2.5. Conclusion

The C stocks data measured and calculated in this study confirmed that forest store much more C than tree plantations (teak, gmelina or palm groves). Cropland store small amount of C, mainly because (i) C biomass in the studied cropland is minor and (ii) SOC in Ferralsols, whatever the land use, is poor. The high variability in the biomass C stocks measured between forests was partly explained by the tree species of the forests. Our study gives evidence to support the hypothesis that biodiversity in tree

species, and especially the presence of large trees with dense wood, could be an explaining factor of the variation of the C stocks. These data provide evidence to focus C local land use plans and policies on C biomass stocks and on the biodiversity of the forest preserved or reforested. As there is small difference in SOC stocks between land use types, our results seem to show that, on the Allada plateau, purely C-centred policies must above all encourage biomass amount and diversity increasing. This involves preserving forests and forest resources, encouraging afforestation with a diversity of tree species, and supporting local communities in managing and securing sacred forests. In an effort to reduce the concentration of GHGs in the atmosphere and at the same time improve the economic conditions of the smallholders, it is necessary to undertake studies on the C storage potential of the planted trees and associated farming systems. These studies must include the optimisation of the growth rate, but also studies on the fate of the products of the plantations (poles, planks, etc.) in order to establish the long-term carbon balance of these tree plantations. In agriculture, agroforestry can also be promoted to enhance the C stock in biomass of agricultural fields. Finally, further studies are needed to assess the surface dedicated to each land use and the global C budget of the Allada plateau, and then help to design C policies.

Ce chapitre a permis de connaitre l'effet des modes d'occupation des terres sur la répartition du C dans les différents compartiments de C. Mais les informations sur le processus de transformation de la MOS selon les modes d'occupation étudiés ne sont pas connues. Ceci a fait l'objet du chapitre 3.

Chapitre 3 : Effet des modes d'occupation des terres sur la décomposition et la stabilisation des matières organiques des Ferralsols du plateau d'Allada (Sud Bénin)

Ce chapitre est rédigé sous forme d'article et n'est pas encore soumis dans une revue.

Résumé

Les modes d'occupation des Ferralsols du plateau d'Allada au sud du Bénin ont induit une baisse du stock de carbone (C) du sol ces deux dernières décennies. Cette diminution des stocks de C des sols a pu s'accompagner d'une évolution de la répartition du C des sols dans différents pools de C et donc d'une modification de la stabilité des stocks de C des sols de la région. Cette étude a pour objectif la caractérisation du statut organique et de l'activité microbienne des Ferralsols sous différentes occupations des terres du plateau d'Allada, i.e. forêts, plantations forestières, palmeraies (adultes et jeunes) et sols cultivés (ananas, maïs). L'activité microbienne est évaluée par des mesures de taux de décomposition de litières standardisées (Tea bag index) et la respiration du sol. Les pools de C du sol sont caractérisés par des mesures de biomasse microbienne, du carbone oxydable au permanganate de potassium et des fractions granulométriques du sol. Les résultats ont montré que la décomposition de la litière est lente sur les terres cultivées et palmeraies comparativement aux forêts et aux plantations d'arbres. Cette plus faible décomposition a induit une réduction de la biomasse microbienne du sol et de son activité. De même, l'étude des pools de C du sol a montré que les modes d'occupation intensément gérés par l'homme favorisent l'augmentation des pools de C labile, alors que les modes d'occupation moins perturbés telles que les forêts favorisent l'augmentation des pools de C stable (C associé à la fraction fine du sol). Les pratiques de gestion des sols agricoles (terres cultivées et palmeraies) du plateau d'Allada ne favorisent pas la stabilité du C des sols. Il est alors important de faire la promotion des pratiques de gestion des terres qui mettent l'accent sur les entrées de C sous formes de résidus de cultures, ou sous forme d'associations végétales telle que l'agroforesterie.

3.1. Introduction

L'augmentation des concentrations des gaz à effet de serre (GES) dans l'atmosphère notamment celle du dioxyde de carbone (CO₂) est une problématique environnementale majeure. Pour éviter un trop important réchauffement de la planète,

des données récentes ont montré clairement qu'il faut réduire les émissions mais également développer des stratégies de stockage de carbone, notamment dans les écosystèmes terrestres (IPCC, 2019; UNEP, 2020). Les sols sont le plus grand réservoir de C (2300 Gt C dans les 3 premiers mètres) des écosystèmes terrestres, stockant plus de C que la végétation (650 Gt C) et l'atmosphère (860 Gt C) (FAO, 2019; Lorenz & Lal, 2018). La matière organique du sol (MOS) composée à 50-60% de carbone est une composante majeure de la fertilité et de la productivité du sol. Elle soutient d'importants services écosystémiques tels que la régulation du climat, la filtration de l'eau, le contrôle de l'érosion, le cycle des nutriments, la fourniture d'énergie pour les organismes du sol (Adhikari & Hartemink, 2016; Lorenz et al., 2019). Ces dernières années, l'accent a été mis sur la séquestration du carbone (C) dans les sols agricoles pour l'atténuation des émissions de GES responsables des changements climatiques et l'adaptation de l'agriculture aux dérèglements climatiques ainsi que pour la sécurité alimentaire (Lal, 2004; Minasny et al., 2017; Smith, 2016).

L'occupation et l'usage des sols ont un impact sur la dynamique c'est-à-dire la décomposition et la stabilité de la MOS (Fujisaki, et al., 2018; Wiesmeier et al., 2019). En effet, les changements d'occupation des terres et des pratiques agricoles non durables ont induit une forte baisse des stocks du carbone organique du sol (COS), évaluée à 135 Gt C (Lal, 2018) surtout dans les horizons superficiels (0-30 cm) plus sensibles à l'occupation et l'usage des sols que les horizons de profondeur (Harrison et al. 2011 ; Buchholz et al. 2014). L'augmentation du stock du COS nécessite alors une compréhension des impacts de la gestion et de l'occupation des terres sur le cycle du COS (Błonska et al. 2020).

La dynamique de la MOS est généralement évaluée en mesurant les évolutions des stocks de COS en fonction de l'occupation et de l'utilisation des terres dont les dynamiques spatiales et temporelles sont également connues (Grinand et al., 2017 ; Hounkpatin et al., 2018). Cette approche ne renseigne ni sur les mécanismes de transformation c'est-à-dire de décomposition, de minéralisation et de stabilisation de la MOS, ni sur sa qualité qui peut influencer de manière significative la durée de vie du stockage du carbone dans le sol (Wang et al. 2009 ; Bellamy et al. 2005). La MOS est un continuum entre les débris végétaux et des matières organiques décomposées et néo transformées par les activités microbiennes. La qualité de cet ensemble de matières peut être appréciée par son contenu en fractions labiles et résistantes ou en pools conceptuels (labile, intermédiaire et stable) caractérisés par des mécanismes

d'évolution et des taux de renouvellement spécifiques (Six et al., 2002 ; Lorenz et al., 2007). La stabilité de ces pools s'explique par une nature chimique plus ou moins dégradable, e.g. la préservation sélective de molécules biochimiquement résistantes comme la lignine et les tanins, et une accessibilité physique aux microorganismes du sol plus ou moins difficile, e.g. la protection du C dans les agrégats et l'adsorption du C aux argiles (Kleber et Johnson, 2010 ; Dinakaran et al. 2018 ; Adhikari et Yang, 2015).

Plusieurs méthodes, physiques, biologiques ou chimiques, existent pour mesurer ces pools de COS (Malou et al., 2020). La matière organique particulaire (POM), le C organique associé aux minéraux, le C de la biomasse microbienne (MBC) et le C oxydable au permanganate de potassium (POxC) sont différentes formes et pools de MOS mesurables et sensibles à l'occupation et l'utilisation des sols (Ramesh et al., 2019). La POM comprend les résidus végétaux (litières et racines) peu décomposés et reconnaissables. Elle comprend la POM grossière (fraction > 200 μm) et la POM fine (fraction 50-200 μm) (Kogel-Knabner 2002). La protection à court terme du C des POM contre la consommation microbienne repose principalement sur la récalcitrance de leurs structures ligno-cellulosiques et la protection physique par les agrégats lorsque ces POM sont inclus dans ceux-ci (Six et al. 2002). Le C organique associé aux minéraux, aux limons grossiers (fractions 20-50 μm) et aux limons fins et aux argiles (fractions < 20 μm) a un taux de renouvellement plus lent. Il est protégé de la consommation microbienne via la protection dans des microagrégats (<50 μm) ou l'adsorption aux particules minérales (Feller et Beare 1997). Ce C est principalement dérivé de la matière organique dissoute provenant de la dégradation de C végétal aérien et souterrain (Rubino et al., 2010), d'exsudation racinaire de composés rhizosphériques labiles et de composés microbiens (Mambelli et al., 2011; Vidal et al., 2018). Le C de la MBC représente la fraction vivante du COS notamment des microorganismes du sol (Hanson et al., 2000). Le POxC est le COS extractible par le permanganate de potassium (Weil et al., 2003). Le POxC est caractérisé différemment selon les auteurs. Pour certains auteurs, il représente la fraction active du COS qui peut être facilement décomposée par les microorganismes du sol comme source d'énergie pour leur activité métabolique (Janzen et al., 1992 ; Stott, 2019). Selon d'autres, le POxC représente un "pool relativement traité ou stabilisé du C actif du sol" lié aux POM fines et inversement lié aux argiles (Culman et al., 2012 ; Fine et al., 2017 ; Wade et al., 2019 ; Jensen et al., 2019). La respiration du sol ou le dégagement du

CO₂ issue de la décomposition de la MOS par les microorganismes du sol (Creamer et al., 2014 ; Kuzyakov, 2006) est également une mesure directe du pool labile du COS et de l'activité biologique du sol.

Le stockage de carbone dans les sols est contrôlé par les entrées de C et par ses sorties de C via la minéralisation. La durabilité des stocks dépend de l'équilibre entre ces entrées et ces sorties de C. La compréhension de la stabilisation du COS dans les différentes occupations et gestions des terres est alors cruciale pour comprendre le cycle de C entre les écosystèmes terrestres et l'atmosphère (Dinakaran et al. 2018) mais aussi pour surveiller la santé et l'équilibre écologique de ces sols. Ces informations sont d'autant plus nécessaires dans les régions tropicales comme le sud du Bénin où l'on observe une forte dynamique de la population et des occupations des terres (Aide et al., 2013 ; Guidiguan et al., 2018 ; Brun et al., 2018). Au sud-est du Bénin sur le plateau d'Allada (214 000 ha), le territoire de la Lama montre un paysage agricole hétérogène (reliques de forêts naturelles, plantations, cultures vivrières) en pleine évolution avec le développement de plantations villageoises, forestière ou de palmier à huile, de la culture de l'ananas (Brun et al, 2018 ; Tchibozo, 2020) et de l'urbanisation (Houssoukpévi et al.,2022b). Cette dynamique a conduit à une légère baisse d'environ 3% des stocks totaux de C et de 7% dans les sols (Houssoukpévi et al.,2022b). L'évolution des occupations des sols a pu modifier la stabilité des stocks de C de la région. La stabilité des stocks de C des sols, leurs répartitions dans les différents pools de C, labile ou stable, selon les différents agroécosystèmes doivent être caractérisées afin de comprendre sa dynamique.

L'objectif principal de cette étude est de caractériser le statut organique (la qualité de la MO et l'activité microbienne) des Ferralsols sous forêts, plantations forestières, palmeraies (adultes et jeunes) et sols cultivés (ananas, maïs) sur le plateau d'Allada. L'activité microbienne est évaluée par des mesures de taux de décomposition de litières standardisées et la respiration du sol. Les pools de COS sont caractérisés par des mesures de MBC, POxC et des fractions granulométriques du sol. Nous faisons les hypothèses selon lesquelles (i) les activités microbiennes du cycle du C diffèrent entre les sols cultivés et les sols forestiers et de plantation, (ii) l'intensification de l'utilisation des terres augmente le taux de décomposition de la MO et diminue les pools de C labiles mais aussi les pools de C stable.

3.2. Matériel et méthodes

3.2.1. Milieu d'étude

Cette étude a été conduite sur le territoire de la Lama constitué de trois communes, Allada, Toffo et Zè, du Plateau d'Allada situées entre 6°20' - 6°50' N et 2°00'E, 3 à 175 m d'altitude dans le département de l'Atlantique au sud-est du Bénin (Figure 9). Ces trois communes sont parmi les 7 communes du plateau. Ce sont les communes agricoles les plus diversifiées en termes de pratiques agricoles (Akoegninou et al., 2006; Akouehou et al., 2013). La zone d'étude est située dans une zone tropicale de savane avec hiver sec (Aw) selon le schéma de classification climatique de Köppen-Geiger (Rubel & Kottek, 2010). Les températures moyennes mensuelles varient entre 25 et 29 °C et la pluviométrie moyenne annuelle est de 1 100 mm (Assogbadjo et al., 2011). Les types de sols rencontrés sont : les Ferralsols, les sols ferrugineux, les vertisols et les sols hydromorphes (CPCS, 1967; Volkoff, 1976). Les Ferralsols dans la base de référence mondiale des ressources en sols (IUSS-WRB, 2015) sont dominants sur le plateau d'Allada et couvrent une superficie de 106 221 ha soit 70 % de la superficie des trois communes (Volkoff, 1976). L'étude s'est focalisée sur les Ferralsols localement appelés terre de barre et formés sur les sédiments argilo-sableux du Terminal continental. Ces sols globalement de texture sableuse avec environ 75% de sable en surface et légèrement moins sableuse en profondeur (Houssoukpèvi et al., 2022a). Ces Ferralsols sont utilisés principalement selon cinq modes d'occupation : forêts, plantations forestières, palmeraies adultes, palmeraies jeunes et cultures (Houssoukpèvi et al., 2022a). Pour assurer la représentativité de l'échantillonnage des sols, 2 parcelles par modes d'occupation différentes sous les différents modes d'utilisation des Ferralsols (soit 10 parcelles au total) ont été sélectionnées dans les 3 communes d'Allada, Zè et Toffo (Tableau 10). L'âge des occupations (plantation, forêt, culture) et des pratiques agricoles (coupes, mise en place de culture de la culture de maïs ou ananas) ont été indiqués dans le tableau 10 lorsqu'ils étaient connus.

3.2.2. Echantillonnage du sol

Les échantillons de sol ont été collectés entre août et septembre 2019. Dans les forêts et les plantations forestières, les prélèvements ont été réalisés dans 5 quadrats de 1m² le long de la diagonale de placettes de 0.25 ha (IPCC, 2006 ; Salako et al., 2013). Le nombre de placette de 0.25 ha varie de 2 à 7 selon la taille des parcelles (Tableau 10). Dans les palmeraies et les cultures, il y a de 10 à 25 quadrats de 1 m²

prélevés selon la taille des parcelles (Tableau 10). Dans chacun des quadras, les échantillons de sols ont été prélevés à 0-10 cm et 10-30 cm. Pour limiter le nombre d'analyse tout en représentant l'hétérogénéité des parcelles, les échantillons de sol sont finalement regroupés indépendamment pour obtenir 4 échantillons composites de sol par profondeur pour chacune des 10 parcelles. Ainsi au total 80 échantillons de sol ont été analysés.

Tableau 10: Plan d'échantillonnage de sols des parcelles selon le mode d'occupation

Mode d'occupation	Description	Parcelles	Taille (ha)	Commune	Age occupation (ans)	Age pratique (ans)	Nombre placettes	Nombre quadras
Forests	Relique de forêts naturelles, forêts sacrées.	Forêt naturelle de Niaouli	75.5	Allada	>50	-	7	35
		Forêt sacrée de Damè	11	Toffo	>50	-	5	25
Tree plantations	Plantations forestières monospécifiques de Teck.	Plantation Etat Teck	24	Zè	65	21 ans	5	25
		Plantation privée Teck	0.5	Toffo	-	10 ans	2	10
Adult palm groves	Plantations de palmier à huile à l'âge adulte (>10 ans)	Antécédent maïs	1	Allada	-	10	-	16
		Antécédent ananas	3	Zè	-	12	-	25
Young palm groves	Association culture annuelle avec des jeunes palmeraies (< à 4 ans).	Association maïs	0.5	Toffo	-	<5 ans	-	10
		Association ananas	1	Zè	-	<5 ans	-	15
Croplands	Cultures annuelles ou biennuelles :maïs et ananas.	Maïs	0.8	Zè	-	4 ans	-	10
		Ananas	1.5	Toffo	-	5 ans	-	12

3.2.3. Analyses des sols

Les échantillons composites de sol ont été séchés à l'air et tamisés à 2 mm avant l'analyse. Le pH du sol a été déterminé dans de l'eau distillée en utilisant un rapport sol : eau de 1:2 (Miller & Kissel, 2010). Le phosphore assimilable (P) a été déterminé par extraction Bray-1 suivie d'une colorimétrie au bleu de molybdène (Frank et al., 1998). Les teneurs en carbone et azote totaux ont été déterminées par combustion sèche totale d'un aliquote d'échantillon finement broyé (<200 µm) en utilisant un analyseur élémentaire (Thermo flash 2000 CN analyzer, Milan, Italy).

3.2.4. Evaluation de l'activité microbienne sous les différents modes d'occupations des terres

3.2.4.1. Décomposition de la matière organique : Approche Tea bag Index (TBI)

L'approche TBI est une approche standardisée (<http://www.teatime4science.org/>) pour évaluer le taux de décomposition k et le facteur de stabilisation S au cours d'une seule incubation (Keuskamp et al., 2013). Elle utilise deux matériaux standardisés : le thé vert (litière labile : EAN 87 22700 05552 5) et le thé Rooibos (litière récalcitrante : EAN 87 22700 18843 8) disponibles dans le commerce (Lipton, Westervoort, Pays-Bas). Le taux k quantifie la perte de masse liée à la décomposition de la litière à court terme. Des valeurs élevées de k indiquent une décomposition rapide des composés organiques labiles de la litière. Le facteur S mesure la quantité de composés hydrolysables devenant récalcitrants. Des valeurs de S élevées traduisent une inhibition de la décomposition de la litière, suggérant un potentiel élevé de stockage de C (Keuskamp et al., 2013). Du 01 septembre au 30 Novembre 2020 correspondant à la petite saison pluvieuse au Bénin, huit sachets de chaque type de thé ont été enfouis au sol à une profondeur de 8 cm avec un écart de 2 m entre deux trous sur chaque site étudié. Au total 160 sachets de thé ont été enfouis au sol (i.e. 8 paires de sachets x 10 sites) pendant 90 jours d'incubation, conformément à Keuskamp et al. (2013). A la fin de l'incubation, les sachets de thé ont été transportés au laboratoire. Les sachets de thé qui avaient été percés ou endommagés par les invertébrés (40 échantillons surtout les thés verts) ont été retirés de l'échantillonnage, laissant un total de 120 sachets de thé conservés. Après avoir été débarrassé du sol adhérent, les sachets de thé ont été séchés à l'étuve à 60°C pendant au moins 48 h jusqu'à l'obtention d'un poids constant. Les masses du cordon et de l'étiquette de chaque sachet de thé sont soustrait pour obtenir les masses des matériaux restant dans les sachets de thé séchés. Le taux de décomposition k a été calculé par la perte de masse du thé Rooibos W après le temps d'incubation t (90 jours), suivant une régression exponentielle double négative décrivant la décomposition de la fraction décomposable a_r au début, puis ralentissant progressivement, avec la fraction récalcitrante $(1-a_r)$ laissée au fil du temps (Equation 6) :

$$\text{Equation 6: } W(t) = a_r e^{-kt} + (1 - a_r)$$

La fraction décomposable du thé Rooibos (a_r) a été déterminée par sa fraction hydrolysable H_r (=0,552 g g⁻¹ selon Keuskamp et al. (2013)) et le facteur de stabilisation S (Equation 7) :

$$\text{Equation 7: } a_r = H_r \times (1 - S)$$

Le facteur de stabilisation S a été calculé sur la base de la fraction décomposable a_g (Equation 8) et de la fraction hydrolysable H_g ($=0,842 \text{ g g}^{-1}$ selon Keuskamp et al. (2013)) du thé vert (Equation 9) :

Equation 8: $a_g = 1 - \text{Masse_finale_Thé_vert} / \text{Masse_initiale_Thé_vert}$

Equation 9: $S = 1 - a_g / H_g$

3.2.4.2. *Respiration microbienne et biomasse microbienne du sol*

La respiration du sol a été déterminée en incubant des échantillons de sol pendant 28 jours à 28°C. Les émissions de CO₂ ont été piégées dans une solution alcaline (NaOH, 1 N) et quantifiées par titrage à l'acide chlorhydrique 1 normal (HCl 1 N) (Gorissen et al., 1996).

Après 28 jours d'incubation, les sols ont été utilisés pour la détermination de la biomasse microbienne (MBC). La MBC est proportionnelle au C microbien (Durenkamp, et al., 2010). Le C de la MBC a été mesurée par la méthode d'extraction du C des sols fumigés au chloroforme et non fumigés par K₂SO₄ (Brookes et al., 1982 ; Ross, 1990). La quantité de C extraite par K₂SO₄ a été déterminée à l'aide d'un analyseur de carbone organique total (COT). Un facteur K_{EC} de 0,45 (Wu et Brookes, 2005) a été utilisé pour convertir le C extractible (la différence de COT entre les échantillons fumigés et non fumigés) en MBC (mg kg^{-1} sol).

Trois indicateurs de l'activité microbienne sont calculés : le quotient métabolique microbien (q_{CO_2}) est le rapport de la respiration du sol (CO₂) par la biomasse microbienne MBC (Anderson et Domsch, 1990). Le q_{CO_2} reflète l'activité de la biomasse microbienne du sol, c'est-à-dire l'efficacité des microorganismes hétérotrophes à convertir le C organique en biomasse microbienne (Anderson et Domsch 1990). La biodisponibilité du COS a été évaluée en utilisant le quotient microbien (q_{mic}) est le rapport entre la MBC du sol et le COS (Sparling, 1992 ; Santos et al., 2012) et par le rapport entre le CO₂ et le COS (Wang et al., 2003 ; Chevallier et al., 2010).

3.2.5. **Evaluation de la qualité de la MO sous les différents modes d'occupation des terres**

3.2.5.1. *Carbone oxydable au permanganate de potassium POxC*

Un échantillon de 2,5 g du sol séché et tamisé à 2 mm est ajouté à 20 ml d'une solution de permanganate de potassium (KMnO₄ 0,02 mol l⁻¹) et agité pendant exactement 2 min à 240 oscillations min⁻¹, selon le protocole détaillé par Weil et al. (2003). Les tubes sont laissés à décanter pendant 10 min. Le surnageant (0,5 ml) est

transféré dans un second tube de centrifugeuse de 50 ml et mélangé avec 49,5 ml d'eau désionisée. L'absorbance des surnageants à 565 nm est mesurée par spectrophotométrie avec un spectromètre (SpectroVis Plus Go Direct, GDX SVIS+). La concentration en POxC est calculée en utilisant l'équation 10 :

$$\text{Equation 10 : } POxC = [0.02 \text{ mol L}^{-1} - (a + bAbs)] \times (9000 \text{ mg C mol}^{-1}) \times \left(\frac{0.02 L_{\text{solution}}}{W_t}\right)$$

Où 0.02 mol L^{-1} est la concentration initiale de la solution de KMnO_4 , a est l'intercepte de la courbe standard, b est la pente de la courbe standard, Abs est l'absorbance de l'échantillon de sol inconnu, 9000 mg est la quantité de C oxydé par 1 mol de MnO_4 avec Mn^{7+} se réduisant en Mn^{4+} , $0.02 L_{\text{solution}}$ est le volume de la solution de KMnO_4 ayant réagi avec le sol, et W_t est la quantité de sol (kg) utilisée dans la réaction.

3.2.5.2. Fractionnement granulométrique de la MOS

Cette analyse a été réalisée par la méthode de Feller (1979). Les échantillons de sol (20 g) ont été trempés pendant une nuit à 4°C dans 300 ml d'eau désionisée avec 10 ml d'hexamétaphosphate de sodium (50 g l^{-1}). Le sol et l'eau ont ensuite été agités avec des billes d'agate de 5 mm de diamètre dans un agitateur rotatif pendant 6 h. Les tamisages successifs dans l'eau ont permis de séparer la MOS dans les classes de taille suivantes : $> 200 \mu\text{m}$ et $50\text{-}200 \mu\text{m}$. L'eau contenant les particules fines a été passée à l'ultrason pendant 10 minutes pour disperser les agrégats du sol inférieurs à $50 \mu\text{m}$, avec un appareil à ultrasons de type sonde (Fisher Bioblock Scientific, Illkirch, France). Les fractions $0\text{-}20 \mu\text{m}$ et $0\text{-}2 \mu\text{m}$ ont été séparées par sédimentation et la fraction $2\text{-}20 \text{ mm}$ a été estimée par soustraction. Toutes les fractions ont ensuite été séchées à l'étuve à 40°C, pesées, broyées ($< 200 \mu\text{m}$) et analysées avec un analyseur élémentaire (Thermo flash 2000 CN analyzer, Milan, Italy). Dans notre étude, les fractions $> 200 \mu\text{m}$ et $50\text{-}200 \mu\text{m}$ ont été regroupées et désignées par la matière organique particulaire (POM).

3.2.6. Analyses statistiques

Un modèle linéaire général mixte comprenant le mode d'occupation de terre et le type de thé comme facteurs fixes et la répétition comme facteur aléatoire a été utilisé pour tester les différences entre les masses de thé restantes après incubation. Ensuite, des modèles distincts ont été utilisés pour chaque type de thé afin d'explorer davantage les différences entre les modes d'occupation des terres. Le modèle général linéaire à effet mixte a été également utilisé pour tester la différence entre les

occupations des terres en fonction de la profondeur du sol pour les autres paramètres étudiés. Des tests de comparaison post-hoc des moyennes ont été effectués pour le facteur indépendant (occupation des terres) en utilisant le test de Tukey-HSD au niveau de probabilité de 5 %. Les coefficients de corrélation de Pearson entre les fractions de C ont également été calculés. Enfin une analyse en composantes principales (ACP) a été utilisée pour évaluer les relations entre les propriétés du sol (activité microbienne et fractions de MOS) et le type d'occupation des terres. Toutes les analyses ont été effectuées avec le logiciel R version 3.6.3 (R Core Team, 2020).

3.3. Résultats

3.3.1. Propriété physico-chimique des sols des sites étudiés

Les caractéristiques générales de sols étudiés sont présentées dans le tableau 2. Les sols sont acides (pH de 4,6 à 6,5), légèrement moins acides sous plantations (Tableau 11). Les teneurs en N total du sol sont plus élevées sous forêts comparativement aux autres modes d'occupation sur toutes les profondeurs. Les teneurs en P assimilable sont plus élevées dans les sols de cultures et sans doute liées à la fertilisation minérale appliquée aux cultures (Tableau 11). Le rapport C/N diminue avec la profondeur et augmente avec la mise en culture des terres (Tableau 11). Sur la profondeur 0-10 cm par exemple, le rapport C/N des terres cultivées, jeunes palmeraies et palmeraies adultes est significativement plus élevé que celui des forêts et des plantations d'arbres.

Tableau 11: Propriétés physico-chimiques des sols sous les modes d'occupation des terres (moyenne± écart-type)

Soil properties	Profondeur (cm)	Forêts (n=8)	Plantations d'arbres (n=8)	Palmeraies adultes (n=8)	Palmeraies jeunes (n=8)	Cultures (n=8)
pH	0-10 cm	5.8±0.11 b	6.5±0.18 a	5.5±0.05 c	5.5±0.08 c	4.9±0.09 d
	10-30 cm	4.6±0.18 c	6±0.06 a	5.5±0.05 b	5.2±0.27 b	4.7±0.09 c
Phosphore assimilable (mg kg ⁻¹ sol)	0-10 cm	4.9±0.37 b	2.6±0.29 d	3.9±0.16 c	4.9±0.3 b	8.4±0.23 a
	10-30 cm	2.9±0.16 b	2.9±0.42 b	2.8±0.29 b	3.7±0.24 b	4.6±0.77 a
Azote total (g N kg ⁻¹ sol)	0-10 cm	1.8±0.25 a	1±0.08 b	0.7±0.07 bc	0.7±0.05 bc	0.6±0.03 c
	10-30 cm	0.7±0.06 a	0.5±0.04 b	0.4±0.02 b	0.4±0.03 b	0.5±0.03 b
Rapport C :N	0-10 cm	10.1±0.45 c	11.4±0.15 b	13.5±0.38 a	12.6±0.24 a	12.9±0.43 a
	10-30 cm	9±0.45 b	8.5±0.3 b	11±0.54 a	9±0.42 b	10.8±0.98 a

Différentes lettres indiquent une différence significative entre les modes d'occupation des sols pour la même profondeur de sol (p<0.05)

3.3.2. Effet des modes d'occupation des terres sur la décomposition de la litière

Quel que soit le mode d'occupations des terres, la masse de thé restant après 90 jours d'incubation sur le terrain est plus élevée pour le thé Rooibos ($64,4 \pm 8,2\%$) que pour le thé vert ($32,4 \pm 9,1\%$) (Figure 12). Les pertes de masse sont similaires entre les différents modes d'usages (Figure 12). Pour le thé Rooibos, la masse restante n'est pas significativement différente entre les modes d'occupations des terres. Pour le thé vert par contre, sous les terres cultivées, la masse restante du thé vert est significativement plus élevée ($p < 0,01$) par rapport à celle restante dans les forêts et les plantations d'arbres (Figure 12). Les variations de masse de litière après incubation sur terrain sont expliquées pour 78% par le type de thé et seulement pour 3% par le mode d'occupation des terres (Annexe 5).

Les analyses de variance ont révélé une variation significative du taux de décomposition (k) entre les différents modes d'occupations des terres ($p < 0,05$). Ce taux est deux fois plus élevé dans les forêts que dans les plantations d'arbres, palmeraies adultes et jeunes palmeraies (Figure 13A). En revanche, il n'y a pas de variation significative du facteur de stabilisation (S) entre les modes d'occupation des terres ($p > 0,05$) (Figure 13B), même si une tendance à un plus faible facteur de stabilisation S se dessine dans les sols cultivés comparativement aux autres modes d'occupations des terres.

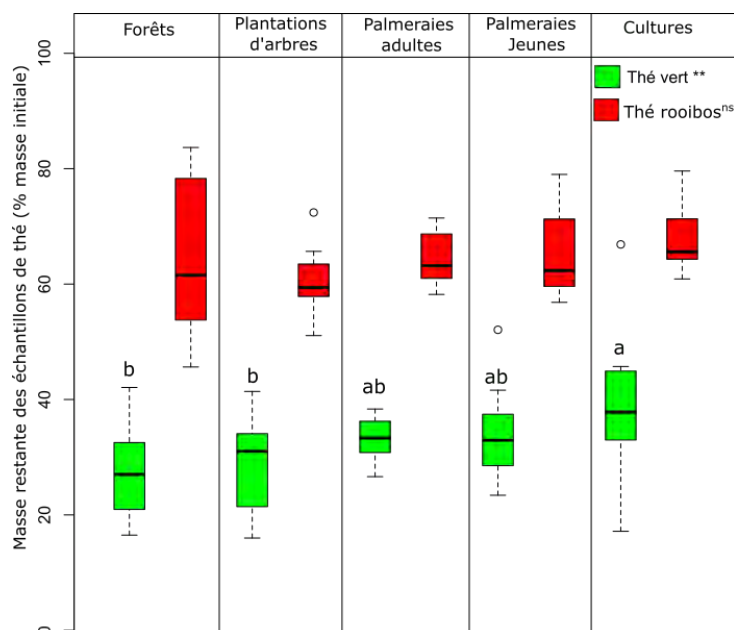


Figure 12: Masse restante (% de la masse initiale) des échantillons de sachets de thé vert et de thé Rooibos après 90 jours dans les Ferralsols selon leur mode d'occupations.

** = $p < 0.01$ et ns = $p > 0.05$; Les lignes à l'intérieur des cases indiquent la médiane ($n=8$), les losanges à l'intérieur des cases indiquent la moyenne, les cases définissent le 25^e et le 75^e percentile, les moustaches définissent les valeurs les plus élevées et les plus basses en excluant les valeurs aberrantes. Les cercles représentent les valeurs aberrantes et extrêmes. Différentes lettres indiquent une différence significative ($p < 0.05$) entre les modes d'occupation des sols.

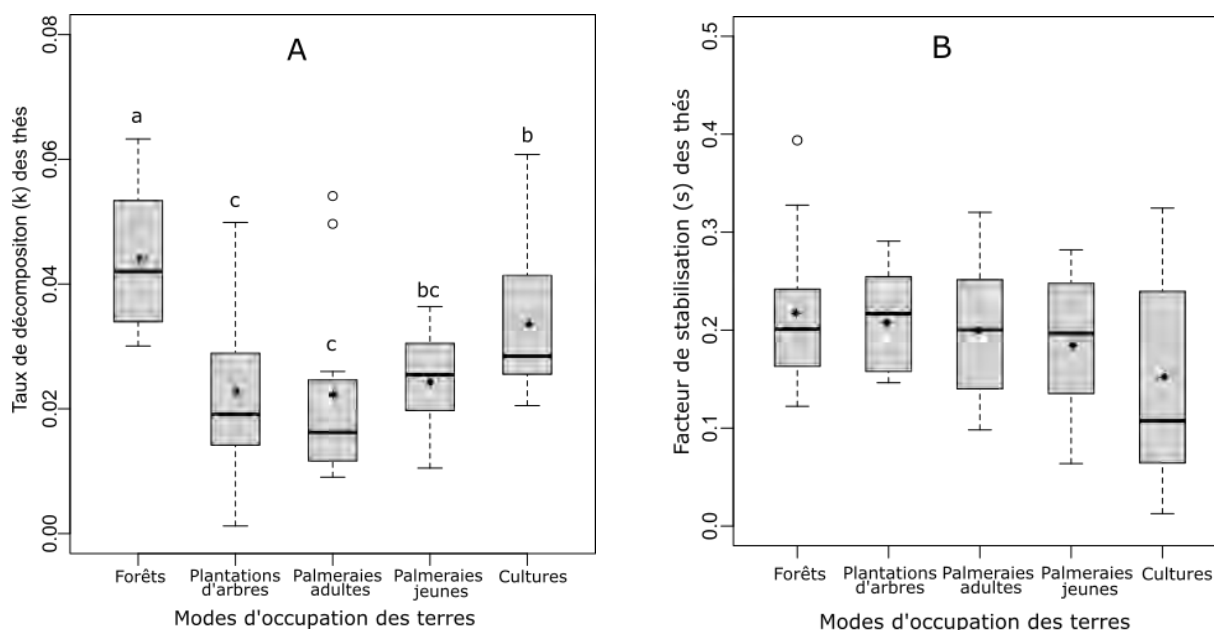


Figure 13: Taux de décomposition k (A) et facteur de stabilisation S (B) des tea bags dans les modes d'occupation des terres.

Les lignes à l'intérieur des cases indiquent la médiane ($n=12$), les losanges à l'intérieur des cases indiquent la moyenne, les cases définissent le 25^e et le 75^e percentile, les moustaches définissent les valeurs les plus élevées et les plus basses en excluant les valeurs aberrantes, les cercles représentent les valeurs aberrantes et extrêmes. Différentes lettres indiquent une différence significative ($p < 0.05$) entre les modes d'occupation des sols.

3.3.3. Effet des modes d'occupation des terres sur l'activité microbienne du sol

3.3.3.1. Respiration du sol selon les modes d'occupation des terres

Le CO_2 émis par les microorganismes du sol sur 28 jours dans des conditions contrôlées varie significativement ($p < 0,05$) en fonction du mode d'occupation des terres sur la profondeur 0-10 cm (Figure 14A). En revanche sur la profondeur 10-30 cm, les modes d'occupation des terres n'influencent pas significativement ($p > 0,05$) le dégagement du CO_2 du sol (Figure 14B). Sur la profondeur 0-10 cm, les émissions de CO_2 par les microorganismes des sols forestiers ($1700 \pm 319 \mu\text{g C g}^{-1} \text{sol}$) et des plantations d'arbres ($1611 \pm 91 \mu\text{g C g}^{-1} \text{sol}$) sont significativement plus élevées comparativement aux autres modes occupations des terres. Les émissions de CO_2 des terres cultivées ($1226 \pm 36 \mu\text{g C g}^{-1} \text{sol}$) ne sont pas significativement différentes de celles des palmeraies adultes ($1306 \pm 131 \mu\text{g C g}^{-1} \text{sol}$) et sont les plus basses

comparativement aux autres modes d'occupation des terres (Figure 14A). L'âge de la palmeraie n'influence pas le dégagement du CO₂ par les microorganismes du sol.

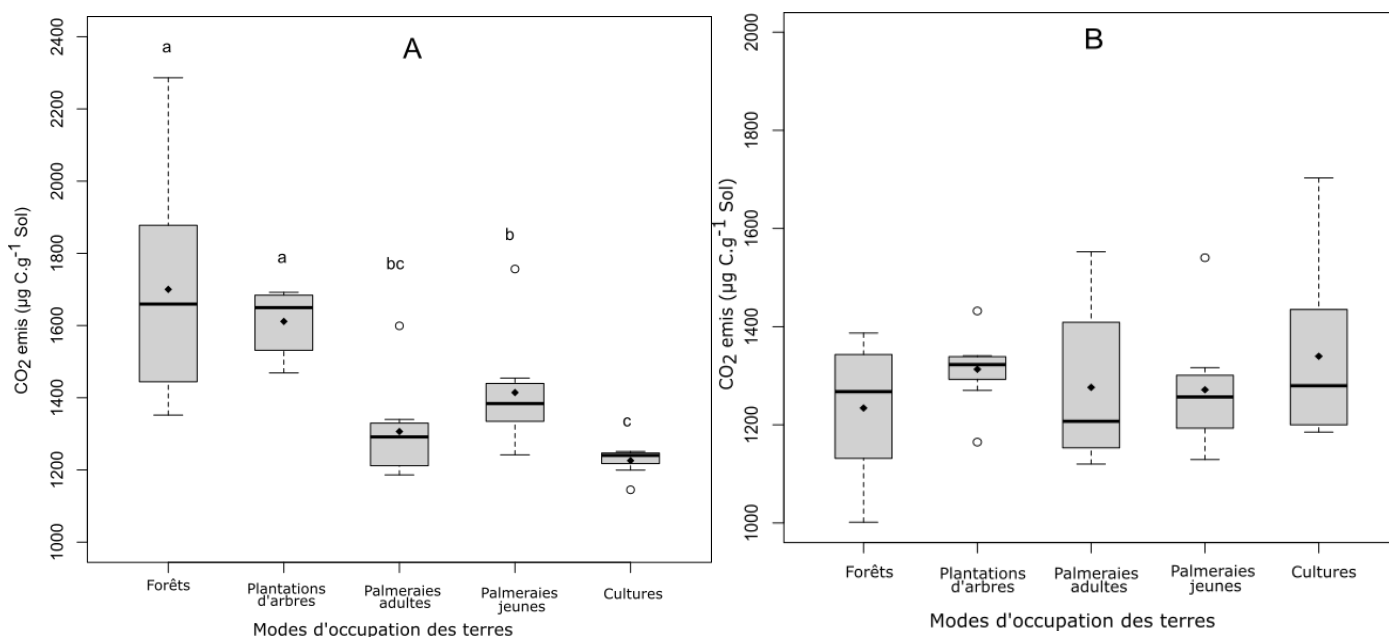


Figure 14: Quantité de CO₂-C émis cumulé sur 28 jours selon les modes d'occupation des terres sur les profondeurs 0-10 cm (A) et 10-30 cm (B).

Les lignes à l'intérieur des cases indiquent la médiane (n=8), les losanges à l'intérieur des cases indiquent la moyenne, les cases définissent le 25^e et le 75^e percentile, les moustaches définissent les valeurs les plus élevées et les plus basses en excluant les valeurs aberrantes, les cercles représentent les valeurs aberrantes et extrêmes. Différentes lettres indiquent une différence significative (p < 0.05) entre les modes d'occupation des sols pour la même profondeur de sol.

3.3.3.2. Biomasse microbienne et indice microbien du sol selon les modes d'occupations des terres

Sur la couche 0-10 cm du sol, les modes d'occupation des terres influencent significativement (p < 0.05) les propriétés microbiennes (Tableau 12). Sur la couche 10-30 cm du sol, les modes d'occupation des terres influencent significativement (p < 0.05) les propriétés microbiennes sauf le quotient microbien (q_{mic}).

La biomasse microbienne (MBC) est significativement plus élevée en surface (0-10 cm) qu'en profondeur (10-30 cm). Sur la couche 0-10 cm du sol, la MBC des sols sous forêts est 2 fois plus élevée que la MBC des sols sous plantations d'arbres, 4 fois que la MBC des sols sous palmeraies et 6 fois que la MBC des sols sous terres cultivées (Tableau 12). Sur cette couche, les MBC des sols sous palmeraies adultes, jeunes et terres cultivées ne sont significativement pas différentes (p > 0.05). Sur la couche 10-30 cm, la MBC est significativement plus élevée dans les sols sous forêts

que ceux sous palmeraies adultes, jeunes et terres cultivées. La MBC des sols sous forêts n'est significativement pas différente ($p > 0.05$) des sols sous plantations d'arbres.

La biomasse microbienne représente de 0.5 à 1.1 % du carbone total du sol, ce quotient n'est pas significativement différent entre les deux profondeurs étudiées (q_{mic} , Tableau 12). Sur la couche 0-10 cm du sol, la part de la biomasse microbienne sur le C total du sol diminue légèrement avec la mise en plantation et en culture du sol. Elle est significativement plus élevée dans le groupe des forêts et plantations forestières que dans le groupe des palmeraies et des cultures. En profondeur (10-30 cm), elle n'est pas significativement différente entre les modes d'occupation.

Le quotient métabolique est lié à l'activité de la biomasse microbienne contrairement au q_{mic} . Il est sensible à la profondeur du sol, significativement plus élevé en profondeur qu'en surface pour un mode d'occupation donné. Il est, contrairement à q_{mic} , plus élevée avec la mise en culture et en plantation du sol (Tableau 12). En surface, il est significativement près de 2 à 3 fois plus élevé dans le groupe des palmeraies et des cultures que dans le groupe des forêts et plantations forestières. En profondeur, les différences de qCO_2 entre mode d'occupation restent significatives et marquées. Le qCO_2 est significativement plus élevés à 10-30 cm entre les plantations forestières et la forêt (Tableau 12).

Tableau 12: Propriétés microbiennes du sol (valeurs moyennes \pm écart-type) selon les modes d'occupation des terres

Indices microbiens	Forêts	Plantations d'arbres	Palmeraies adultes	Palmeraies jeunes	Cultures	F	p
MBC ($\mu\text{g C}_{MBC} \text{ g}^{-1} \text{ soil}$)							
0-10 cm	232.4 \pm 50.9 a	107.4 \pm 13.5 b	57.7 \pm 8.6 c	59.7 \pm 6.0 c	35.8 \pm 4.6 c	9.9	< 0.001
10-30 cm	55.8 \pm 9.9* a	38.5 \pm 8.8* ab	28.1 \pm 4.9* b	24.2 \pm 4.3* b	25.6 \pm 4.3* b	3.51	< 0.05
q_{mic} ($\text{g C}_{MBC} 100 \text{ g}^{-1} \text{ C soil}$)							
0-10 cm	1.1 \pm 0.2 a	0.9 \pm 0.1 ab	0.6 \pm 0.05 c	0.7 \pm 0.04 bc	0.5 \pm 0.05 c	4.95	< 0.01
10-30 cm	0.8 \pm 0.1 a	0.8 \pm 0.2 a	0.6 \pm 0.1 a	0.6 \pm 0.06 a	0.5 \pm 0.05 a	2.57	> 0.05
qCO_2 [$(\mu\text{g C-CO}_2. \mu\text{g C}_{MBC}^{-1}) \times 10^{-2}$]							
0-10 cm	1.1 \pm 0.3 c	1.6 \pm 0.2 bc	2.7 \pm 0.5 ab	2.5 \pm 0.3 b	3.9 \pm 0.7 a	5.58	< 0.01
10-30 cm	2.9 \pm 0.7* b	5.2 \pm 1.2* a	5.5 \pm 0.9* a	6.1 \pm 0.7* a	6.8 \pm 1.5* a	3.55	< 0.05

MBC : Carbone de la biomasse microbienne ; q_{mic} : quotient microbien ; qCO_2 : quotient métabolique. * indique une différence significative ($p < 0.05$) entre les profondeurs de sol pour une même d'occupation donnée. Les moyennes avec différentes lettres minuscules indiquent une différence significative entre les modes d'occupation des sols pour la même profondeur de sol ($p < 0.05$).

3.3.4. Effet des modes d'occupation des terres sur les fractions de C du sol

3.3.4.1. Effet des modes d'occupation des terres sur la teneur en C du sol et la fraction de C oxydable au permanganate de potassium (POxC)

Dans le tableau 13, sont présentés les valeurs moyennes et écart-types du COS, POxC et les rapports POxC/COS et CO₂/COS. Le COS et le POxC varient significativement ($p < 0.001$) en fonction des modes d'occupation des terres quelle que soit la profondeur d'étude. Sur la profondeur 0-10 cm, le COS des forêts est significativement plus élevé que celui des autres modes d'occupation des terres. Les teneurs en COS des plantations d'arbres, des palmeraies adultes et jeunes ne sont pas significativement différentes. Les terres cultivées sont les modes d'occupation des terres qui présentent la valeur moyenne la plus faible de COS. Le COS des terres cultivées est 2.5 fois plus faible que celui des forêts et 1.5 fois plus faible que celle des plantations d'arbres.

Les teneurs en COS diminuent avec la profondeur. Sur la profondeur 10-30 cm elles ne sont pas significativement différentes ($p > 0.05$) entre les forêts, les plantations d'arbres, les palmeraies adultes et les terres cultivées. Seule une plus faible teneur en COS est notée dans les jeunes palmeraies que dans les forêts.

A l'opposé du COS, sur la profondeur 0-10 cm, les différences de POxC entre les modes d'occupation sont faibles quelle que soit la profondeur. Le POxC est globalement légèrement plus élevé en surface. Le POxC des sols des terres cultivées est significativement plus élevé que celui des sols sous plantations d'arbres. Le POxC est significativement ($p < 0.05$) plus élevé dans les sols sous forêts que dans les sols sous plantations d'arbres. En revanche sur la profondeur 10-30 cm, le POxC des sols sous palmeraies adultes, jeunes et terres cultivées est significativement plus élevé ($p < 0.05$) que celui des sols sous forêts et plantations d'arbres.

Le rapport POxC/COS est significativement plus élevé en profondeur qu'en surface, excepté dans les sols sous plantation d'arbre. Il est sensible aux modes d'occupation des terres suivant les deux profondeurs étudiées. Sur les deux profondeurs, ce rapport est significativement plus élevé ($p < 0.05$) dans les sols sous palmeraies adultes, jeunes et terres cultivées comparativement aux sols sous forêts et plantations d'arbres.

Le rapport CO₂/SOC augmente avec la profondeur. Le rapport CO₂/SOC des sols sous forêts est significativement plus faible ($p < 0.05$) comparativement aux sols sous plantation d'arbres, palmeraies et terres cultivées.

Tableau 13: Teneur en C (COS), en carbone oxydable au permanganate (POxC), ratio POxC/SOC et ratio carbone émis (CO₂) /COS (valeurs moyennes ± écart-type) selon les modes d'occupation des terres.

Variables	Profondeur de sol	Forêts (n=8)	Plantations d'arbres (n=8)	Palmeraies adultes (n=8)	Palmeraies jeunes (n=8)	Cultures (n=8)
COS (g C Kg ⁻¹ soil)	0-10 cm	18.2±2.3 a	11.4±1.0 b	10.0±1.0 b	8.6±0.7 b	7.2±0.5 c
	10-30 cm	6.4±0.7* a	4.3±0.5* ab	4.6±0.3* ab	4±0.4* b	5.2±0.8* ab
POxC (g C Kg ⁻¹ soil)	0-10 cm	0.9±0.11 b	0.4±0.06 c	1.2±0.03 ab	1.2±0.02 a	1.1±0.09 ab
	10-30 cm	0.6±0.18 b	0.2±0.02* c	1.0±0.01 *a	1.0±0.02* a	1.0±0.03 a
POxC/SOC (%)	0-10 cm	5.1±0.9 b	3.8±0.4 b	12.4±1.1 a	14.6±1 a	15.6±1.9 a
	10-30 cm	11.5±3.9* b	4.4±0.6 b	23±1.4* a	26.1±1.8* a	22.8±3.2* a
CO ₂ /COS (mg C-CO ₂ g ⁻¹ C soil)	0-10 cm	91.8±11.5 b	150.2±14.2 a	137.9±11.6 a	172.2±14.5 a	176.8±15.2 a
	10-30 cm	208.3±20.3* b	339.9±42* a	283.5±19.7* ab	329±22.8* a	299.1±47.3* a

* Différence significative (p<0.05) entre les profondeurs de sol pour une même occupation donnée. Les moyennes avec différentes lettres minuscules indiquent une différence significative entre les modes d'occupation des sols pour la même profondeur de sol (p<0.05).

3.3.4.2. Distribution du carbone organique dans les fractions du sol

La qualité du fractionnement granulométrique est appréciée à travers le bilan massique et le bilan carbone. Le bilan massique moyen est de 99% quelle que soit la profondeur et le bilan carbone est de 89 % sur la profondeur 0-10 cm et 93% sur la profondeur 10-30 cm (Annexe 6).

Dans notre étude, les modes d'occupation des terres influencent significativement (p <0.05) la teneur en C des fractions du sol quelle que soit la profondeur de sol étudiée (Figure 15A et 15B).

Sur la profondeur 0-10 cm, les teneurs en C de toutes les fractions des sols sous forêts sont significativement plus élevées que celles des autres modes d'occupation des terres (Figure 15A). La teneur en C des fractions grossières F >50 µm (POM), des sols sous forêts (8.4±2.9 mg C g⁻¹ sol) est significativement plus élevée que celles des sols sous plantations d'arbres (3.7±1.4 mg C g⁻¹ sol), palmeraies adultes (3.4±1.5 mg C g⁻¹ sol), palmeraies jeunes (3.1±0.9 mg C g⁻¹ sol) et terres cultivées (2.6±1.1 mg C g⁻¹ sol) (Figure 15A). La teneur en C des fractions F 2-20 µm et F 20-50 µm des sols sous forêts est significativement supérieure (p <0.05) à celles des sols sous plantations d'arbres, palmeraies adultes, palmeraies jeunes et terres cultivées. Il n'y a pas de différence significative (p >0.05) entre les teneurs en C de ces fractions (F>50, F 20-

50 et F2-20 μm) entre les sols sous plantations d'arbres, palmeraies adultes, palmeraies jeunes et terres cultivées (Tableau 15A). Les teneurs en C de la fraction fine (F 0-2 μm) diminuent graduellement des sols sous forêts ($4.5 \pm 2.3 \text{ mg C g}^{-1} \text{ sol}$) aux sols sous plantations d'arbres ($3.1 \pm 1.1 \text{ mg C g}^{-1} \text{ sol}$), palmeraies adultes ($2.0 \pm 0.5 \text{ mg C g}^{-1} \text{ sol}$), palmeraies jeunes ($1.9 \pm 0.4 \text{ mg C g}^{-1} \text{ sol}$) et terres cultivées ($1.7 \pm 0.7 \text{ mg C g}^{-1} \text{ sol}$) (Figure 15A).

Sur la profondeur 10-30 cm, la teneur en C de la fraction FO $>50 \mu\text{m}$ (POM) ne varie pas significativement ($p > 0.05$) en fonction des modes d'occupation des terres. (Figure 15B). Par contre, la teneur en C de la fraction fine (F 0-2 μm) varie significativement ($p < 0.05$) suivant les modes d'occupation des terres. La teneur en C dans cette fraction des sols sous forêts ($2.9 \pm 1.1 \text{ mg C g}^{-1} \text{ sol}$) est significativement plus élevée ($p < 0.05$) que celle des sols sous palmeraies adultes ($1.6 \pm 0.3 \text{ mg C g}^{-1} \text{ sol}$), palmeraies jeunes ($1.5 \pm 0.4 \text{ mg C g}^{-1} \text{ sol}$) et terres cultivées ($1.5 \pm 0.5 \text{ mg C g}^{-1} \text{ sol}$) (Figure 16B). Par contre, la teneur en C de la fraction fine des sols sous forêts n'est pas significativement différente ($p > 0.05$) de celle des sols sous plantation d'arbres ($2.1 \pm 0.1 \text{ mg C g}^{-1} \text{ sol}$) du fait d'une grande hétérogénéité dans les résultats des plantations d'arbres.

La distribution du COS entre les fractions granulométriques varie en fonction des profondeurs. Sur la profondeur 0-10 cm, les POM représentent en moyenne 40% du COS total quel que soit mode d'occupation des terres (Figure 16A, Annexe 7). En profondeur 10-30 cm, les POM ne représentent plus que 29% en moyenne. Le COS total est davantage distribué dans la fraction F 0-2 μm . A 10-30 cm, F 0-2 μm représente en moyenne 40% du COS quel que soit le mode d'occupation des terres (Figure 16B, Annexe 7). Par ailleurs, quel que soit le mode d'occupation des terres considéré, si on considère toute la fraction fine du sol (F 0-20 μm), le C contenu dans cette fraction du sol représente environ 50% et 60% du COS respectivement sur les profondeurs 0-10 cm et 10-30 cm du sol (Annexe 7). La fraction F 20-50 μm représente peu soit environ 10% du COS total. Il y a une forte relation positive ($R^2 > 0.50$) entre la fraction fine (F 0-20 μm) et le COS du sol sur la profondeur 0-10 cm quelle que soit l'occupation du sol (Annexe 8).

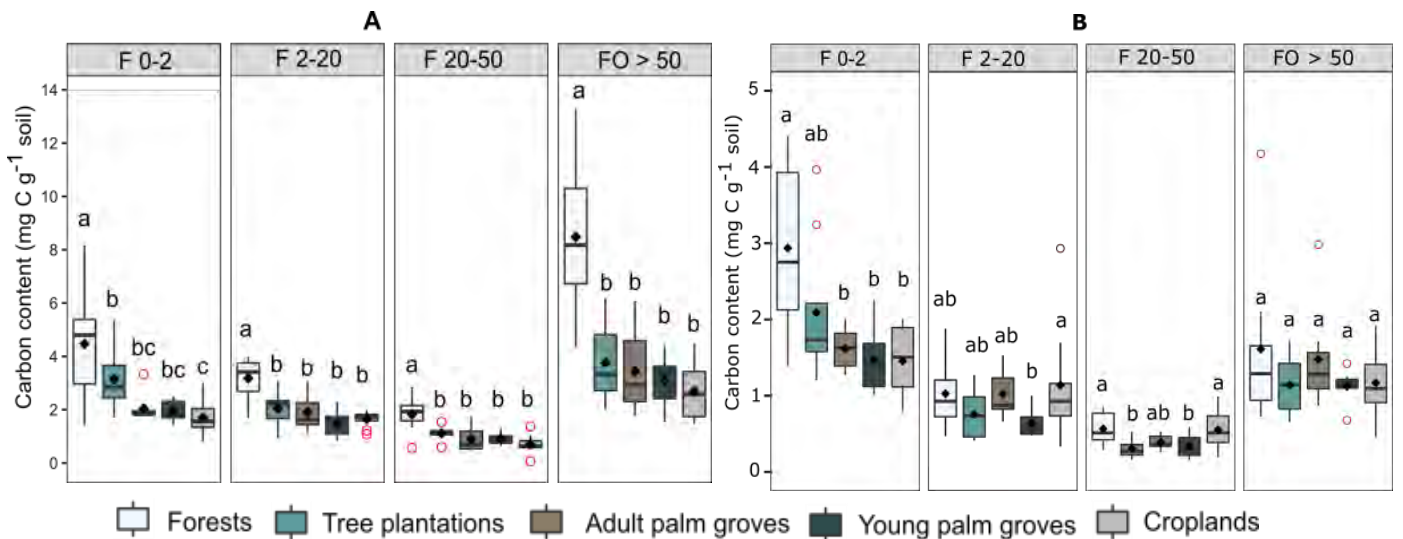


Figure 15: COS associé à chaque fraction du sol en fonction de l'occupation des terres (mg C g⁻¹ sol) sur les profondeurs 0-10 cm (A) et 10-30 cm (B).

Les lignes à l'intérieur des cases indiquent la médiane, les losanges à l'intérieur des cases indiquent la moyenne (n=8), les cases définissent le 25^e et le 75^e percentile, les cercles rouges représentent les valeurs aberrantes et extrêmes. Différentes lettres indiquent une différence significative (p < 0.05) entre les modes d'occupation des sols pour la même profondeur de sol. FO > 50 = fraction organique supérieur à 50 µm, F = fraction organo-minérale. 0-2, 2-20 et 20-50 représentent la taille des particules (µm).

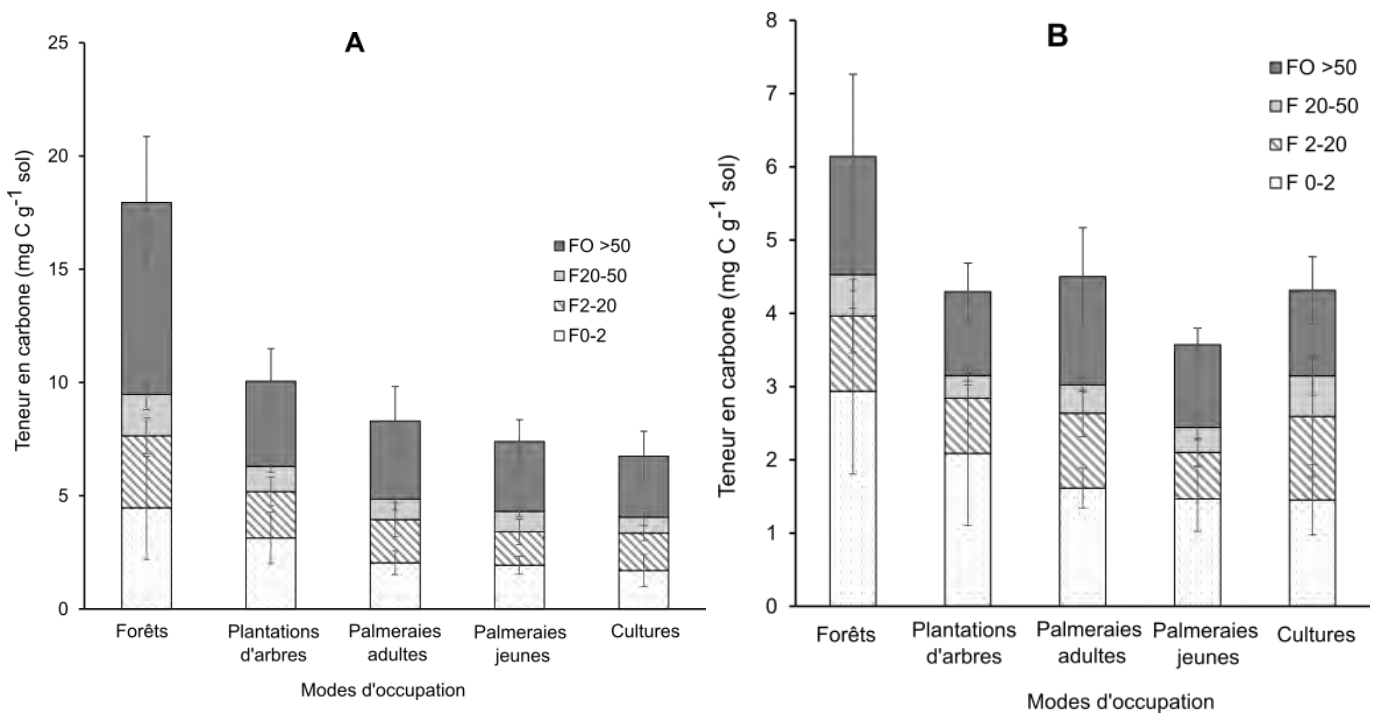


Figure 16: Distribution de la teneur en SOC entre les fractions granulométriques du sol sur les profondeurs 0-10 cm (A) et 10-30 cm (B).

Les barres d'erreur représentent les erreurs standard (n=8). FO > 50 = fraction organique supérieur à 50 µm, F = fraction organo-minérale. 0-2, 2-20 et 20-50 représentent la taille des particules (µm).

3.3.4.3. Relation entre les différentes fractions de C du sol

La corrélation de Pearson effectuée entre les différentes fractions de C montre que la relation entre le CO₂, la MBC, les POM, le C associé aux fractions F 20-50 µm et F 0-2 µm est forte, positive et significative ($R^2 > 0.5$ et $p < 0.05$) sur la profondeur 0-10 cm (Tableau 14). Par contre sur la profondeur 10-30 cm, il n'y a pas de relation entre ces fractions de C (Tableau 15). En revanche à cette profondeur, il y a une forte relation mais négative entre le POxC et la F 0-2 µm du sol (Tableau 15).

L'ACP représente la variabilité des pools de C du sol selon les modes d'occupation des terres. Les deux premières composantes expliquent 78% et 63% de la variabilité des données respectivement sur les profondeurs 0-10 cm et 10-30 cm (Figure 17). Sur la profondeur 0-10 cm, sur la première composante (PC1), les variables ayant le plus d'effet sur la séparation des modes d'occupation des terres sont la MBC et le C des fractions granulométriques du sol. Pour la deuxième composante principale (PC2), le POxC est le principal pool de C qui permet de distinguer les modes d'occupations de sols. Les polygones reflétant les variations intra-usages sont bien séparés sur le biplot pour les forêts et les plantations d'arbres (Figure 17). Par contre, les palmeraies adultes, palmeraies jeunes et terres cultivées ne sont pas bien discriminées. Les forêts se trouvent à l'extrémité positive du PC1 et sont caractérisées par des valeurs élevées en MBC et une accumulation de C dans les fractions granulométriques du sol. En revanche, les palmeraies adultes, jeunes et terres cultivées sont caractérisées par des teneurs élevées en POxC et un faible dégagement du CO₂. Sur la profondeur 10-30 cm, il est difficile de séparer les différentes occupations du sol en tenant compte des pools de C du fait de leur forte variabilité observée dans les forêts.

Tableau 14: Coefficient de corrélation (Pearson) entre les différentes fractions de C du sol étudiées sur la profondeur 0-10 cm

	CO ₂	MBC	POxC	FO >50	F 20-50	F 2-20
MBC	0.55***					
POxC	-0.35*	-0.38**				
FO >50	0.55***	0.80***	-0.14 ns			
F 20-50	0.59***	0.53***	-0.30*	0.66***		
F 2-20	0.44**	0.78***	-0.32*	0.78***	0.63***	
F 0-2	0.50***	0.86***	-0.34*	0.86***	0.53***	0.80***

MBC : : Carbone de la biomasse microbienne ; carbone oxydable au permanganate (POXC) ; FO >50 = fraction organique supérieur à 50 µm, F = fraction organo-minérale. 0-2, 2-20 et 20-50 représentent la taille des particules (µm). "ns" : relation non significative ($p > 0.05$) ; "**", "***", "****" : relation significative respectivement $p < 0.05$, 0.01 , 0.001

Tableau 15: Coefficient de corrélation (Pearson) entre les différentes fractions de C du sol étudiées sur la profondeur 10-30 cm

	CO ₂	MBC	POxC	FO >50	F 20-50	F 2-20
MBC	0.08 ns					
POxC	-0.11 ns.	-0.33*				
FO >50	-0.06 ns	0.53***	0.28 ns			
F 20-50	0.25 ns	0.4*	0.14 ns	0.42**		
F 2-20	0.1 ns	0.23 ns	0.24 ns	0.45**	0.47**	
F 0-2	0.09 ns	0.72***	-0.50***	0.14 ns	0.38*	0.21 ns

MBC : : Carbone de la biomasse microbienne ; carbone oxydable au permanganate (POxC) ; FO >50 = fraction organique supérieur à 50 µm, F = fraction organo-minérale. 0-2, 2-20 et 20-50 représentent la taille des particules (µm). "ns" : relation non significative (p>0.05) ; "*", "**", "***" : relation significative respectivement p < 0.05, 0.01, 0.001

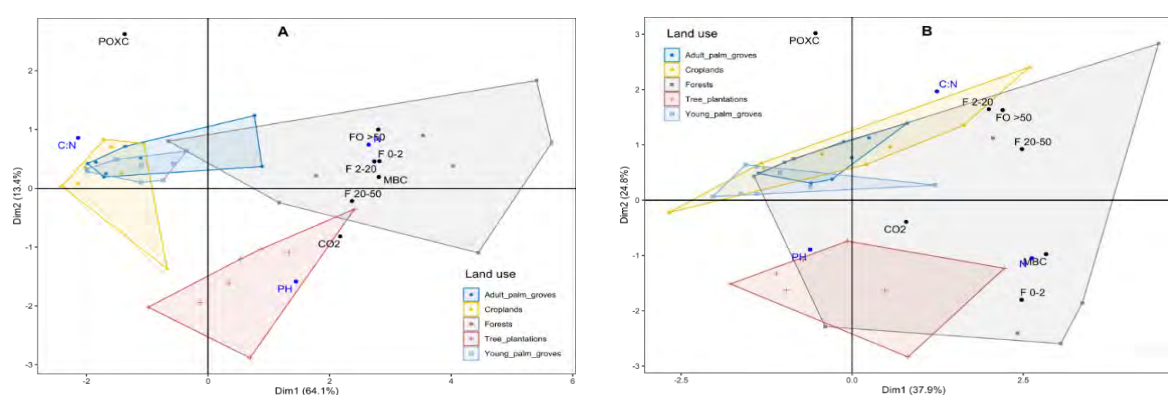


Figure 17: Analyse en composantes principales des différentes fractions de C sur les profondeurs 0-10 cm (A) et 10-30 cm (B).

3.4. Discussion

3.4.1. Effet des modes d'occupations des terres sols sur la décomposition de la litière

La perte de masse des thés verts est plus importante que celle des thés Rooibos après 90 jours d'incubation quel que soit le mode d'occupation des terres (Figure 13). Ces résultats sont similaires à ceux obtenus par Djukic et al. (2018) dans une étude globale sur la perte des différents types de thés suivant un gradient climatique et dans différentes occupations des terres. La qualité initiale (rapport C:N, teneur en éléments hydrosolubles, teneur en nutriment) de chaque type de thé influence directement leur respective taux de perte de masse (Bradford et al., 2016 ; Zhang et al., 2008).

Sous les terres cultivées, la masse restante du thé vert est significativement plus élevée (p < 0.01) par rapport à celle restante dans les forêts et les plantations d'arbres (Figure 13). Ces résultats peuvent être expliqués par la biomasse et l'activité des

microorganismes du sol. En effet, au tout début de la décomposition, de nombreux groupes de microorganismes assurent la minéralisation des composés C labiles. Au cours de la décomposition et en raison de la complexité du substrat, les groupes de décomposeurs deviennent sélectifs (McGuire et Treseder, 2010). Or nos résultats ont montré que la biomasse microbienne est plus importante dans les sols sous forêts et plantation comparativement aux sols sous terres cultivées (Tableau 12).

Le type de thé par conséquent le type de litière a plus d'influence sur la perte de masse des thés (78 %) comparativement aux modes d'occupations des terres (3%) (Annexe 5). Ce résultat implique que de potentielles modifications de la végétation suite aux changements d'usages ou d'occupations des terres pourraient avoir d'effets importants sur la décomposition de la matière organique, uniquement en raison des différences de qualité de la litière (Cornwell et al., 2008 ; Djukic et al., 2018).

Le TBI est conçu pour mesurer la décomposition de la litière par les microorganismes du sol. Le taux de décomposition k plus élevé dans les sols sous forêts comparativement aux autres modes d'occupation des terres suggère une forte activité des microorganismes des sols sous forêts (Figure 13A, Kagezi et al., 2016, Duddigan et al. 2020). La décomposition de la MO plus rapide sous les forêts comparativement aux plantations d'arbres peut être une conséquence de la structure de la végétation des forêts avec une forte diversité d'espèces d'arbres et donc de litière. Cette diversité augmente la biomasse microbienne des sols (Tableau 12) mais également la diversité des populations microbiennes du sol (Hansen 2000, Nilsson et Wardle 2005 ; Tresch et al. 2019) favorisant ainsi la décomposition des litières. La diminution du taux de décomposition k des litières des sols agricoles (terres cultivées et palmeraies) s'explique par des biomasses microbiennes plus faibles (Tableau 12) et peut être la conséquence des pratiques de fertilisation minérale des sols agricoles induisant réduction de la biomasse microbienne et de la diversité des communautés des décomposeurs (Kagezi et al. 2016 ; Zang et al., 2016). Teneur en C des sols et biomasse microbienne diminuent généralement avec l'intensification de l'utilisation des terres (Don et al., 2011 ; Cardozo Junior et al., 2016). Nos résultats sont en accord avec des études précédentes qui ont rapporté des taux de décomposition k plus élevés dans les forêts non perturbées que dans les systèmes perturbés (Attignon et al., 2004 ; Becker et Kuzyakov, 2018). En outre, le taux de décomposition plus élevé sur les terres cultivées comparativement aux plantations d'arbres implique une accélération du renouvellement rapide des litières et matières organiques sur les sites agricoles

(Mganga & Kuzyakov, 2014 ; Becker et al., 2015). Ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les microorganismes du sol des plantations d'arbres sont moins efficaces dans la décomposition de la MO (Pabst et al., 2016). Dans notre étude il est en effet notable que la respiration par unité de microorganismes (qCO_2) dans les sols cultivés est particulièrement élevée (Tableau 12).

Le mode d'occupation n'a pas d'effet significatif sur le taux de stabilité S . Toutefois, on constate que les sols cultivés ont la plus faible valeur de S . Ce résultat traduit que les litières ont tendance à être moins stabilisées sous ces usages comparativement aux autres usages de sols (Keuskamp et al., 2013) et peut expliquer en partie les plus faibles teneurs en carbone en surface des sols cultivés comparativement aux plantations d'arbre et les forêts (Chapitre 2, tableau 4). Ce facteur est influencé par les propriétés physico-chimique et biologique (surtout la structure de la communauté microbienne) sous les modes d'occupation des terres (Becker et Kuzyakov, 2018 ; Duddigan et al., 2020 ; Saint-Laurent et Arsenault-Boucher, 2020). Il serait alors judicieux d'étudier l'impact de ces modes d'occupation sur la structure de la communauté microbienne du sol.

3.4.2. Effet des modes d'occupations des terres sols sur l'activité microbienne du sol

La biomasse microbienne et son activité métabolique de respiration sont fortement influencées par les modes d'occupation des terres (Figure 14 et Tableau 12) surtout en surface sur la profondeur 0-10 cm (Figure 14A). Les biomasses microbiennes et les émissions de CO_2 des sols sous forêts et sous plantations d'arbre sont significativement plus élevées que celles des palmeraies et des terres cultivées (Tableau 12). Ces résultats sont en adéquation avec la littérature, biomasse microbienne et respiration du sol sont fortement impactés par l'usage des sols et la teneur en SOC (Wang et al., 2013 ; Frisque, 2007). En effet, la richesse du milieu en matière organique est favorable à l'augmentation de la biomasse microbienne dans le sol qui est responsable du dégagement de CO_2 (Sowerby et al., 2000 ; Colman et Schimel, 2013). Le dégagement du CO_2 est un indicateur du processus de minéralisation de la matière organique (Creamer et al., 2014). La minéralisation de la matière organique est plus donc plus forte sous forêts et plantations comparativement aux palmeraies adultes et terres cultivées. Cette forte minéralisation de la MO, liée à l'activité des microorganismes du sol, est due à la disponibilité et le renouvellement fréquent de la litière dans les forêts et les plantations d'arbres. En effet, la forte

disponibilité et le renouvellement fréquent de la litière améliorent les caractéristiques physico-chimiques du sol et créent des conditions favorables aux microorganismes entraînant une forte respiration microbienne ainsi qu'une forte minéralisation de la matière organique (Luo et Zhou, 2006 ; Bertolino et al., 2010 ; Gu & Riley, 2010 ; Fan et al., 2013). La respiration microbienne des sols plantés i.e. les forêts, plantations et palmeraies est plus élevée par rapport aux terres cultivées. Ceci peut être d'une part expliqué par l'apport de C organique par les exsudats et les débris racinaires qui sont généralement plus décomposables que le C organique natif (Dennis et al., 2010 ; Seneviratne et al., 2020). D'autre part, il peut être également expliqué par les litières importantes dans ces modes d'occupations (Houssoukpèvi et al., 2022a, Chapitre 2). La biomasse microbienne diminue généralement avec l'intensification de l'utilisation des terres (Don et al., 2011 ; Cardozo Junior et al., 2018).

En profondeur, la respiration microbienne diminue par rapport à la surface. Il y a également une diminution de la biomasse microbienne et la teneur en SOC à 10-30 cm comparativement à 0-10 cm (Tableau 12 et 13, Banerjee et al., 2006 ; Maharjan et al., 2017). A 10-30 cm, les respirations microbiennes ne sont plus différentes selon les modes d'occupation des terres (Figure 14B).

La respiration microbienne n'est pas un indicateur suffisant pour apprécier l'activité microbienne globale selon les modes d'occupation et d'usages des terres. En effet, une respiration microbienne élevée ne traduit toujours pas des conditions favorables à l'activité biologique. Des indices tels que le quotient microbien (q_{mic}) ou le quotient métabolique (qCO_2) permettent d'apprécier plus précisément l'activité microbienne de sols sous différentes occupations (Kaschuk et al., 2010).

L'activité microbienne par unité de biomasse microbienne, ou quotient métabolique qCO_2 , faible mesurée sous forêt indique une plus grande efficacité de la fonction microbienne dans ces sols (Tableau 12). Les plus faibles valeurs de qCO_2 , reflètent d'une diminution de besoin en énergie de maintenance de la communauté microbienne dans les forêts, et les plantations d'arbres en surface. En revanche, le qCO_2 élevé observé dans les terres cultivées suggère que la conversion du carbone total en carbone microbien est moins efficace sous ce mode d'occupation (Anderson et Domsch 2010 ; Dinesh et Chaudhuri, 2013 ; Fterich et al., 2014). Dans les terres cultivées, la faible teneur en substrat disponible, les plus faibles valeurs de pH (Tableau 11) et les travaux superficiels des sols peuvent induire un stress des microorganismes qui détournent leur énergie de la croissance vers la maintenance

(Anderson & Domsch, 2010 ; Hungria et al. 2009 ; Kaschuk et al., 2011 ; Mangalassery et al., 2015).

Le quotient microbien (q_{mic}) est élevé dans les forêts et plantations comparativement aux terres cultivées (Tableau 12). Par ailleurs, le rapport CO_2/SOC des forêts et plantations d'arbres est plus faible comparativement aux terres cultivées (Tableau 13). Ces résultats indiquent qu'il y a plus de disponibilité de substrat carboné pour les microorganismes dans les forêts et plantation d'arbres. Ces résultats traduisent également que les communautés microbiennes de ces sols sont plus efficaces en termes d'utilisation du C comparativement aux autres modes d'occupation des terres (Rodrigues et al., 2015). Le q_{mic} est également un indicateur utilisé pour apprécier les changements de statut de la matière organique. Les valeurs sont habituellement comprises d'après la littérature entre 1 et 4 $g C_{MBC} 100 g^{-1} C soil$ (Sparling 1992). Les valeurs du q_{mic} des forêts et des plantations d'arbres se situent dans les valeurs basses de cette fourchette, mais les valeurs de q_{mic} dans les sols sous palmeraies et culture sont encore plus faibles. Un q_{mic} plus élevé suggère une plus forte partie du C organique du sol sous forme de biomasse microbienne, ce qui a été observé sous forêt comme ici par Rodrigues et al. (2015). On peut donc conclure le qCO_2 faible des forêts et des plantations signifie un taux de renouvellement faible de la biomasse microbienne, avec une tendance à l'accumulation, voire à une stabilisation du C dans ces sols. La proportion de C organique sous forme microbienne particulièrement faible dans les sols des palmeraies et des sols cultivés peut s'expliquer par des modes de gestion organique des sols (peu de litière, slash and burn et/ou travail du sol parfois) qui ne favorise pas la constitution d'un pool microbien important.

3.4.3. Effet des modes d'occupations des terres sols sur les pools de C du sol

Les modes d'usage des terres ont influencé significativement la teneur en COS quelle que soit la profondeur échantillonnée (Tableau 13). Sur la profondeur 0-10 cm, les couches de litières et les racines de arbres associées aux populations microbiennes du sol expliquent la forte concentration en COS des sols sous les forêts et les plantations par rapport aux autres modes d'occupation des terres (Gelaw et al., 2014 ; Hounkpatin et al., 2018 ; Olorunfemi et al., 2020).

Les indicateurs de la nature labile de la matière organique du sol, la teneur en $POxC$, les rapports $POxC/SOC$ et CO_2/SOC , sont tous plus élevés dans les terres cultivées comparativement aux forêts et plantations d'arbres (Tableau 13). Le $POxC$ représente un pool de matière organique labile transformer par les microorganismes

du sol (Conteh et al., 1999 ; Moebius-Clune et al., 2016). Le POxC élevé des terres cultivées par rapport aux autres modes d'occupation des terres s'explique par une transformation des débris organiques en matière organique labile, ce qui se traduit par un rapport POxC/SOC plus élevé (Vesh et al., 2018). La quantité de litière disponible dans les modes d'occupations est également un facteur déterminant de la teneur en POxC (Liang et al., 2012 ; Culman et al., 2012). En effet, la litière est plus importante dans les palmeraies adultes comparativement aux forêts et aux plantations d'arbres (Houssoukpèvi et al., 2022a). De plus le rapport CO₂/SOC élevé dans les terres cultivées indique que la majorité de la MO décomposée dans ces sols est la fraction labile (Xu et al., 2011).

La profondeur influence significativement la répartition du COS dans les fractions granulométriques du sol (Figure 15). Sur 0-10 cm, le C est plus accumulé dans la fraction grossière (Figure 15A, Annexe 7), la F > 50 µm représente de 40% du C total. Ces résultats sont en accord avec les observations précédentes pour des sols sableux qui accumulent une majorité de carbone dans les fractions grossières sous forme de débris végétaux (POM > 50 µm) (Fujisaki et al., 2018). La quantité de C associé à la fraction fine dépend de la quantité de fractions fines des sols (Annexe 8) en surface comme en profondeur. Sur 10-30 cm, le C s'accumule davantage dans la fraction fine (Figure 15B, Annexe 7), la F < 20 représente de 60 % du C total. Ces résultats confirment que le COS s'accumule préférentiellement sur les particules d'argile et de limons fins ou dans des microagrégats de taille limoneuse dans les horizons de profondeurs (Cardinael et al., 2015 ; Bounouara et al., 2017).

Le mode d'occupation des terres influence significativement la répartition du COS dans les fractions granulométriques du sol (Figure 15). A 0-10 cm, les POM sont significativement plus élevés dans les forêts comparativement aux autres modes d'occupation des terres (Figure 15A). Ce qui peut être attribué à des apports de feuillage et de litière racinaire, plus élevés dans les forêts (Sainepo et al., 2018 ; Vanguelova et al. 2013, Błońska et al. 2017). La différence de quantité de POM entre les forêts et les plantations d'arbres peut s'expliquer par la diversité et la qualité des litières des forêts qui peuvent être des facteurs clés de la décomposition des litières (Bradford et al., 2016). La non restitution des résidus de récoltes et le travail superficiel du sol sont les facteurs qui expliquent le faible niveau des POM observé au niveau des terres cultivées. Nos résultats montrent également que le C associé aux fractions fines des sols est significativement plus élevé dans les forêts comparativement aux autres

modes d'occupations des terres. Ces résultats s'expliquent l'âge des forêts étudiées, installées depuis plusieurs dizaines d'années et bénéficiant d'apport régulier de C végétal aérien et souterrain. Ce C associé aux fractions fines provient de la matière organique dissoute issue de cette dégradation (Rubino et al. 2010 ; Sanderman et al. 2014), de l'exsudation racinaire de composés rhizosphériques labiles et de composés microbiens (Mambelli et al. 2011; Vidal et al. 2018; Rossi 2019). Ainsi parallèlement aux POM, les quantités de carbone associé fractions fines sont de plus en plus faibles avec de pauvres apports en C (Figure 15).

3.4.4. Relation entre les différents pools de C du sol en fonction des modes d'occupations des terres

Sur la profondeur 0-10 cm, le regroupement des modes d'occupations des terres en fonction des différents pools de C montre que les systèmes gérés intensément par l'homme c'est-à-dire les palmeraies adultes, les palmeraies jeunes et les terres cultivées sont similaires en termes de pools de C (Figure 17). Ces résultats suggèreraient que l'élimination de la végétation naturelle suivie de l'agriculture (Roscoe et Buurman 2003 ; Lal, 2004) diminuent les niveaux de MOS en exposant le COS à la décomposition oxydative par les microorganismes (Tivet et al. 2013). Les forêts montrent une forte variabilité et des pools de C caractérisés par des valeurs élevées en MBC et une accumulation de C dans toutes les fractions granulométriques du sol. La forte variabilité observée entre les différents échantillons issus de la forêt est à rapprocher de la forte variabilité des apports organiques des biomasses et litières observée chapitre 2. Le pool microbien (MBC) même si les microorganismes du sol sont les principaux agents de décomposition du COS, semblent également être une source non négligeable de COS (Cotrufo et al., 2013 ; Kallenbach et al., 2016). Ils contribuent à la quantité de COS et cette contribution est d'autant plus élevée dans les sols sous forêt avec un q_{mic} ($g C_{MBC} 100 g^{-1} C soil$) plus élevé. Par ailleurs, la forte corrélation entre les POM et la MBC (Tableau 14) démontre de l'efficacité avec laquelle les microorganismes incorporent la matière végétale dans leur biomasse (Cotrufo et al., 2013). En effet, les résidus végétaux chimiquement complexes favorisent l'efficacité des communautés microbiennes pour convertir le substrat en biomasse (Bonner et al., 2018 ; Fanin et Bertrand, 2016) ce qui semble être le cas sous forêt plus que sous les terres cultivées. En outre on a également noté une forte corrélation entre la MBC et la F 0-2 μm (Tableau 14). La forte teneur de C associée aux fractions fines du sol dans les forêts traduit des quantités de COS stable plus élevées dans les

forêts comparativement aux autres modes d'occupation des terres (Fujisaki et al., 2018). En effet, cette fraction du COS associée à la matrice minérale a un taux de renouvellement lent du fait de la non-accessibilité aux micro-organismes du sol (Christensen, 2001 ; Six et al. 2002). Ces résultats illustrent bien des processus de stabilisation du C dans les sols de forêt avec une biomasse microbienne active qui favorise la décomposition des litières (cf, Figure 13A) mais aussi la stabilisation de pools de C stables. Les plantations d'arbre ne fonctionnent généralement pas comme les forêts (Figure 17). Il existe une forte variabilité entre les plantations qui s'expliquent notamment par de fortes disparités de gestion et d'âge entre les plantations étudiés (Chapitre 2) Les plantations d'arbre ont des valeurs de pools de C parfois intermédiaires entre la forêt et les sols cultivés mais le plus souvent non significativement différentes des sols cultivés (Figure 15). Les pratiques de gestion des terres cultivées et des palmeraies sur Ferralsols du plateau d'Allada en revanche ne favorisent pas une stabilité à long terme du C du sol et par conséquent le stockage de C.

3.5. Conclusion

Cette étude a montré l'effet des modes d'occupation des terres sur la décomposition, la minéralisation et la stabilisation de la MOS dans les agro-écosystèmes sur Ferralsols du plateau d'Allada. Les résultats ont montré que la litière tend à se stabiliser plus dans les usages les moins perturbés par l'homme (forêts voire plantation d'arbre) comparativement à ceux gérés intensément par l'homme (palmeraies et terres cultivées). La forte disponibilité des litières dans les sols sous forêts explique la forte activité des microorganismes du sol dans ces usages. L'activité des microorganismes contribue plus à la stabilisation du COS dans les forêts comparativement aux modes d'occupation où les sols sont gérés de façon intensive. Nos résultats montrent l'importance de la disponibilité et de la qualité de la litière dans la stabilisation de la MOS. Il faut donc faire la promotion des pratiques de gestion de terre qui améliorent la disponibilité de la matière organique ou de litières variées sur le plateau d'Allada.

Le chapitre suivant a permis d'analyser l'effet des modes d'occupation des terres sur la biodiversité des sols, plus précisément la macrofaune du sol, actrice majeur de la décomposition de la litière.

Chapitre 4 : Diversité, abondance et activité de la faune du sol dans les agro-écosystèmes sur Ferralsols du plateau d'Allada au Sud du Bénin

Ce chapitre est rédigé sous forme d'article et n'est pas encore soumis dans une revue.

4.1. Introduction

L'activité de la faune du sol est essentielle au fonctionnement des écosystèmes (FAO et al., 2020; Lavelle, 1997). La faune du sol soutient directement ou indirectement la fourniture des services écosystémiques tels que la décomposition de la matière organique (MO), le recyclage des nutriments et le maintien de propriétés physiques du sol favorables à la croissance des plantes (Barrios, 2007; Bernard et al., 2012). Elle peut également être utilisée comme ressource pour améliorer le fonctionnement du sol et la nutrition des plantes (Ratsiatosika et al., 2021; Trap et al., 2021). Les activités de la faune du sol affectent le cycle de carbone (C) en favorisant soit les émissions des gaz à effet de serre (GES) via la décomposition de la MO du sol, soit l'absorption de C de l'atmosphère et son intégration dans les sols via la croissance des plantes, le mélange des MOS avec la matrice du sol et la formation de structures favorables à la stabilisation du C dans les sols (FAO et al., 2020). L'étude de la faune du sol est également un outil de diagnostic de la qualité des sols (Gruss et al., 2022; Yin et al., 2020). L'abondance et la diversité de la faune du sol sont utilisées comme indicateur pour l'évaluation des services écosystémiques du sol dans les paysages agricoles (Velasquez & Lavelle, 2019). La connaissance de l'effet des occupations des terres et des pratiques de gestion des sols sur la diversité et l'activité de la faune du sol est donc nécessaire (Gruss et al., 2022).

Cependant, tout comme la biodiversité des écosystèmes terrestre en général, la biodiversité du sol est également menacée par les changements globaux à toutes les échelles (FAO et al., 2020; Newbold et al., 2015) et est sensible aux changements des conditions du sol (Vasconcellos et al., 2013). Les changements d'occupation des terres, par exemple l'urbanisation, la déforestation, et l'intensification de l'utilisation des terres cultivées sont les principaux facteurs de la perte de biodiversité des sols (FAO et al., 2020; Ponge et al., 2013; Tsiafouli et al., 2015). Ces changements d'usage des sols vers la déforestation et l'agriculture intensive sont souvent accompagnés d'une baisse d'apports organiques au sol affectant ainsi la disponibilité en nourriture des organismes du sol (Mbau et al., 2015; Ponge et al., 2013). La biomasse des organismes, la diversité taxonomique, mais également la diversité fonctionnelle de la

faune du sol, sont alors altérées (Gonçalves et al., 2020; Kamau et al., 2017a; Zhu & Zhu, 2015). Le travail du sol lié à la mise en culture perturbe aussi le sol et tue les grandes espèces telles que les vers de terre (Ayuke et al., 2011). Par contre, les pratiques de gestion des terres permettant l'augmentation de la MO du sol telles que la fertilisation organique ou l'utilisation de plantes de couvertures induisent une augmentation de la diversité et de l'abondance des invertébrés du sol comme les vers de terre et les collemboles (Blanchart et al., 2006; Rakotomanga et al., 2016; Zhu & Zhu, 2015). Enfin si les modifications d'occupation des sols modifient l'hétérogénéité spatiale des propriétés du sol qui sous-tendent la distribution de la faune du sol (Kamau et al., 2017b), elles peuvent également contribuer à modifier la distribution de la faune. Plusieurs études montrent la sensibilité de la biodiversité des sols aux modifications d'occupation des terres, mais reste peu étudiée. Il y a peu de données chiffrées. La biodiversité de la faune des sols selon leur occupation est donc un élément essentiel à caractériser pour leur qualité.

Ces informations sont d'autant plus cruciales dans les milieux où il y a une forte dynamique de l'occupation des terres comme le plateau d'Allada au sud du Bénin (Tchibozo, 2020 ; Houssoukpèvi et al., 2022b). Le plateau d'Allada est caractérisé par une diversité et une forte dynamique d'occupation des terres. Ces 20 dernières années, les surfaces des forêts ont diminué au profit des surfaces bâties et des plantations de tecks et de palmier à huile (Houssoukpèvi et al., soumis). Ces occupations des terres du plateau d'Allada ont des niveaux de stock de C du sol très différenciés (Houssoukpèvi et al., 2022a). Concernant la faune du sol, seuls les effets des pratiques de fertilisation ou de gestion des forêts sur la faune du sol (Attignon et al., 2005; Blanchart et al., 2006) existent. Par contre, très peu d'informations existent sur la diversité, l'abondance et l'activité de la faune du sol dans les principales occupations des sols de la région, i.e. forêt, plantation d'arbres, plantation de palmiers à huile et terres cultivées en culture annuelle ou bi annuelle. C'est pour cela que la présente étude vise à étudier l'effet des modes d'occupations des Ferralsols du plateau d'Allada sur la diversité des grands groupes de la macrofaune du sol et sur l'activité alimentaire de la mésofaune. Les objectifs spécifiques de l'étude sont de quantifier l'effet des modes d'occupations des terres sur : (i) l'abondance et la diversité de la faune du sol grâce à des tris et identification des principaux ordres de la macrofaune sur le terrain et (ii) sur l'activité alimentaire de la mésofaune sol grâce à l'utilisation de bait lamina tests. L'hypothèse émise est la suivante : l'abondance, la

diversité et l'activité alimentaire de la faune du sol diminuent avec l'intensification de l'utilisation des terres.

4.2. Matériel et méthodes

4.2.1. Milieu d'étude

Les travaux ont été réalisés dans les 10 parcelles étudiées dans le chapitre précédent (Tableau 10).

4.2.2. Echantillonnage de la faune du sol

L'échantillonnage de la macrofaune a été fait à la fin de la petite saison des pluies au sud du Bénin (Novembre 2020) selon la méthode de prélèvement de Tropical Soil Biology and Fertility (Anderson & Ingram, 1993). Brièvement, 10 monolithes de sol, i.e. blocs de sol de 25 x 25 x 30 cm, ont été prélevés de façon aléatoire dans les parcelles. La distance qui sépare deux monolithes varie en fonction de la superficie des parcelles et est comprise entre 5 et 20 m. La faune du sol de chaque monolithe est triée à la main sur le terrain et conservée dans des flacons en plastique contenant de l'alcool à 70%. Au laboratoire, à l'aide d'une loupe binoculaire, l'identification de la faune a été faite au niveau de l'ordre en utilisant la clé d'identification proposée par Ruiz et al. (2008).

L'abondance (ind m⁻²), la richesse taxonomique (S) et les indices de diversité de Shannon (H') et d'équitabilité de Pielou (J) sont les indicateurs utilisés pour apprécier l'effet de l'occupation des terres sur la diversité de la faune du sol (Flynn et al., 2011; Reiss et al., 2009). L'abondance de la faune est le nombre total d'organismes identifiés par unité de surface (m²). La richesse taxonomique est le nombre d'ordres obtenus par occupation de terres. La richesse taxonomique moyenne (S') dans chaque mode d'occupation des terres. L'indice de Shannon (H') est calculé avec l'équation 11 (Magurran, 1988). Cet indice de diversité spécifique tient compte du nombre d'ordres présents et de la répartition des organismes dans un milieu.

$$\text{Equation 11: } H' = -\sum \left(\frac{n_i}{N}\right) \text{Log}_2\left(\frac{n_i}{N}\right)$$

Où n_i est le nombre d'organisme d'un ordre i identifié sur une parcelle ; N le nombre total d'organismes observés sur la parcelle.

L'indice d'équitabilité de Pielou (J), calculé avec l'équation 12, exprime la répartition des espèces au sein d'une population (Magurran, 1988). Cet indice varie

de 0 (présence d'un seul ordre dans tout le milieu) à 1 (abondance identique des ordres dans le milieu).

Equation 12 : $J = H' / \text{Log}_2 S$

Où S est la richesse taxonomique et H l'indice de Shannon.

4.2.3. Activité alimentaire du sol : test de Bait lamina

L'activité alimentaire de la mésofaune du sol dans chacune des occupations des terres été mesurée en utilisant la méthode de Bait lamina (Terra Protecta GmbH, Berlin, Allemagne) (Törne, 1990). La méthode utilise des languettes fines en PVC (1 x 6 x 120 mm) avec 16 trous de 1,5 mm de diamètre et espacés de 5 mm, remplis d'appât. Les appâts utilisés dans notre étude sont constitués d'un mélange de cellulose (70%), de feuilles (teck + niébé + palmier) broyées tamisées à 100 µm (27%) et d'agar-agar (3%). Au total, 160 languettes à raison de 16 languettes par parcelle ont été insérées dans le sol pendant 21 jours durant le mois d'Octobre 2020. Deux blocs de 8 languettes ont été installés dans chaque parcelle. Les deux blocs sont écartés de 5 à 20 m selon la superficie de la parcelle (5 et 20 m). Chaque bloc de 8 languettes est installé suivant une grille de 30 x 30 cm. L'activité alimentaire a été enregistrée de 0 (sans perforation = aucune preuve d'alimentation) à 1 (perforation partielle ou complète = preuve d'alimentation). L'activité alimentaire de la faune du sol a été exprimée en % des trous perforés dans l'ensemble des languettes pour chaque mode d'occupation des terres.

4.2.4. Analyses statistiques

Toutes les analyses ont été effectuées avec le logiciel R 4.0.3 (R Development Core Team, 2020). Pour cela, le modèle linéaire généralisé à effet mixte avec une distribution de Poisson a été utilisé pour tester l'effet des modes d'occupation des sols sur les différents organismes identifiés. Le test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été utilisé pour évaluer l'effet des modes d'occupations des terres sur les indices de diversités étant donné que toutes les conditions nécessaires pour une analyse de variance ne sont pas réunies notamment la normalité des résidus et l'homogénéité des variances. Afin d'identifier les organismes indicateurs d'un mode d'occupation de terre, une analyse des espèces indicatrices a été réalisée à l'aide de la fonction *multipatt* du package "indicspecies" (De Caceres et al., 2016). Cette analyse combine l'abondance relative d'un groupe d'organismes dans une occupation et la fréquence relative d'occurrence du groupe dans une occupation (Dufrêne & Legendre, 1997). La

signification des valeurs indicatrices a été testée par la méthode de Monte Carlo (sur la base de 1000 permutations). Le modèle linéaire généralisé à effet mixte avec une distribution binomiale a été utilisé pour tester l'effet des modes d'occupation des sols sur l'activité alimentaire de la faune du sol. Les distributions binomiales ont été utilisées parce que l'activité alimentaire a été ajustée comme une variable binaire. Des comparaisons post-hoc des tests de moyenne ont été effectuées pour le facteur indépendant (mode d'occupation des terres) en utilisant le test de Tukey-HSD au niveau de probabilité de 5%. Enfin, une corrélation de Pearson a été réalisée afin d'examiner la relation entre l'abondance des groupes d'organismes dominants collectés, l'abondance totale des organismes et l'activité alimentaire de la faune du sol.

4.3. Résultats

4.3.1. Effet des modes d'occupations des terres sur l'abondance et la diversité de la macrofaune du sol

Au total, 40068 individus ont été collectés, appartenant à 6 classes et 18 ordres. L'abondance totale de la faune du sol décroît des forêts (10304 individus) à la plantations d'arbres (8356 individus), les palmeraies jeunes (8224 individus), les terres cultivées (7344 individus) et les palmeraies adultes (5840 individus) (Figure 18A). La richesse taxonomique des organismes décroît de 16 ordres dans les forêts à 13 dans les terres cultivées (Tableau 16).

Les modes d'occupation des sols ont un effet significatif ($\chi^2=12.35$ $p<0.05$) sur l'indice de diversité de Shannon-Wiener (H') (Tableau 16). L'indice de diversité des sols cultivés est significativement plus faible comparativement à celui des forêts, plantations d'arbres et palmeraies adultes (Tableau 16). La macrofaune du sol est moins diversifiée dans les sols cultivées comparativement aux autres modes d'occupation. Par contre, l'indice de diversité est identique dans les forêts, plantation d'arbres et palmeries adultes. Quelque soit le modes d'occupation, la diversité est assez peu dominée par un ordre en particulier, puisque l'indice d'équitabilité de Pielou (J) est compris entre 0.76 et 0.85 et n'est pas affecté significativement par le mode d'occupation ($\chi^2= 7.81$ $p =0.09$).

L'importance relative de chacun des ordres est modifiée selon les modes d'occupation des terres (Figure 18B). Si on considère les ordres dominants, c'est-à-dire représentant 90% de l'ensemble des organismes collectés, dans les forêts les ordres dominants sont les fourmis (28%), les coléoptères (19%), les diplopodes

(15%), les vers de terres (10%) et les isoptères (10%). Les vers de terre (24%), isoptères (21%), les fourmis (14%), les diplopodes (13%) et les coléoptères (13%) sont plus abondants dans les plantations d'arbres. Dans les palmeraies adultes, on observe beaucoup plus les fourmis (20%), les vers de terre (19%), les isoptères (13%), les diplopodes (13%), les chilopodes (8%) et les isopodes (8%). Dans les jeunes palmeraies, les ordre les plus identifiés sont : fourmis (32%), vers de terre (27%), isoptères (15%), diplopodes (7%) et coléoptères (10%). Les terres cultivées sont beaucoup plus riches en ver de terre (45%), fourmis (17%), coléoptères (17%), diplopodes (7%) et isoptères (4%).

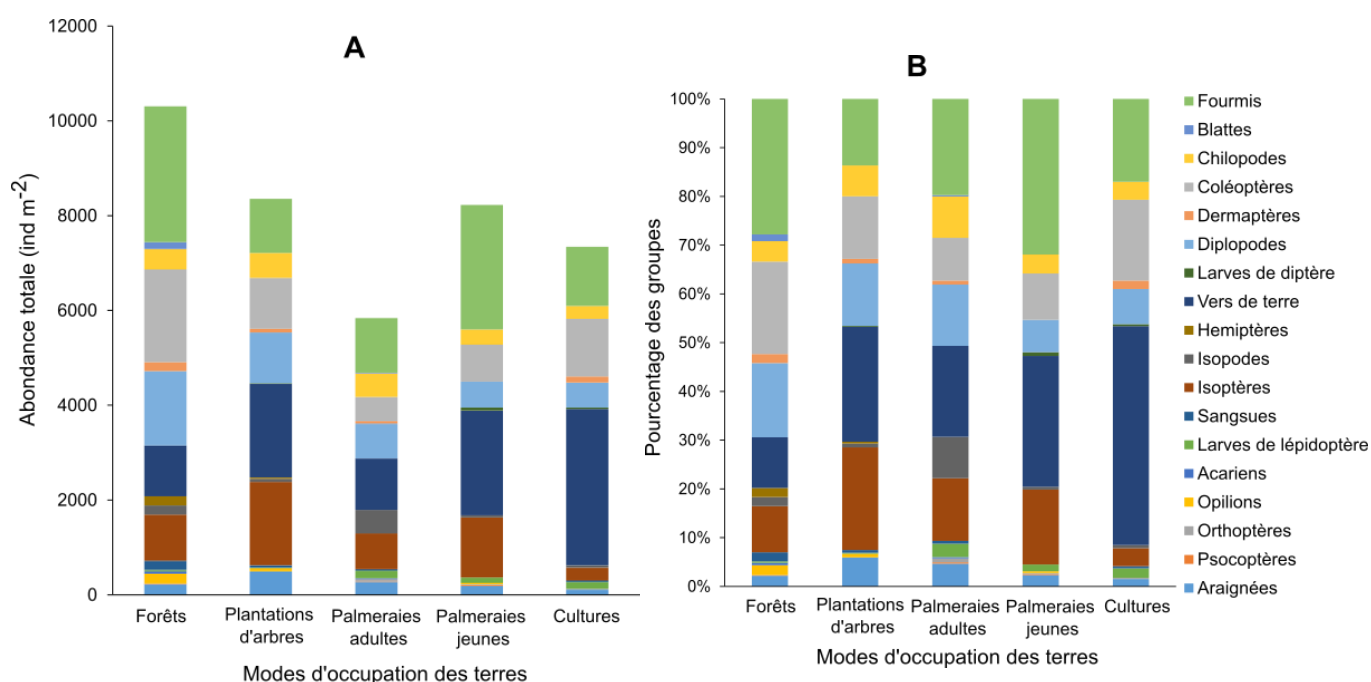


Figure 18: Abondance totale (A) et pourcentage d'abondance (B) des organismes dans les modes d'occupation des terres.

L'abondance des vers de terre est significativement plus élevée ($p < 0.05$) dans les sols cultivées comparativement aux autres modes d'occupation (Tableau 16). Les vers de terre sont trois fois abondants dans les terres cultivées comparativement aux forêts et aux palmeraies adultes. En forêt, les fourmis et les diplopodes sont significativement plus abondants comparativement aux autres modes d'occupation des terres. Dans les plantations d'arbre, la densité des isoptères est particulièrement élevée comparativement aux autres modes d'occupation (Tableau 16).

Tableau 16: Abondance (ind m⁻²), richesse taxonomique et diversité globale (moyenne ± écart-type) des ordres de faune du sol identifiés dans les modes d'occupation des terres

Taxa	Forêts	Plantations d'arbres	Palmeraies adultes	Palmeraies jeunes	Cultures
Acarie [§]	2.4±2.4	0	0.8±0.8	0	0
Araignées	11.2±3.1 bc	24.8±5.1 a	13.6±4.2 b	9.6±2.9 c	5.6±1.8 d
Blattes [§]	7.2±3.9	0	0.8±0.8	0	0
Chilopodes	21.6±8.9 b	26.4±9.4 a	24.8±7.4 ab	16±3.7 c	13.6±5.4 c
Coleoptères	97.6±38.07 a	53.6±12.8 c	25.6±4.97 e	39.2±8.16 d	60.8±24.5 b
Dermaptère	9.6±6.7 a	4±2.6 bc	2.4±1.3 cd	0 d	6.4±4.8 b
Diplopodes	78.4±13.4 a	53.6±19.4 b	36.8±11.5 c	27.2±7.4 d	26.4±7.3 d
Fourmis	143.2±26.4 a	57±13.7 c	57.6±14.7 c	131.2±40.1 b	62.4±20.6 c
Hemiptères [§]	9.6±8	1.6±1.1	0	0	0
Isopodes	9.6±8 b	3.2±2.5 c	24.8±10.3 a	2.4±1.8 c	2.4±1.3 c
Isoptères	48.8±22.4 c	88±51.8 a	37.6±21.3 d	63.2±27.5 b	13.6±9.4 e
Larves de diptère	0 c	0.8±0.8 bc	0 c	3.2±1.9 a	1.6±1.1 b
Larves lépidoptère	1.6±1.6 b	0.8±0.8 b	8±5.3 a	5.6±4.8 a	7.2±5.3 a
Opilions [§]	10.4±8.1	3.2±1.9	0	1.6±1.1	0
Orthoptères	0 b	0 b	2.4±1.3 a	0.8±0.8 b	0.8±0.8 b
Psocoptères [§]	0.8±0.8	0	0.8±0.8	0.8±0.8	0
Sangsues	9.6±5.4 a	2.4±2.4 b	1.6±1.6 bc	0 c	1.6±1.1bc
Vers de terre	53.6±15.5 d	98.4±16.1 c	54.4±9.9 d	110.4±15.6 b	164.8±38.5 a
Abondance moyenne	85.18±5.4 a	72.52±10.9 a	53.66±4.7 b	74.90±13.0 a	73.31±7.5 a
S	16	14	15	13	13
H'	2.09±0.47 a	2.11±0.49 a	2.08±0.52 a	1.97±0.44 ab	1.64±0.46 b
J [§]	0.80±0.12	0.84±0.14	0.85±0.13	0.81±0.13	0.76±0.15

§ Pas de différence significative ($p > 0.05$) entre les modes d'occupation des terres. Les moyennes avec différentes lettres indiquent une différence significative entre les modes d'occupation des sols ($p < 0.05$).

L'analyse *multipatt* a détecté les organismes indicateurs de chaque mode d'occupation de terre. Les diplopodes et les blattes sont significativement associés aux forêts tandis que les araignées sont associées aux plantations d'arbres. Les isopodes et les vers de terre sont respectivement liés aux palmeraies adultes et sols cultivés (Tableau 17). Il n'y a pas un groupe d'organisme particulier qui caractérise les jeunes palmeraies.

Tableau 17: Groupe d'organisme indicateur des modes d'occupations des terres

Land uses	Taxa	Stat	p.value
Forêts	Diplopodes	0.54	0.023
	Blattes	0.36	0.035
Plantations d'arbres	Araignées	0.53	0.002
Palmeraies adultes	Isopodes	0.41	0.04
Cultures	Vers de terre	0.57	0.006

4.3.2. Effet des modes d'occupation des terres sur l'activité alimentaire de la mésofaune du sol

L'activité alimentaire de la faune du sol varie significativement ($z = -8.403$, $p < 0.001$) en fonction des modes d'occupations des terres. Les ressources alimentaires pourvues par les bait lamina sont consommées de 29 à 83% après 21 jours d'incubation selon les occupations des terres (Figure 19). L'activité alimentaire des forêts et des plantations d'arbres est significativement ($p < 0.05$) plus élevée que celle des autres modes d'occupation (Figure 19). L'activité alimentaire de la faune du sol des palmeraies adultes est significativement plus élevée ($p < 0.05$) que celle des jeunes palmeraies et des sols cultivés. Il n'y a pas de différence significative ($p > 0.05$) entre l'activité alimentaire des jeunes palmeraies et celle des sols cultivés. Les forêts et les plantations d'arbres ont montré une forte activité alimentaire évaluée respectivement en moyenne à $83.69 \pm 16.75\%$ et $80.46 \pm 20.92\%$ (Figure 19). En revanche, l'activité alimentaire de la faune du sol est faible dans les jeunes palmeraies ($36.52 \pm 22.63\%$) et les sols cultivés ($29 \pm 21\%$) (Figure 19). L'analyse de corrélation de Pearson montre que seule l'abondance des Diplopodes est corrélée ($R^2 > 0.5$ et $p < 0.05$) à l'activité alimentaire mesurée avec les bait lamina (Tableau 18). Il y a peu de corrélation entre les abondances des différents ordres (Tableau 18). Seuls les diplopodes semblent corrélés aux chilopodes ainsi que les coléoptères avec les fourmis.

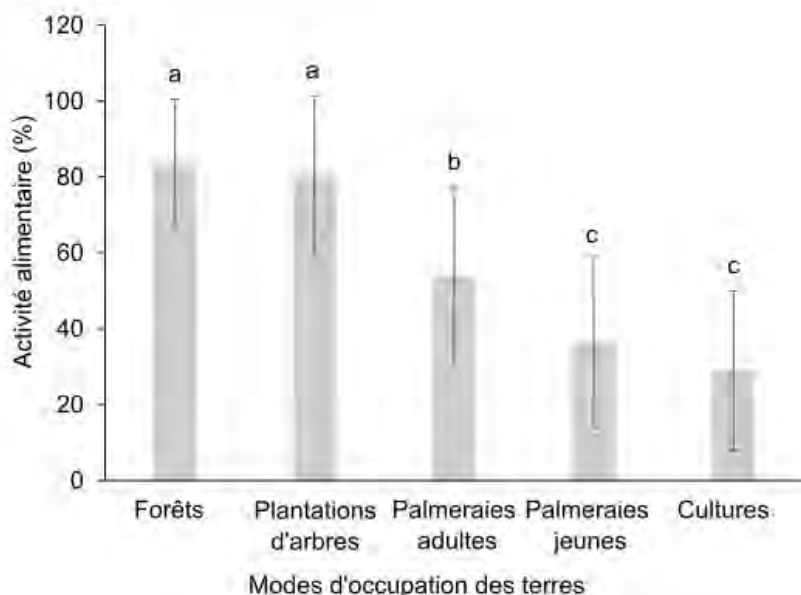


Figure 19: Activité alimentaire de la faune du sol des principaux modes d'occupation des terres.

Tableau 18: Coefficient de corrélation (Pearson) entre l'abondance des groupes d'organismes dominants, l'abondance totale des organismes et l'activité alimentaire de la faune du sol

	Chilopodes	Coleoptères	Diplopodes	Fourmis	Isopodes	Isoptères	Vers de terres	Autres	Abondance totale
Coleoptères	0.24ns								
Diplopodes	0.69*	0.39ns							
Fourmis	0.10ns	0.90***	0.51ns						
Isopodes	0.67*	0.46ns	0.38ns	0.16ns					
Isoptères	0.36ns	-0.11ns	0.37ns	0.14ns	-0.24ns				
Vers de terre	-0.34ns	0.22ns	-0.19ns	0.25ns	-0.26ns	-0.09ns			
Autres	0.45ns	0.53ns	0.89***	0.64*	0.39ns	0.10ns	-0.04ns		
Abondance totale	0.31ns	0.73*	0.72*	0.87***	0.11ns	0.32ns	0.39ns	0.76*	
Activité alimentaire	0.56ns	0.01ns	0.71*	0.10ns	0.17ns	0.37ns	-0.43ns	0.62ns	0.33ns

4.4. Discussion

4.4.1. Effet des modes d'occupation des terres sur la diversité de la faune du sol

La macrofaune du sol est plus abondante dans les forêts et les plantations d'arbres comparativement aux palmeraies et terres cultivées. Ces résultats s'expliquent par la teneur élevée en matière organique sous forme de litière dans les forêts et les plantations d'arbre (Bufebo et al., 2021; Nsengimana et al., 2021). Les matières organiques alimentent d'une part les organismes du sol en substrats et d'autre part réduisent probablement les effets négatifs de l'acidité du sol ($\text{pH} \approx 6.5$ sous les plantations d'arbres) sur ces organismes (Ayuke et al., 2011). En outre, les palmeraies et les sols cultivés présentent des pH particulièrement (4.9) et de faibles teneurs en matière organique (Houssoukpèvi et al., 2022a). Les abondances et la diversité élevées de la macrofaune observée dans les forêts peuvent s'expliquer également par la diversité des plantes dans les forêts (Houssoukpèvi et al., 2022a, Annexe 2). Une végétation diversifiée fournit d'autant plus d'habitat, de nourriture et d'énergie à la faune du sol (Bayranvand et al., 2017). Cependant, les résultats n'ont montré pas montré de différence d'indice de diversité de la faune entre les forêts et les plantations d'arbres et les palmeraies adultes qui sont des peuplements monospécifiques. La diversité des litières ne semble pas contribuer à la diversité de la faune des sols, contrairement à la quantité de litières qui peut expliquer les fortes diversités d'organismes sous palmeraies. Dans les palmeraies adultes la restitution des feuilles sous forme d'andain contribue ainsi à la diversité des organismes dans ce mode d'occupation (Tao et al., 2018). Nos travaux corroborent donc l'importance de l'apport de la litière dans l'augmentation de la diversité de la macrofaune du sol (Blanchart et al., 2006; Bufebo et al., 2021). La faible diversité de la communauté faunique du sol observée dans les jeunes palmeraies et les sols cultivés est due aux faibles restitutions organiques, à l'application d'engrais minéraux (Zhu & Zhu, 2015) et au travail superficiel du sol (Brévault et al., 2007; Rakotomanga et al., 2016).

Certains ordres de la faune du sol caractérisent des modes d'occupation des terres. Les diplopodes, les araignées et les isopodes caractérisent respectivement les forêts, les plantations d'arbres et les palmeraies adultes (Tableau 17). Les diplopodes et les isopodes sont reconnus comme des détritivores et des omnivores qui se nourrissent dans les zones où il y a beaucoup de détritrus et une humidité adéquate du sol. D'une part, la chute abondante de litière dans les forêts et d'autre part la pratique de restitution des feuilles de palmier sous forme d'andain dans les palmeraies adultes,

constituent une source importante de détritiques et améliorent les propriétés physiques et chimiques du sol (Aholoukpè, 2013; Tao et al., 2018) favorable à ces organismes. Par ailleurs ces deux groupes d'organismes sont parmi les décomposeurs les plus abondants et les plus importants dans les écosystèmes tempérés et tropicaux (David & Handa, 2010). On peut souligner les surprenantes fortes populations de vers de terre dans les sols cultivés par rapport aux autres modes d'occupation et même par rapport aux forêts (Tableaux 16 et 17). Ce résultat surprenant est contraire à ce qui est habituellement observé dans la littérature. Il a été noté que l'absence de travail de sol pouvait compacter le sol et baisser les densités de vers de terre (Blanchart et al., 2007). Néanmoins, les mesures de densité apparente ne montrent pas ou peu de différence entre mode d'occupation des terres (Tableau 4). Des analyses plus précises sur la taille, le poids et les espèces de vers de terre dans les différents modes d'occupation des terres permettraient de mieux comprendre ce résultat. Dans l'ensemble, les résultats indiquent que l'utilisation intensive des terres réduit la diversité de la faune du sol. Ainsi pour maintenir la biodiversité et l'abondance des populations de faune dans les sols, une gestion appropriée des sols combinée à la gestion de l'occupation des terres est essentielle (Pulleman et al., 2012).

4.4.2. Effet des modes d'occupation des terres sur l'activité alimentaire de la faune du sol

Les résultats des tests de bait lamina effectués montrent que l'activité alimentaire de la faune du sol varie fortement, i.e. consommation de 29 à 84% du substrat en 21 jours, en fonction des modes d'occupation des terres. Ces valeurs concordent avec les valeurs de l'activité alimentaire de la faune du sol en milieu tropical (Mbodj et al., 2010; Musso et al., 2014; Römbke et al., 2006). L'activité alimentaire de la faune du sol des forêts et plantations d'arbres est significativement plus élevée que celle des autres modes d'occupation des terres (Figure 19). Cela est dû d'une part à l'abondance des organismes dans ces occupations et d'autre part au microclimat créé par les couches de litières existantes dans ces dernières (de Aquino et al., 2008; Rozen et al., 2010; H. H. Tao et al., 2018; Y. Zhu et al., 2020). L'absence de corrélation observée entre l'activité alimentaire de la faune du sol et son abondance est surprenante mais a déjà été observée par Gongalsky et al., (2004). Les couches de litières dans les forêts et plantations d'arbre créent des conditions d'humidité favorable au développement et à l'activité des organismes du sol (Musso et al., 2014; Simpson et al., 2012). En revanche, dans les palmeraies adultes, contrairement aux forêts et

plantations d'arbres, les organismes du sol sont soumis à des microclimats plus extrêmes et plus variables du fait du manque de la diversité végétale, des zones de sol nu (interligne des arbres) et d'une canopée plus ouverte (Foster et al., 2011; Tao et al., 2016). L'activité alimentaire est ainsi plus faible sous palmeraies adultes que sous les forêts et les plantations d'arbres. L'utilisation des pesticides, l'application de fortes doses des fertilisants minéraux (surtout dans les cultures d'ananas) et le travail superficiel des sols expliquent la faible activité alimentaire observée dans les jeunes palmeraies et les sols cultivés (Marx et al., 2016; Tao et al., 2016; Tschardt et al., 2005).

4.5. Conclusion

Dans cette étude nous avons utilisé des approches basées sur la diversité et l'activité alimentaire pour montrer les réponses des organismes du sol aux effets de l'intensification de l'utilisation des terres. Soutenant notre hypothèse, les résultats ont révélé que l'intensification de l'utilisation des terres a diminué la diversité des organismes du sol et a modifié leur activité. L'occupation du sol a une forte influence sur la richesse taxonomique, l'abondance et l'activité alimentaire de la faune du sol. L'abondance et la diversité de la faune du sol sont plus importantes dans les occupations où la matière organique est disponible comme les forêts, les plantations d'arbres et les palmeraies adultes. Ces résultats indiquent que la destruction des forêts et les pratiques de non restitution des résidus organiques au sol cultivé dans notre milieu d'étude pourrait avoir des impacts négatifs sur la biodiversité et les fonctions associées telles que la décomposition de la MO. Par conséquent, la mise en œuvre de pratiques de gestion adaptées est donc cruciale afin d'améliorer le fonctionnement écologique des Ferralsols du plateau d'Allada.

Conclusion partie II

De cette partie, on peut retenir que les agro-écosystèmes sur les Ferralsols du plateau d'Allada influencent les stocks de C des biomasses et des sols. L'étude des sols montre que les agro-écosystèmes affectent les différents pools de C et la biodiversité des sols. La biodiversité végétale contribue positivement au stock de C des biomasses mais également des sols. Aussi, les sols agricoles (terres cultivées et palmeraies) favorisent l'augmentation des pools labiles de COS contrairement aux sols forestiers (forêts et plus modestement les plantations d'arbres) qui favorisent l'augmentation des pools stables de COS. On retient également des chapitres 3 et 4 que les sols agricoles

réduisent l'activité biologique et la biodiversité des sols en raison du faible niveau de la MOS dans ces occupations des terres. En effet, l'intensification de l'utilisation des terres a diminué la diversité des organismes du sol et a modifié leur activité principalement la décomposition de la matière organique. De même, ces occupations affectent l'efficacité des microorganismes du sol à accumuler du C dans les pools de COS réputés stables dans les sols.

Cette partie est basée sur une comparaison des modes d'occupation des terres sur quelques services écosystémiques à l'échelle d'une région dynamique qu'est le plateau d'Allada. La région d'Allada a connu des modifications de modes d'occupation des terres ces 20 dernières années sous les effets des changements globaux. Quelles en sont les conséquences en termes de stocks de C, de biodiversité sur la région ? La partie suivante constituée d'un seul chapitre caractérise et quantifie les modifications de d'occupation des terres entre 2000 et 2018 et les conséquences sur les stocks de C.

**PARTIE III : EVOLUTION DES MODES
D'OCCUPATIONS DES TERRES ET
CONSEQUENCES SUR LE STOCK GLOBAL DE
LA REGION**

Partie III : Evolution des modes d'occupations des terres et conséquences sur le stock global de la région

Cette partie contient un seul chapitre rédigé en anglais sous forme d'article (Chapitre 5). Dans cette partie on s'est intéressé aux conséquences de l'évolution des modes d'occupations des Ferralsols du plateau d'Allada sur le stock global de C de la région. Les hypothèses testées sont les suivantes :

H4 : la pression démographique induit une forte dynamique des occupations/usages des Ferralsols du plateau d'Allada.

H5 : la forte dynamique des occupations/usages terres provoque une baisse significative de stock de C globale des Ferralsols du plateau d'Allada.

Chapitre 5: Effect of land use change on carbon stocks in an agricultural region of southern Benin

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans Land Degradation & Development. Il est disponible via le lien suivant : <https://doi.org/10.1002/ldr.4545>

Abstract

Land use change is one of the most important determinants of carbon storage and dynamics in ecosystems. Areas in the proximity of metropolises undergo land use changes but are poorly studied for their soil and biomass carbon budget, especially in Africa. Close to Benin's economic capital, the Lama territory located on the Allada plateau is subject to high demographic and urbanization pressures. Carbon (C) stocks in the region are likely to be rapidly changing. This research assessed the land use changes and quantified the spatial distribution and variation of C stocks between 2000 and 2018 on the Ferralsols of the study area. Random Forest models using spectral bands of Landsat images and some spectral indices as predictors were calibrated to classify the land use. C stocks of four C pools (aboveground, belowground biomass, litter, and soil) were mapped with InVEST (Integrated Valuation of Ecosystem Services and Tradeoffs) model. Land use change occurred in 61% of the Ferralsol area between 2000 and 2018. The surface of forests and crop-plantation associations decreased in benefit of tree plantations, adult palm groves, and built-up areas. With the loss of forest surface and the increasing urbanization, C stocks of the region decreased by -218 Gg C with 4% uncertainty (-175 Gg C in soil pools, and -125 Gg C in aboveground biomass with both 6% uncertainty) between 2000 and 2018. Results highlight (i) the need for soil C stock accounting to avoid underestimation of C stocks evolution in a rural region and (ii) the relevance of tree plantations and deforestation control to maintain the C stocks in tropical areas.

Keywords: Carbon pools - Random forest – Uncertainty - Land use - Urbanization - Tropical systems

5.1. Introduction

Land use change is the second largest source of global warming, after fossil fuel combustion. (FAO, 2019; IPCC, 2019a). Land use change increases or decreases atmospheric carbon (C) emissions and contributes significantly to climate regulation. (Scharlemann et al., 2014; Tieszen et al., 2011). For example, urbanization and expansion of agricultural land often lead to deforestation and biomass and soil carbon

stock depletion (Olorunfemi et al., 2018; Zhang et al., 2017). On the contrary, reforestation through tree plantations or forest natural regeneration enhance terrestrial C stocks (Dibaba et al., 2019; Yirdaw, 2018). In addition to C stocks evolution, the evolution of ecosystem services due to land use change has attracted international attention, as these services affect the economies, environment, and thus the well-being of human societies (Adhikari & Hartemink, 2016). For example, a large majority of the Nationally Determined Contributions (NDCs) presented by countries under the Paris Agreement of the United Nations Framework Convention on Climate Change (UNFCCC) suggest actions in the agriculture and forestry sector to both mitigate and adapt to climate change. Nevertheless, a mere 10% of the Green Climate Fund's budget is used to implement agriculture and forestry projects, often due to a lack of data on greenhouse gas (GHG) emissions or on the evolution of carbon stocks in ecosystems. (Buto et al., 2021). In Benin, the ambition is to reduce GHG emissions by 16% by 2030. The government of Benin strives to protect the vegetation cover, restore degraded land and forest landscapes in the country along with the implementation of an ambitious energy transition policy to reduce pressure on forests and agroforestry parks. The intention is to reduce the deforestation rate by 42% by 2030 (DGEC/MCVDD, 2017). It is, therefore, necessary to characterize and monitor the dynamics of land use changes and to measure their effect on the functioning of various terrestrial ecosystems, particularly regarding the C stocks (Leh et al., 2013; Newbold et al., 2015).

Carbon stock in terrestrial ecosystems includes several pools: soil, dead wood and litter, living above- and belowground biomass (UNFCCC, 2015). The global soil organic carbon (SOC) pool was estimated at more than 2300 Gt C in 0-300 cm soil layers, compared to 650 Gt C stored in vegetation and 840 Gt C in the atmosphere. (FAO, 2019; Lorenz & Lal, 2018). The amount of the SOC stock and its dynamics has an important role in regulating CO₂ emissions to the atmosphere (Misnany et al. 2017). Plants fix CO₂ from the atmosphere through photosynthesis and a part of this carbon is further incorporated into the soil as litter residues or root exudates. The carbon remains in the soil within the soil organic matter and SOC during contrasted periods of time. As SOC represents a major but dynamic reservoir of terrestrial C, C sequestration in soils contributes to climate regulation. The SOC stock is affected by soil type, soil-climatic conditions, and land use and management (Fujisaki et al., 2018). Similarly, the evolution of C stock in living or dead biomass is mainly conditioned by climate and land

use (Menezes et al., 2021). Thus, the C stock of the different terrestrial C pools may either decrease or increase as a result of a change in land use such as deforestation (e.g. Grinand et al., 2017; Guo & Gifford, 2002) or afforestation, or any change in agricultural practices (Corbeels et al., 2019; Fujisaki et al., 2018). In sub-Saharan Africa, land use change and land use intensification, including agricultural expansion and overexploitation of forest resources, led to degradation of forest landscape (FAO, 2016) and depletion of C stocks in different pools (Ciais et al., 2011).

Despite global attention on climate change and the rise of initiatives such as Reducing Emissions from Deforestation and Forest Degradation (REDD+), knowledge of the evolution of C stocks associated with land use change in all regions is growing but still fragmentary (Grinand et al., 2017; Tao et al., 2015) especially in developing countries. In Southern countries, studies on the dynamics of C stocks at a regional scale are recent and mainly focused on deforestation areas (Babbar et al., 2021; Grinand et al., 2017; Zhang et al., 2017), very few concern agricultural areas (Zhao et al., 2018). However, besides deforestation, land use changes can be highly dynamic in agricultural areas, notably around cities with a high demographic pressure on land. To our knowledge, there is no study on land use and C stock changes in agricultural areas affected by the proximity of an African city such in the Lama territory close to Cotonou in Benin.

The Lama territory located in the Allada plateau region (214,000 ha) shows a heterogeneous and transforming agricultural landscape (natural forest relics, tree plantations, food crops) mainly developed on Ferralsols. Close to Cotonou with a high demographic pressure, the area experienced urbanization and changes in agricultural activities. The evolution of agricultural and economic activities since several decades led to the development of private tree plantations, oil palm plantations, pineapple cultivation (Aoudji et al., 2014; Brun et al., 2018; Tchiboza, 2020). We hypothesized that these changes in land use have affected large areas and have modified C stocks of the Allada plateau. We focused the study on the Ferralsols, which are soils with quite homogeneous texture and are the dominant soil type of the Allada plateau (Houssoukpèvi et al., 2022), in order to be able to attribute the eventual C stock variations to the land use change and not to the soil type. Our study was built on existing estimates of terrestrial C pools, i.e. living biomasses (aboveground and belowground), litter + woody necromass and soil (Ferralsols), measured in representative natural and agricultural systems of the area (Houssoukpèvi et al., 2022).

This previous study took into account the diversity of local vegetation cover, age, and farming practices of the respective land uses to calculate carbon stocks and their variability. This study focused on the characterization of the spatial evolution of land use. The main objective of this study is to characterize the spatial evolution of land use over almost two decades on the agricultural Allada plateau and to estimate the consequences of these evolutions on global C stocks in all compartments, soil, biomass and necromass. The specific goals of the study were (i) to describe the evolution of land use on the Allada Plateau between 2000 and 2018 and (ii) to analyse the consequences of changes in land use on the terrestrial C stocks pools. A special attention has been made on the calculation of the uncertainties associated with the estimates of C stocks.

5.2. Materials and methods

5.2.1. Study area

The study area covers the three municipalities of the Lama's territory (Allada, Zè, and Toffo) on the Allada plateau (6°20' - 6°50' N and 2°00' E, 3 - 175 m altitude) in the Atlantic Department of southern Benin (Figure 20). It is located near Cotonou, the capital of Benin, and its agglomeration. This area is classified as a tropical savannah with a dry winter (Aw) according to the Köppen-Geiger climate classification scheme (Rubel & Kottek, 2010). Ferrallitic and ferruginous soils, Vertisols, and hydromorphic soils are the principal soil types in the area. (CPCS, 1967; Volkoff, 1976). Ferrallitic soils, or Ferralsols in the World Soil Resources Database (IUSS-WRB, 2015) are dominant on the Allada plateau and cover an area of 106,221 ha, i.e. 70% of the area of the three communes (Volkoff, 1976). The present study was conducted exclusively on this type of soil (106221 ha; Figure 20). These soils are generally sandy in texture with about 75% sand in in the 0-30 cm depth (Houssoukpèvi et al., 2022).

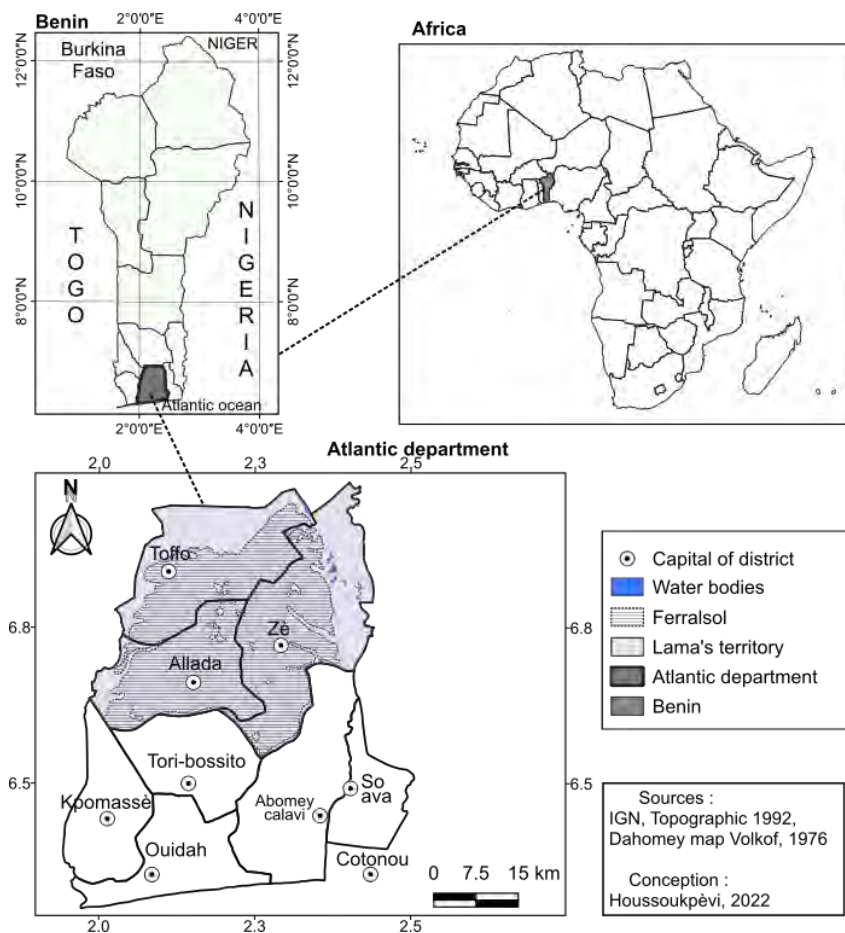


Figure 20: Location of Benin, the Atlantic department and the study area

5.2.2. Determination of the land use on Ferralsols

5.2.2.1. Satellite image acquisition and processing

Two subscenes of Landsat imagery from the years 2000 (Enhanced Thematic Mapper Plus sensor: ETM+) and 2018 (Operational Land Imager sensor: OLI) were used to map and analyse land cover changes in the study area (Figure 21). Low cloud cover Landsat images (Path 190, Rows 055 with a spatial resolution of 30 m) were obtained for the study area from the United States Geological Survey (USGS) archive (Table 19). The images are orthorectified and corrected for atmospheric effects on reflectance (to obtain "surface reflectance"). Both 2000 and 2018 images are taken during the dry season to minimise any variation in vegetation phenology (Clerici et al., 2007). The spectral bands used in this study were blue (441–514 nm for ETM+ and 452–512 for OLI), green (519–601 nm for ETM+ and 533–590 nm for OLI), red (631–692 nm for ETM+ and 636–673 nm for OLI), near infrared (NIR; 772–898 nm for ETM+ and 851–879 nm for OLI), shortwave infrared 1 (SWIR1; 1547–1749 nm for ETM+ and

1566-1651 nm for OLI), and shortwave infrared 2 (SWIR2; 2064–2345 nm for ETM+ and 2107-2294 nm for OLI). We calculated the normalized difference vegetation index (NDVI; Rouse et al., 1974) and the normalized infrared indices (NIRI and NIRI.2; Hardisky et al., 1984) (Table 19). These indices in addition to the spectral bands of the Landsat images were used to improve the quality of the image classification (Grinand et al., 2013; Kamusoko, 2019).

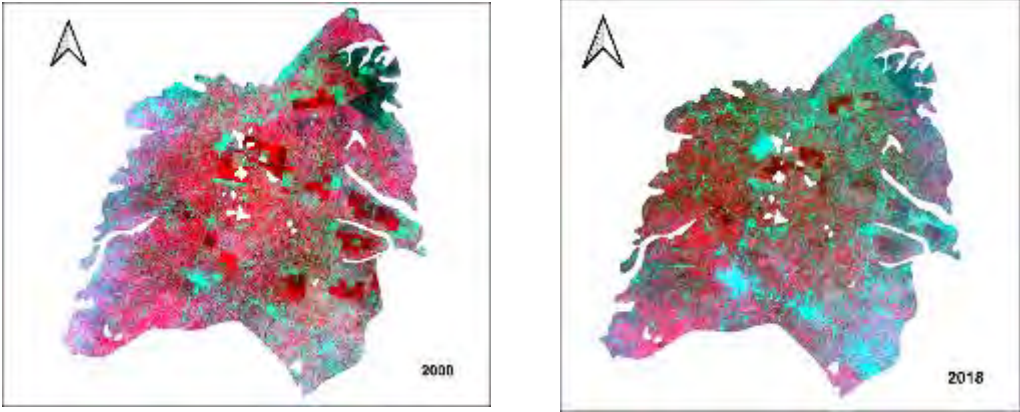


Figure 21: Landsat 7 ETM + (432 false colour composite) and Landsat 8 OLI (543 false colour composite) sub-images.

Tableau 19: Characteristics of the Landsat images used

Images	Date of acquisition	Cloud cover %	Strips used	Spectral indices used
Landsat 7 ETM+.	13-12-2000	5.00	Blue Green Red	$NDVI = (NIR - Red)/(NIR + Red)$
Landsat 8 OLI/TIRS	05-01-2018	0.86	NIR SWIR SWIR.2	$NIRI = (NIR - SWIR1)/(NIR + SWIR1)$ $NIRI.2 = (NIR - SWIR2)/(NIR + SWIR2)$

5.2.2.2. Classification of Landsat images

The images were classified according to six land use categories: built-up areas (BA), forests (FO), tree plantations (PL), adult palm groves (PA), crop-plantation associations (CP), and croplands (CL) (Table 20). Water bodies were not considered as the study focused on Ferralsols.

Tableau 20: Description of mapped land use patterns

Land use patterns	General description
Built-up areas (BA)	Commercial and residential buildings, industrial sites, institutional areas, roads and other man-made structures.
Forests (FO)	Relics of natural forests, sacred forests: consisting of evergreen and deciduous trees.
Tree plantations (PL)	Forestry plantations: monospecific plantations of Teak, Gmelina.
Adult palm groves (PA)	Mature oil palm plantations (>10 years)
Crop-plantation associations (CP)	Annual crop association with trees or in young palm groves (< 4 years).
Croplands (CL)	Annual or bi-annual crops (in the area mainly maize, cassava, pineapple), fallow land, sparsely vegetated land; this category also includes bare soil at the time of image acquisition

Satellite image classifications are most often performed by combining the remote sensing data with reference data from the ground or from aerial photographs at or near the time of the satellite pass (Benz et al., 2004; Zhou et al., 2009). However, in Benin, such data are not widely available for retrospective analysis of remote sensing data (Kamusoko et al., 2009). For our area, the absence of aerial photographs led us to use very high-resolution images acquired from different satellites gathered on Google Earth as reference data. To classify the 2000 Landsat image, 938 points of interest were defined using the Google Earth images of 2005. We used the 2005 google image because the 2000 image was of poor quality. We checked that Google earth image give the same land cover class spectral signature as the Landsat image through visual interpretation of the images. For the classification of the 2018 Landsat image, in addition to the 1621 points of interest identified on a 2017 Google Earth image, 100 points of interest were collected in the field for each land use in December 2019 (Annexe 9). The six land use types are clearly distinguishable visually on the Google Earth images. In addition, each measured point is representative of an area of approximately 50 m radius around the point on the Google Earth image. In the end, a minimum of 100 points of interest for the year 2000 and 200 for the year 2018 were considered per land use mode.

The *Random Forest* algorithm, i.e. a Machine Learning method (Breiman, 2001), has been used for image classification (Grinand et al., 2013; Hounkpatin et al., 2018; Kamusoko, 2019). The *Random Forest* algorithm was used because: (i) it is robust in

analysing complex and numerous numerical or categorical data; (ii) it is free from normal distribution assumptions and (iii) it is robust to outliers and noise (Mather & Koch, 2011; Rodriguez-Galiano et al., 2012). In addition, it provides an internal measure of classification accuracy (*out-bag error*). We calibrated *Random Forest* models using spectral bands (Table 19) and some spectral indices (i.e. NDVI and NIRI) as input variables (predictors). For each of the two classifications (i.e. for 2000 and 2018), 70% of the data were randomly selected for each land use (stratified random sampling) as training data, and the remaining 30% were used as model validation data. The hyperparameters (*mtry*, number of tree) of the *Random Forest* model were obtained by a systematic search maximising the accuracy on the 70% of training points, and by performing 5 cross-validations repeated 5 times (Kamusoko, 2019).

5.2.2.3. Land use change parameters calculation

The images classified at both dates were used to calculate the area of the different land uses. The overall rate of Change (Equation 1) and the annual rate of change (Equation 2) are the parameters used to assess the evolution of land use patterns (Puyravaud, 2003).

$$\text{Equation 1: } OC = \frac{S_2 - S_1}{S_1} \times 100$$

Where OC is the overall rate of change and S1 and S2 are the initial and final areas of land use at the dates studied (2000 and 2018), respectively. Positive values of OC indicate increases in a specific land use while negative values reflect losses in land use (Toyi et al., 2013).

$$\text{Equation 2: } r = \frac{1}{t_2 - t_1} \times \ln\left(\frac{S_2}{S_1}\right)$$

Where r is the annual rate of change, t₁ and t₂ are the initial (2000) and final (2018) dates of the images used to determine the occupancy patterns.

5.2.3. Mapping the carbon stocks

Mapping the carbon stocks used the classification of Landsat images and the C stocks measured in each land uses (Figure 22). The C stocks in the four pools of each land use, except built-up, i.e. urbanized areas, were measured on representative fields in a previous study in 2019 (details in Houssoukpèvi et al., 2022). Briefly, to ensure that the C stocks were representative, the C stocks were measured in classified and sacred forests, in state tree plantations and smallholder tree plantations of different

ages and different tree species, in palm tree plantations with different previous history, and in annual or bi annual croplands (Pineapple, tomato, maize and cassava). In total, 19 plots on Ferralsols were sampled. Soil and litter replicates and tree replicates were performed when estimating biomass and soil C stocks. The C stocks were mapped with a spatial resolution of 30 m using the module named Carbon of the InVEST 3.9.0 software (Integrated Valuation of Environmental Services and Tradeoffs) developed by the Natural Capital Project team (Bagstad et al., 2013; Daily et al., 2009). InVEST is a geospatial tool used to assess the impacts of land use change on ecosystem services (Goldstein et al., 2012; Qiu & Turner, 2013). Using the Carbon module of InVEST implies a strong assumption: the estimation of C stocks per land use and per pool does not vary across time if the land use does not change (Sharp et al., 2020). The input parameters of the Carbon model in InVEST were the land use maps of the years 2000 and 2018 and, for each land use, the C stock data (Mg ha^{-1}) of the four pools: living aboveground biomass, belowground biomass, litter and deadwood, and SOC (depth 0-30 cm) (Table 3). The details of the quantification of the C stocks for each pool are in Houssoukpèvi et al., (Houssoukpèvi et al., 2022). Briefly, these stocks were estimated according to UNFCCC (2013) guidelines. Aboveground biomass, belowground biomass, and litter (dead wood, grasses, and plant debris) were estimated in 0.25 ha square plots distributed in 4 forests, 4 tree plantations, and 3 adult and 4 young palm groves. The number of 0.25 ha square plot replicate per forest and plantations (from 10 to 35) depended of the size of the forest or the plantation. The carbon stocks in aboveground and belowground biomass were quantified after estimating the biomass stock based on allometric models developed for the species in the study area. These models consider the height of tree and diameter of the trees measured at 1.30 m from the floor (Goussanou et al., 2016; Guendehou et al., 2012; Kora et al., 2018). Litter and soil samples were collected in 1 m² quadrat along the diagonal of each 0.25 ha square plot in forests and tree plantations. In four different croplands, the C stocks were estimated in litter and soil (0-30 cm) in five plots. The C stocks of aboveground and belowground biomass were considered null because the biomass in croplands is either burnt or used for livestock feed. The SOC stocks were calculated based on IPCC procedures (Gelaw et al., 2014; IPCC, 2019). This calculation took into account SOC content (g C kg^{-1} soil); soil bulk density (g cm^{-3}) and soil layer thickness (cm). We considered that the C stock of built-up areas are null. The Carbon model of InVest produced a map of C stocks for each of the 4 pools, in each

pixel of the whole study area. The regional C stock in the different pools by land use is obtained by multiplying the C stock of land use by its surface area.

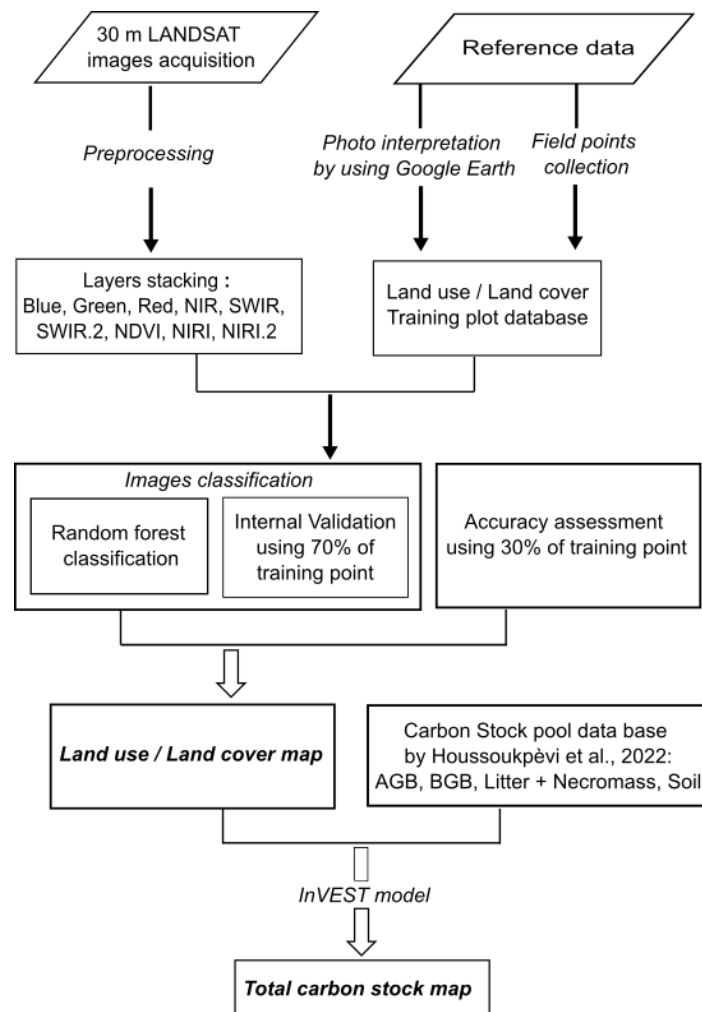


Figure 22: Flowchart of the steps followed to obtain the maps

5.2.4. Statistical analysis

5.2.4.1. Evaluation of Landsat images classification accuracy

A confusion matrix of the validation data (30% of the selected independent points) was used to summarise the classification results for each of the two classifications. From this confusion matrix, the User accuracy, Producer accuracy, and Overall accuracy of the classification were calculated. In addition, a non-parametric Kappa test was also performed to measure the accuracy of the classification. Kappa value usually ranges between 0 and 100%. The classification is considered satisfactory from 70% to 100% (Lillesand et al., 2015). The confusion matrix was also used to calculate the errors related to the estimated areas (Equation 3) of the different land use based on a 95% confidence interval (Olofsson et al., 2014).

Equation 3

$$S = 1.96 \times A_i \times \sqrt{\sum W_i^2 \times \frac{\frac{n_{ik}}{n_i} (1 - \frac{n_{ik}}{n_i})}{n_i - 1}}$$

where S is the error associated to the estimation of the area with 95 % of confidence, A_i is the area of the land class i , W_i the proportion area of classification for the land class i , n_{ik} the number of samples at cell (i,k) of the confusion matrix, and n_i the sum of the samples classified as land class i in the confusion matrix.

The classification and processing of the images were done using the open-source software R (version 3.6.3; package *caret* and *RandomForest*) and Quantum GIS (QGIS 3.18.2). The transition matrix was obtained using the MOLUSCE (Modules for Land Use Change Evaluation) plugin of QGIS (Asia Air Survey & Next GIS, 2012). This matrix was used to analyse the changes in land use between 2000 and 2018.

5.2.4.2. Evaluation of the C stocks uncertainty

For each land use, the uncertainty in the C stocks was obtained by combining the standard deviations around the mean of the measured C stocks (Houssoukpèvi et al., 2022) and the errors related to the estimation of the land use area (Olofsson et al., 2014). These combinations were realized using the error propagation (IPCC Tier 1) as advised in international guidelines (GOFC-GOLD, 2016; IPCC, 2006). This method is based on two equations: one for addition and subtraction used to add the different C pools and compare C stocks between two dates (Equation 4), and one for multiplication used to estimate the C stock of a specific land use (Equation 5).

$$\text{Equation 4: } U_{total} = \frac{\sqrt{(U_1 * x_1)^2 + (U_2 * x_2)^2 + \dots + (U_n * x_n)^2}}{|x_1 + x_2 + \dots + x_n|}$$

Where x_i referred to the value of the variables (e.g. the C stocks of one specific C pool), U_i referred to percentage uncertainty associated with each of the variables x_i (i.e. standard deviation/mean) and U_{total} referred to the percentage uncertainty associated with the sum of the variables x_i .

$$\text{Equation 5: } U_{total} = \sqrt{U_1^2 + U_2^2 + \dots + U_n^2}$$

Where U_{total} is the percentage uncertainty associated with the product of the variables and U_i is the percentage uncertainty associated with each of the variable (i.e. C stocks per area of a specific land use multiplied by its corresponding surface area).

Then the accuracy of the C stock maps and the calculated C stock values per land use or per C pools for the whole studied area depend on the accuracy of the land cover maps, and the accuracy of the measured C stock data. No external validation or cross validation to validate the C stock maps were performed, because we assumed that the accuracy of the C stock map mostly depend on the accuracy of the land cover maps, which is already evaluated by cross validation.

5.3. Results

5.3.1. Ferralsols land use/land cover classification in 2000 and 2018

The land cover maps generated from the supervised classification of satellite images for the study years 2000 and 2018 are presented in Figure 23. The error matrix shows an overall accuracy and *Kappa* statistics of 82% and 78% (Annex 10) for 2000 and 87% and 84% for 2018 (Annex 11), respectively. All values were above the minimum requirement (70%) for a satisfactory classification. However, in the classification of the 2000 image, the land use crop-plantation associations has low producer and user accuracies (Annex 10). Some confusions in pixel allocation were possible between crop-plantation associations and other land uses. In the classification of the 2018 image, these confusions are mainly identified between Forests and Adult palm groves land uses (Annex 11). The lowest producer accuracy was obtained for tree plantations and the lowest user accuracy for the Forests land uses.

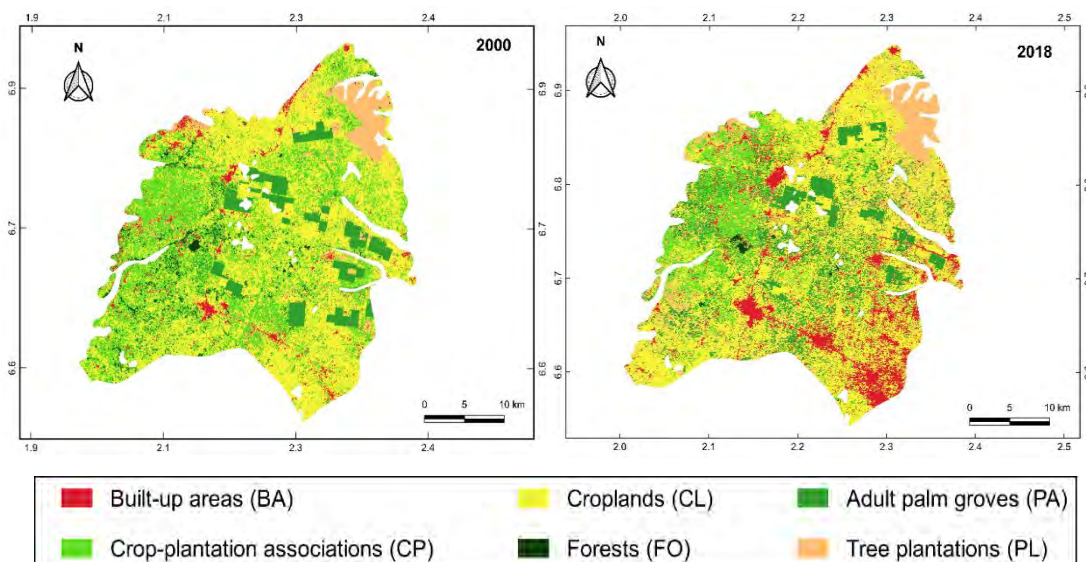


Figure 23: The classified maps of Ferralsol occupation in the study area in 2000 (left) and 2018 (right)

The mapping of land use in 2000 showed that croplands, crop-plantation associations and adult palm groves were the dominant land uses of the Ferralsols on

the Allada plateau (Table 22). These land uses cover 48774 ± 1394 ha (46% of the 106221 ha apprehended), 36234 ± 1078 ha (34%) and 8149 ± 254 ha (8%), respectively. In 2018, the dominant land use was still croplands, with a development of the areas occupied by adult palm groves, tree plantations and built-up areas covering 50703 ± 1018 ha (48%), 19106 ± 389 ha (18%), 12511 ± 220 ha (12%) and 12395 ± 131 ha (12%), respectively (Table 22). It should be noted that the uncertainty in the estimated areas of land use varied from 1% to 3% for the year 2000 image and from 1% to 2% for the year 2018 image (Table 22).

Tableau 21: Areas represented by land use (in ha, estimated area \pm standard error, and as % of area occupied by Ferralsols) in 2000 and 2018.

Land cover	2000		2018		Global rate of change (%)	Annual rate of change (%)
	Area (ha)	Area (%)	Area (ha)	Area (%)		
Built-up areas	4039 ± 58	4	12395 ± 131	11	207	6
Forests	3206 ± 96	3	612 ± 11	1	-81	-9
Tree plantations	5819 ± 83	5	12511 ± 220	12	115	4
Adult palm groves	8149 ± 254	8	19106 ± 389	18	134	5
Crop-plantation associations	36234 ± 1078	34	10894 ± 123	10	-70	-7
Croplands	48774 ± 1394	46	50703 ± 1018	48	4	1
Total	106221	100	106221	100		

5.3.2. Land use dynamics (2000-2018)

Examination of land use changes over the period 2000-2018 revealed a significant increase in built-up areas, adult palm groves and tree plantations, with a consequent decrease in forests and crop-plantation associations (Table 22). In general, all land uses except croplands have experienced a significant overall rate of change. Some land uses have experienced a significant increase in area. This is especially the case for tree plantations with an increase of +115% (+6692 ha), adult palm groves by +134% (+10957 ha) and built-up areas by +207% (+8356 ha). On the contrary, crop-plantation associations and forests decreased in area, respectively -70% (-25340 ha) and -81% (-2595 ha). However, the annual rate of change was low (Table 22). Built-up areas, adult palm groves and tree plantations increased annually by 6%, 5% and 4%, respectively. In contrast, forests and crop-plantation associations lost 9% and 7% of their area annually.

The transition matrix analysis (Annex 12) indicates that 61% of the total area has been affected by the land use change between 2000 and 2018 in the study area. The changes in land use are mainly observable on a myriad of small areas represented by few pixels (Figure 23). Land uses on large plots (e.g. state tree plantations and palm groves under the management of rural development cooperatives) were less modified (Figure 23).

A Chord diagram shows the transfers of area from one land use to another between 2000 and 2018 (Figure 24). Croplands were the land use, which were most transformed into built-up areas. As a result, croplands gained on forests and on crop-plantation associations' areas. At the same time, some area of crop-plantation associations has been significantly transformed into adult palm groves and croplands. Forests area has been reduced in favour of adult palm groves, croplands and crop-plantation associations. The increase in the area of tree plantations was mainly due to the conversion of croplands and crop-plantation associations between 2000 and 2018. The conversion of a small area of built-up area into tree plantations, adult palm groves and croplands could more likely be explained by classification errors (Annexes 10 & 11).

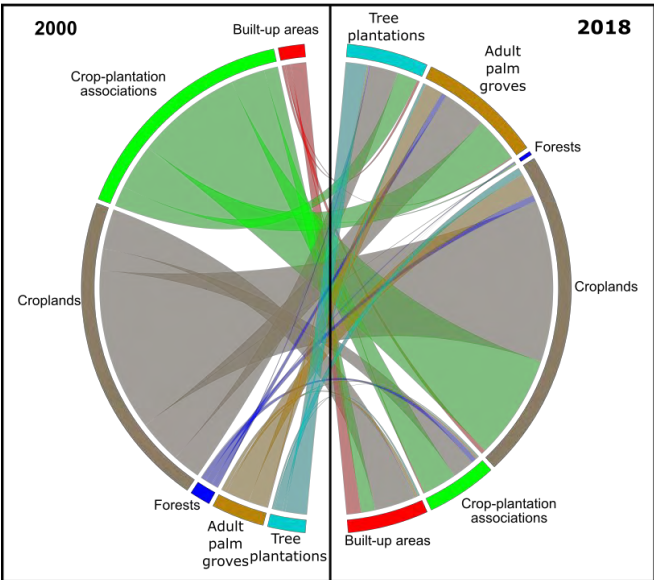


Figure 24: Chord diagram showing the conversion of land area in terms of land use over the period 2000-2018.

5.3.3. Evolution of the C stocks distribution among the land use

The total C stock of the Allada Plateau slightly decreased, about 3%, between 2000 and 2018 (7329 vs. 7111 Gg C) (Table 23). The distribution of total C stocks of the

Plateau showed that the smallest C reservoir of the area are respectively adult palm groves and forests in 2000 and 2018 (Table 23). In 2000, the total C stock of the area is mainly distributed in the crop-plantation associations and in croplands accounting for respectively 36% and 21% of the total C stock considering the Ferralsols occupation of the Allada Plateau. In 2018, due to changes in land use since 2000, the total C stock of the area was mainly distributed in the tree plantations and adult palm groves (33% and 30% of the total C stock, respectively).

As a result of the decrease in the area of forests and crop-plantation associations, the total C stocks of these land uses respectively decreased of -908 and -1850 Gg C (Tables 22 and 23). In contrast, due to the increase in the area of tree plantations, adult palm groves and croplands, 1252, 1227 and 61 Gg of extra C were respectively stored in these land uses in 2018 in the study area. However, the uncertainties associated with the calculated C stocks for each land use ranged between 2 to 15%. The uncertainties associated with the total C stocks in 2000 (7329 Gg C) and 2018 (7111 Gg C) were 4% and 6% respectively (Table 23).

Tableau 22: Distribution of the stock of C (Gg C) in the various pools and all pools combined (total stock) according to the land use of Ferralsols for the years 2000 and 2018 for the whole study area.

Land use	Aboveground biomass		Belowground biomass		Litter+ woody necromass		Soil (0-30 cm)		Total stock	
	2000	2018	2000	2018	2000	2018	2000	2018	2000	2018
	Forests (FO)	721 (20) [§]	138 (19)	173 (21)	33 (20)	90 (18)	17 (18)	138 (5)	26 (5)	1122 (13)
Tree plantations (PL)	658 (24)	1414 (24)	157 (24)	338 (24)	93 (21)	200 (21)	180 (4)	388 (4)	1088 (15)	2340 (15)
Adult palm groves (PA)	513 (8)	1204 (7)	122 (8)	287 (7)	90 (8)	210 (8)	187 (6)	439 (5)	913 (5)	2140 (5)
Crop-plantation associations (CP)	1413 (4)	425 (3)	326 (4)	98 (3)	72 (10)	22 (10)	833 (6)	251 (6)	2645 (4)	795 (2)
Croplands (CL)	0 (3)	0 (2)	0 (3)	0 (2)	49 (20)	51 (20)	1512 (9)	1572 (9)	1561 (9)	1622 (9)
Total stocks	3305 (7)	3180 (11)	779 (7)	755 (11)	394 (7)	500 (7)	2851 (5)	2676 (6)	7329 (4)	7111 (6)
Δ Stocks	-125 (6)		-24 (6)		106 (6)		-175 (6)		-218 (4)	

[§]Values in brackets are the percentage uncertainty (%) of C stock values.

5.3.4. Evolution of the C stocks distribution among the different C pools

The distribution of C stocks in the different pools shows that the most important C pools are the aboveground biomass and the soil (0-30 cm). These two pools represent respectively 45% and 39% of the total C stock in the considered area in 2000 and 45% and 37% in 2018 (Table 23).

From 2000 to 2018, only the C stocks contained in litter and deadwood have increased (Table 23). This increase is estimated at +106 Gg C with an uncertainty of 6% (Table 23). The other pools of C have decreased overall over the 18-years period (Table 23). The greatest losses were observed in the soil (-175 Gg C) and aboveground biomass (-125 Gg C) with 6% uncertainty around these calculated values. The C stock balance of areas on Ferralsols from 2000 to 2018 is slightly negative (Table 23, Figure 25). It is estimated at - 218 Gg C, i.e. about 2 Mg C ha⁻¹ globally over the whole region, with an uncertainty of 4%. However, if the surface of built-up areas is excluded from the calculation, since the C stocks of built-up areas were considered null, the average C stocks per hectare of the total C stocks are 71 and 76 Mg C ha⁻¹ respectively for the year 2000 and 2018. There would therefore be a positive trend in C stock of + 5 Mg C ha⁻¹ in the non-built-up areas of areas on Ferralsols of the Allada plateau.

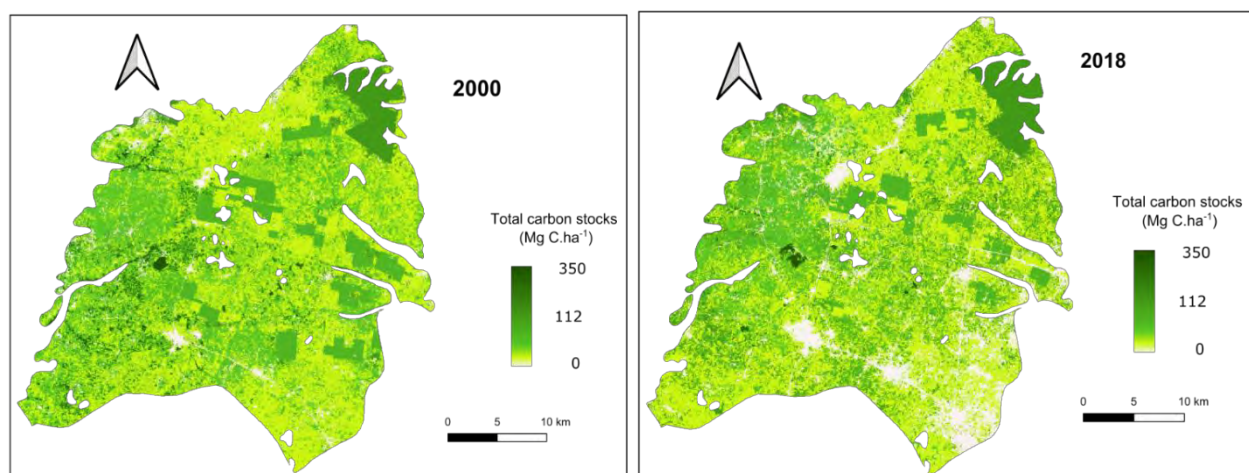


Figure 25: Map of total carbon stocks in the study area in 2000 and 2018.

5.4. Discussion

5.4.1. Land use classification and changes analysis

The Ferralsols occupy 106,221 ha on the Allada plateau. Land use change of this area was dynamic between 2000 and 2018, with 61% of the surfaces modified (Annexe 12). This change particularly affected small private plots rather than large state or

cooperatives plantations (Figure 23). This dynamic was also characterised by a significant extension of built-up areas (207%), adult palm groves (134%) and tree plantations (115%) to the detriment of forests (-81%) and crop-plantation associations (-70%). These results are in line with other observations made throughout the country (Brun et al., 2018; Guidigan et al., 2019; MCVDD, 2017; Tchiboza, 2020). From 2000 to 2018, the annual loss of forest area is estimated at 90,000 ha at the national scale, resulting in an overall change of 27% (FAO, 2020). Most research on land use dynamics pointed to agriculture as the main driver of land degradation and deforestation (Guidigan et al., 2018; Olorunfemi, Fasinmirin, Olufayo, et al., 2018). However, in our study, only a slight increase in the area of the land use type "croplands" was recorded (+ 1929 ha). This can be explained by the reforestation actions of the Beninese Government to compensate as soon as possible for the loss of forest formations. Forest plantations were carried out, both by the national authorities and by farmers. In 2018, they cover a total area of 20000 ha nationwide (FAO, 2020) with teak (*Tectona grandis* L.f.) and gmelina (*Gmelina arborea* Roxb) as the main species (Akouehou et al., 2013; Aoudji et al., 2014; Atindogbé et al., 2013). The state-owned teak plantations have difficulty ensuring the high demand for service wood (furniture making, carpentry, etc.)(Atindogbé et al., 2013). Therefore, many farmers invest in tree plantation, e.g. teak plantation, to diversify and improve their incomes and/or secure their land (Aoudji et al., 2014). Increase in the surface area of smallholder teak and gmelina plantations can be observed on the Allada plateau (+ 6692 ha) on small-sized plots (Figure 23). In the study area, the agriculture or tree plantation plots of smallholders are comprised between 0.25 and 1.5 ha, and the private palm groves areas are less than 5 ha (Aholoukpè et al., 2013; Aoudji et al., 2012). This increase in tree plantation surface areas is also associated with a strong increase in surface under oil palm plantations, i.e. the land use of 'adult palm groves' (+ 10957 ha, Figure 23).

The decrease in 2018 of crops-plantation association is explained by the fact that a large part of this land use is left under croplands (Figure 24). The decrease is probably also linked to the increase of oil palm plantations (Figure 24). The land use named 'crop-plantation associations' is dominated by a temporary oil palm agroforestry system. In the south of Benin, and particularly on the Allada plateau, the landscape is dotted with oil palm trees, often family-owned. These oil palm trees have a particular life cycle (Akouehou et al., 2013). Oil palm plantation cycles last from 15 to 25 years (Aholoukpè, 2013). On smallholder farms, the first three years are often grown in

association with annual or bi-annual crops (e.g. cassava, tomatoes, pineapple, maize) (Aholoukpè et al., 2013; Koussihouèdé et al., 2019; Nchanji et al., 2016). This temporary agroforestry system is motivated by the lack of arable land for family agriculture less than 5 ha and by the cost of maintaining the palm trees, which yield nothing in their first few years (Koussihouèdé et al., 2019). The large area of crop-plantation associations land use in 2000 is composed by these temporary oil palm agroforestry systems. The large area is partly the result of the successful distribution of selected planting material in rural areas in the 1990s as part of a government programme supporting palm oil production after the decline of state plantations (Adje & Adjadi, 2001). It is also explained by the social, cultural and cultic importance of this plant for the local population. In this region, a farmer's wealth is measured by his holdings of palm trees (Akouehou et al., 2013). The decrease in the area of crop-plantation associations and the strong increase of adult palm groves land uses in 2018 compared to 2000 can be explained by the age of the young palm groves installed 20 years ago and in association with crops only during the first years, i.e. in their immature stage.

The sharp increase in built-up areas is due to the increase in population density requiring the development of housing, administrative and road infrastructures. Benin's population increased from 6.7 million in 2002 to 10.6 million in 2015 (INSAE, 2015). Based on the last population census, the population density of the Atlantic department, where the Allada plateau is located, close to the Cotonou and its agglomeration, increased from 225 inhabitants km⁻² in 2000 to 316 inhabitants km⁻² in 2015 (INSAE, 2015).

5.4.2. The carbon stocks and carbon changes between 2000 and 2018

The land use on the Ferralsols of the Allada Plateau affected the C stocks of the four pools considered. At the plot scale, C was mainly located in the aboveground biomass of forests, tree plantations, adult palm groves and crop-plantation associations. In the same way, the variation in C stock per hectare between land uses was mainly explained by large variations in the aboveground biomass (Houssoukpèvi et al., 2022, Table 21). The sandy soils of the study area store small amounts of C, unlike the biomass of forest and tree plantation ecosystems (Logah et al., 2020; Olorunfemi et al., 2020). By consequence at the landscape scale C stock was mainly located in biomass (45%). Nevertheless, , the upper (0-30 cm) layer of soils accounted

for 37-39% of the total C stock because croplands surface represented about 50% of the surface of the area and did not account for biomass C.

The land use change between 2000 and 2018 modified the distribution of the C stocks from the forest to the plantations, as forest areas decreased and tree plantations and palm groves plantations increased (Figure 24). The land use change modified slightly the distribution of the C in the different carbon pools. All the C pools were affected by land uses except the litter + woody necromass, thanks to the installation of adult palm groves areas and tree plantations on croplands, or due to the growth of the palm groves from the crop-plantation association. Litter in these land uses contained per hectare less C than in forest (Table 21), but these land uses represented much higher surface in the area. Because 50% of the surface is used for croplands and do not present C biomass, the variation of C stocks of the region between 2000 and 2018 was quite similar in both the soil and the aboveground biomass pools. The C stock variations were respectively -175 Gg C and -125 Gg C for the soil and aboveground biomass pools (Table 23). The decrease of biomass C stocks is attributed to a significant decrease in the area of forests. However, accounting only for C losses in the biomass would strongly underestimate the overall C stock losses in the region. Our results illustrate the need to measure or at least to estimate all C pools to have accurate estimation of C balance.

Our study estimated that between 2000 and 2018, the change in total C stocks in the study area tend to be slightly negative (- 218 Gg C) and was estimated to be 3%. This result is surprising as the land use changes concern 61% of the surface of the study area. The strong decrease in forest area (-2594 ha), i.e. the land use with the highest C stocks in all pools compared to other land uses (Table 21), was the main cause of this C stock decrease. This result confirms that the loss of C stocks was due to land use conversion and in particular to the decrease in woody cover as observed in other studies (MCVDD, 2017; Woomeer et al., 2004; Zhang et al., 2017). However, the decrease of C stocks is slight and if built-up areas are excluded of the calculation, the mean C stock showed a positive trend with a mean gain of 5 Mg C ha⁻¹. This can be explained by the large increase in the area of plantations (+6692 ha) and adult palm groves (+10957 ha). The high aboveground biomass of these land uses with the large increase of the area dedicated to them, have been able to compensate for the loss of woody forest cover. State efforts in promoting the expansion of tree plantations and palm groves (Adje & Adjadi, 2001; Ganglo et al., 1999) have minimised C losses

through the C stock of biomass, litter and soil at a regional scale. Nevertheless, to secure the C stocks, the lifetime of wood harvested for supply services (carpentry, furniture, poles, etc.) should be considered in the long term.

5.4.3. Accuracy of the estimated C stocks

The estimated C stocks at each date present uncertainties between 4 and 15% depending on the C pools, the land use or the date considered. These uncertainties are linked to (i) the heterogeneity of agricultural or forestry practices for a given land use and (ii) the errors in attributing areas to different land uses (GOFC-GOLD, 2016; IPCC, 2006; Olofsson et al., 2014). To ensure the representativeness of C stocks, a diversity of vegetation cover and management practices were measured in each land use type (Houssoukpèvi et al., 2022). For example, state plantations of different ages (last cut 5 years ago and 21 years ago) and private teak and gmelina plantations (last cut 10 years ago and 5 years ago, respectively) were measured to represent C stocks in tree plantations and presented biomass C stocks from 55 to 295 Mg C ha⁻¹. It seems difficult to distinguish such heterogeneities on satellite images, but field surveys and monitoring with a higher sampling pressure could help to characterise the distribution of C stocks according to different vegetation cover or management practices inside a given land use, i.e. by age, type of plantation, or cultivation. In addition, the methodology used for land use mapping leads to area errors, which could be counted twice, once per date, and explains part of the uncertainty. The classical diachronic analysis of land use change "wall to wall" involved a pair-wise comparison of images (Houessou et al., 2013; Padonou et al., 2017). Individual errors on both the 2000 and the 2018 maps were accounted twice when estimating the land use change. The weak distinction between two land uses detailed in the confusion matrices, e.g. in the 2000 map between crop-plantation associations and croplands or in the 2018 map between forests and adult palm groves, could be an individual error that can be considered as a change of cover from one year to the next (Fuller et al., 2003).

These errors in the land use change are recognised to be the main source of error in the carbon emission estimates (Harris et al., 2012; Pelletier et al., 2011). Improvements could be to use a supervised classification of several stacked satellite images acquired at different dates in a single analysis in order to directly identify changes (Grinand et al., 2013). Training data for the classification algorithm were not land uses but land use changes. This approach of the land use changes could be

associated to long term monitoring diachronic studies of C stocks. This method would reduce uncertainty but was not usable in our studied area due to the lack of data and knowledge on accurate localised land use changes on the Allada plateau. Obtaining such, information is challenging because precise historical land use changes are not well known or referenced in Benin yet. An improvement in the classification of land use patterns could also be envisaged by using high-resolution satellite images such as Pleiades images (resolution 0.5 m per pixel).

Improvements in estimation of the C stocks evolution could also be suggested. The method we used imposes a strong assumption: the non-variation of C stocks of the pools (living, dead, litter and soil biomass) if the land use pattern is unchanged. Thus, the study assumes that there has been no major change in forest vegetation structure, no forest degradation, no increase in plantation biomass, no change in the age structure of plantations, and no alteration of soils under cultivation. However, between 2000 and 2018, it is possible that changes in climate or in forest and crop management practices have altered soil or vegetation C stocks (including through C fluxes between pools). Future research should consider variations thanks to diachronic monitoring of C stocks over the long term. Finally, the study made the strong assumption that the C stock in built-up areas was negligible. The recent inclusion of urban parks and trees in cities, notably through green cities programs, could significantly improve regional C balances. Given the high level of urbanisation observed (+207% in 18 years in this study, Table 4), inventories of urban C stocks are necessary even in rural regions and in Africa, as is currently being done in large Northern cities (Cambou et al., 2018).

5.5. Conclusion

The agricultural area of the Allada plateau at the proximity of the economic capital of Benin experienced multiple changes in land use on small private plots as a result of human activities: 61% of the total area has undergone a land use change between 2000 and 2018. The expansion of built-up areas, tree and palm plantations were particularly notable with a decrease in forests surface area. This strong dynamic of land use, and particularly the increase of tree plantations and adult palm groves, led to a small loss of C stock ($\approx 3\%$) mainly in soil and aboveground biomass pools. Our results confirm the need to account for soil C, even in sandy areas, as responsible for non-negligible C stock variations. Our results should contribute to help planning and monitoring carbon stocks at the landscape level in climate mitigation effort plans. For

instance, urgently secure the small remaining forested areas, because forest represent only 1% of the total surface of the studied area but still stored 3% of the total C; encourage plantations, because plantations could limit the loss of C stocks and at the same time improve the economic conditions of the smallholders, and save land from urbanization. However, it is necessary to undertake interdisciplinary studies on different services provided by the different land use on the Allada plateau (food, energy, habitat, and biodiversity) and not only focused on C stocks. In addition, the uncertainties in the C stocks, between 4 and 15%, and the assumptions in this study encourage future research to be developed. To improve studies on the evolution of C stocks from local to national scales, long term field studies in rural areas as well as in the cities, characterisation studies on the forestry and agricultural practices affecting soil C pools and stocks, studies on the history of the area, and the development of calibration and validation of satellite images methods should be performed.

**PARTI IV : DISCUSSION ET CONCLUSION
GENERALES**

PARTIE V : DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALES

1. Discussion générale

1.1. Le statut organique des Ferralsols du plateau d'Allada

1.1.1. Des stocks de carbone hétérogènes dans les biomasses et les sols selon les modes d'occupations des terres

Les écosystèmes et les agro-écosystèmes sur les Ferralsols du plateau d'Allada présentent des stocks de C très différenciés dans les différents pools de C. Les répartitions des stocks de carbone entre biomasses et sols dépendent fortement des écosystèmes et agro-systèmes considérés. La biomasse est le pool qui stocke plus de carbone dans les forêts (72 %), plantations d'arbres (63 %) et palmeraies adultes (51 % du stock total de C). Par contre, le sol (0-100 cm) est le pool qui contient le plus de C dans les jeunes palmeraies (54 %) et les terres cultivées (98 % du stock total de C).

Le stock de C dans la biomasse varie beaucoup, en moyenne de 48 ± 1 Mg C ha⁻¹ dans les palmeraies jeunes à 278 ± 54 Mg C ha⁻¹ dans les forêts. Les stocks de C de la biomasse des forêts sont plus élevés comparativement à ceux des plantations d'arbres et des palmeraies. Cette variation de stock s'explique par la taille des arbres, l'âge et la structure des peuplements, dont la densité et la diversité des espèces d'arbres (Goussanou et al., 2018 ; Dayamba et al., 2016). Ces résultats illustrent l'importance de la biodiversité végétale dans la préservation de l'environnement (Dayamba et al., 2016), ce que l'on a observé également au sein même de la classe forêt. La diversité des espèces d'arbres dans les forêts joue positivement sur les stocks de C (Chapitre 2). Les plantations d'arbres, ici de teck, quand elles sont vieilles, présentent des stocks élevés de C de la biomasse (295.0 ± 43.4 Mg C ha⁻¹), toutefois moins élevés que dans certaines forêts (jusqu'à 494.6 ± 29.5 Mg C ha⁻¹). Cependant, avec souvent un objectif de production de perches et de bois de construction (Aoudji et al., 2012), la révolution des plantations privées est rapide, et les coupes sont ainsi généralement effectuées chaque 5 ans. L'usage des terres comme plantation ligneuse peut toutefois être relativement ancien, ce qui ne permet pas d'avoir dans ces plantations des stocks élevés de C dans leur biomasse. Les stocks de C dans les biomasses des palmeraies sont également plus faibles que ceux des forêts et des plantations d'arbres. Du point de vue des bilans C, ces résultats renforcent la problématique environnementale des palmeraies. Celles-ci diminuent les stocks de C comparativement aux forêts et mêmes aux plantations d'arbres.

Les Ferralsols sableux du plateau d'Allada ont de faibles stocks de C contrairement à la biomasse des écosystèmes de forêts et de plantations d'arbres (Logah et al., 2020 ; Olorunfemi et al., 2020). Sur l'ensemble du profil (0-100 cm), le stock de C varie peu, de $54 \pm 2 \text{ Mg C ha}^{-1}$ (dans les palmeraies jeunes) à $83 \pm 2 \text{ Mg C ha}^{-1}$ (dans les forêts). La texture du sol n'explique pas les différences de stock ou de teneur en COS observées entre les modes d'occupation des terres (Annexes 3 et 4) car les sols étudiés ne sont pas différents du point de vue textural. Les différences de stock de C dans les agro-écosystèmes sont donc essentiellement expliquées par l'occupation des sols. Dans les sols, la teneur en COS varie en fonction des modes d'occupation des terres quelle que soit la profondeur. La teneur en COS diminue avec la profondeur. Les forêts présentent de plus fortes teneurs en COS comparativement aux autres modes d'occupations des terres. Sur la profondeur 0-30 cm, malgré des stocks de C plus important dans la biomasse, les plantations d'arbres ont des stocks de C dans les sols proches de ceux sous cultures, tandis que les palmeraies présentaient des stocks plus faibles. Ces différences restent modérées et d'un ordre de grandeur inférieur à 10 Mg C ha^{-1} . Elles s'expliquent en partie par une masse de terre équivalente pour une profondeur donnée légèrement plus élevée dans les terres cultivées (plus dense) par rapport aux palmeraies.

Au regard des résultats, les plans et les politiques d'occupation des terres du plateau d'Allada peuvent être axés sur les stocks de C de la biomasse et sur la biodiversité des forêts préservées ou reboisées. Ceci passe par la préservation des forêts et des ressources forestières, l'encouragement du boisement avec une diversité d'espèces d'arbres, l'accompagnement des communautés locales dans la gestion et la sécurisation des forêts sacrées. Bien que les sols des terres cultivées stockent peu de C par hectare, les sols cultivés représentent de grandes surfaces à l'échelle de la région et donc des stocks de carbone conséquents (Chapitre 5). Il convient donc de promouvoir les pratiques de gestion des intrants organiques et le recyclage des nutriments, comme le retour des résidus de culture ou des feuilles d'élagage, afin de favoriser la séquestration du carbone mais également de maintenir la fertilité des sols, et la production agricole (Smith, 2016). Ainsi les changements d'usage et d'occupation de sol dans le contexte des changements globaux pourrait avoir des conséquences d'une part sur la décomposition et la stabilité de la MOS (Chapitre 3) et d'autre part sur le stock global de C de la région (Chapitre 5).

1.1.2. Une évolution modeste des stocks de carbone du plateau malgré une forte dynamique de changement des occupations des terres

La modification d'occupation, ou de couverture des terres est un facteur important de la dynamique régionale du carbone (Chen et al., 2017 ; Grinand et al., 2017). Entre 2000 et 2018, 61% de la superficie totale des Ferralsols du plateau d'Allada a connu de multiples changements d'occupations des terres sur de petites parcelles privées du fait des activités humaines. Cette forte dynamique d'occupations des terres, et notamment l'augmentation des plantations d'arbres et des palmeraies adultes, ont peu modifié les stocks de carbone du plateau de 7329 Gg C à 7111 Gg C (-218 Gg C soit 2 Mg C ha⁻¹) avec des incertitudes estimées respectivement à 4% et 6%. En effet, la forte mise en plantation forestière des terres est le fruit des efforts consentis par l'Etat pour la restauration des forêts dégradées et également un plan d'adaptation aux changements climatiques (DGEC/MCVDD, 2017). Grâce à leur biomasse aérienne importante, ces occupations ont permis de minimiser les pertes de C à travers le stock de C des biomasses, litières et sols de la région. Cependant, la durée de vie des bois récoltés pour les services d'approvisionnement (charpente, meubles, piquets...) n'est pas connue sur le long terme. Cette faible perte de stock de C ($\approx 3\%$) est principalement notable dans le sol (-175 Gg C) et la biomasse aérienne (-125 Gg C) avec une incertitude de 6% dans les deux cas. Cette évolution du stock global de C de la région est faible comparativement à d'autres pays, par exemple l'Ouganda ou Madagascar où on note une forte urbanisation et déforestation (Zhang et al., 2017 ; Grinand et al., 2017). Malgré la forte augmentation de la superficie des plantations d'arbres et des palmeraies, présentant des stocks de C dans la biomasse relativement élevés (Chapitre 2), il n'y a pas eu d'augmentation des stocks de carbone dans la région. Ces plantations étant des usages monospécifiques, ces résultats montrent que la biodiversité végétale est également importante pour le stockage de C dans la biomasse aérienne (Chapitre 2). Les 30 premiers centimètres des sols représentent 37-39% du stock total de carbone de la région. Le bilan négatif du stock de C des sols de la région est lui aussi surtout lié à la perte de surface des forêts qui sont des occupations à fort stock de C. En effet, l'expansion des zones bâties, des plantations d'arbres et des palmeraies adultes a eu pour conséquence une diminution de la superficie des zones précédemment dominées par les terres forestières. Ces résultats montrent qu'il est urgent de sécuriser les petites zones forestières restantes

qui ne représentent que 1% de la surface totale de la zone étudiée mais stockent encore 3% du C total. Cependant cette étude n'a pas pris en compte le stock de C des zones urbanisées. Étant donné la forte augmentation de ces modes d'occupation des terres, il serait dès lors très intéressant de mener des études en milieu urbain afin de préciser les stocks de C dans ces milieux et ainsi faire un bilan précis de l'évolution des stocks de C de la région. Ce type d'étude a été engagé dans de grandes villes comme Paris ou New York (Cambou et al., 2018). À notre connaissance cela n'a pas été fait en milieu urbain en Afrique. Au Bénin, une seule étude très récente, Sehoun et al. (2021), a estimé le stock de C de la biomasse des arbres dans les villes de Cotonou (320 Mg C ha⁻¹), Allada (141 Mg C ha⁻¹) et Abomey-calavi (200 Mg C ha⁻¹).

Nos résultats devraient contribuer à aider à la planification et au suivi des stocks de C au niveau du paysage dans les plans d'efforts d'atténuation du climat. Il est urgent d'encourager les plantations, car elles pourraient limiter la perte des stocks de C et en même temps améliorer les conditions économiques des petits exploitants, et préserver les terres de l'urbanisation. Cependant, il est nécessaire d'entreprendre des études sur les déterminants socioéconomiques des changements d'occupations des terres afin de mieux orienter les actions à mener sur l'organisation du plateau d'Allada.

1.1.3. La stabilisation de la MO est liée à la disponibilité de la litière dans les modes d'occupation des terres

Dans la littérature scientifique, il est reconnu que les changements d'usage ou d'occupation d'un sol ont un effet sur son statut organique (e.g. Cornwell et al., 2008 ; Djukic et al., 2018 ; Don et al., 2011 ; Junior et al., 2016). Les travaux de cette thèse ont vérifié ce résultat dans le contexte agricole du Bénin, en comparant la dégradation des litières, l'activité biologique et le statut organique des sols sous forêts, plantations d'arbres, palmeraies et terres cultivées. Les tests de décomposition de la MO (Tea bag et Bait lamina test) effectués indiquent que l'intensification de l'utilisation des terres, par l'installation de palmeraies ou la mise en culture, influencent négativement l'activité biologique du sol. Les résultats ont montré que la décomposition de la litière est lente pour les terres cultivées et palmeraies comparativement aux forêts et aux plantations d'arbres (Chapitre 3 et Chapitre 4). Cette situation est la conséquence de la faible disponibilité de la MO sous forme de litière, du travail superficiel du sol et des pratiques de fertilisation minérale des sols observés pour les terres cultivées et les palmeraies (McGuire et Treseder, 2010 ; Wang et al., 2013 ; Duddigan et al. 2020). Cette plus

faible décomposition induit une réduction de la biomasse microbienne (Zang et al., 2016) et de son activité. Ainsi, le quotient microbien (q_{mic}) et la minéralisation de la MO sont plus élevés sous forêts et plantations comparativement aux sols agricoles. Par contre, le quotient métabolique (qCO_2) est faible sous forêts et plantations comparativement aux sols agricoles (terres cultivées et palmeraies). Les valeurs élevées du qCO_2 des sols agricoles montrent que face à une disponibilité plus faible en ressources carbonées, les microorganismes sont plus stressés comparativement aux microorganismes des sols forestiers plus riches en carbone (forêts et plantations d'arbres). En conséquence, les microorganismes des sols agricoles utilisent principalement le C pour leur maintenance au lieu de le convertir en biomasse. Il y a donc une bonne efficacité de l'utilisation du C par les microorganismes des sols forestiers et globalement un statut organique qui montre des signes de stabilité du C (Rodrigues et al., 2015, Sparling 1992). De même, l'étude des pools de COS a montré que les terres cultivées et les palmeraies favorisent l'augmentation des pools de COS labile (rapport $POxC/SOC$ et CO_2/SOC), alors que les forêts et les plantations d'arbres favorisent l'augmentation des pools de COS stable (C associé à la fraction fine du sol). Ces résultats nous permettent de conclure que les pratiques de gestion des sols agricoles (terres cultivées et palmeraies) du plateau d'Allada ne favorisent pas la stabilité du COS. L'utilisation intensive des sols agricoles risquent dans le temps de dégrader davantage les stocks organiques des sols. Il est alors important de faire la promotion des pratiques de gestion des terres qui mettent l'accent sur les entrées de C sous formes de résidus de cultures, ou sous formes d'association végétales telle que l'agroforesterie.

1.2. Une activité biologique des sols fortement affectée par les modes d'occupations des terres

L'intensification de l'utilisation des terres a diminué la diversité fonctionnelle des organismes du sol. La diversité et l'abondance de la faune du sol sont modifiées par les modes d'occupations des terres. Les coléoptères, fourmis, diplopodes et les sangsues sont les ordres les plus rencontrés dans les sols non perturbés alors que les vers de terre, les isopodes, les larves de lépidoptères et les orthoptères sont les plus rencontrés dans les sols agricoles. Globalement l'abondance et la diversité de la faune du sol sont plus importantes dans les occupations où la litière est disponible comme les forêts, les plantations d'arbres et les palmeraies adultes. En effet, la forte

disponibilité et le renouvellement fréquent de la litière sous forêts et plantations d'arbres améliorent l'apport alimentaire des organismes du sol et de la litière mais également les caractéristiques physico-chimiques du sol et créent des conditions favorables aux organismes du sol (Ayuke et al., 2011) améliorant ainsi le stockage de C dans les sols (FAO et al., 2020). Il est alors urgent de revoir la gestion organique des sols agricoles sur le plateau d'Allada. Dans les palmeraies adultes, même s'il y a déjà un effort de restitution des feuilles d'élagage sous forme d'andains, il faut inciter les producteurs à restituer les résidus de récolte tels que les grappes de fruits vides et les résidus de transformation des noix de palme (Tao et al., 2016). Dans les jeunes palmeraies et les terres cultivées, il est souhaité de restituer tout ou au moins une partie des résidus de récoltes des cultures annuelles (maïs, ananas, tomate etc.). Toutes ces pratiques permettront non seulement d'améliorer le statut organique des Ferralsols du plateau d'Allada mais aussi l'activité biologique de ces sols favorisant également la préservation de la biodiversité faunique des sols (Tao et al., 2018 ; Aholoukpè et al., 2016 ; Blanchart et al., 2006). Une étude socioéconomique sur la gestion de ces résidus permettrait de comprendre la faisabilité et les contraintes des producteurs dans la restitution de tout ou d'une partie des résidus de récolte au sol.

1.3. Implications de la thèse pour le développement de la région du plateau d'Allada

➤ *Sur le plan environnemental*

Les résultats de cette thèse d'une part viennent combler le manque de données sur les stocks de C dans les différents pools de C des principaux modes d'occupation des terres d'une région agricole au sud du Bénin. D'autre part, les résultats ont montré que les plantations d'arbres et les palmeraies ne compensent pas les pertes environnementales liées à la disparition de surfaces forestières. En effet, l'étude de l'évolution des modes d'occupation des terres du plateau d'Allada sur ces deux dernières décennies a révélé qu'il y a une forte mise en culture des terres par des plantations d'arbres et des palmeraies (Chapitre 5). On peut penser que cette évolution du territoire n'aura pas de conséquences sur le plan environnemental. Ce qui est presque vrai d'un point de vue des stocks globaux de C de la région. L'étude de l'évolution du stock global de C de la région à partir des mesures de terrain des stocks de C dans les différents pools de carbone a montré qu'il y a une baisse des stocks de C dans les sols et les biomasses. Ces résultats impliquent dans le contexte des

changements climatiques que les modifications de l'organisation du plateau d'Allada n'ont finalement que peu contribué à l'émission des GES dans l'atmosphère ces 20 dernières années. En revanche, la dégradation et la destruction des forêts et son remplacement par des terres cultivées ou plantées en teck, gmelina ou palmiers implique une forte perte de biodiversité végétale et des sols (Chapitre 4).

➤ *Sur le plan agronomique*

Les résultats des Chapitres 3 et 4 ont montré que les pratiques de gestion des sols cultivés du plateau d'Allada affectent la qualité des sols. En effet, ces pratiques ont modifié l'équilibre entre pools stables et labiles du COS avec une augmentation du pool de C labile et une baisse de la diversité et de l'abondance des organismes des sols. Ce constat est lié à la faible entrée de C dans les sols agricoles surtout les terres cultivées. Il faut alors faire la promotion des pratiques de restitution des résidus de récolte ou des déchets issus de la transformation des produits agricoles et de l'agroforesterie afin d'augmenter la disponibilité de la MO dans les sols agricoles. Cela passe par la connaissance des facteurs socioéconomiques de l'application des pratiques actuelles de gestion et de l'occupation des terres. De plus, les résultats du Chapitre 2, spécifiquement sur les données des stocks de C des plantations de teck sous gestion de l'Etat peuvent orienter la structure en charge de la gestion de ces plantations à penser au marché de C.

2- Conclusion et perspectives

Le défi de cette étude était de produire des connaissances sur le statut organique et biologique des principaux modes d'occupations des Ferralsols du plateau d'Allada. Pour cela, différentes thématiques (foresterie, pédologie, écologie des sols) et disciplines techniques (télédétection, SIG), indispensables pour évaluer l'impact environnemental des activités humaines ont été abordées dans cette thèse. Nous pouvons retenir de cette thèse que la forte dynamique des occupations des terres du plateau d'Allada ces 20 dernières années affecte peu le stock global de C de la région. Cela est dû à la forte augmentation des plantations d'arbres et des palmeraies adultes. Les forêts sur Ferralsols du plateau d'Allada stockent plus de C comparativement aux plantations d'arbres et aux sols agricoles (terres cultivées et palmeraies). Les terres cultivées stockent une faible quantité de C principalement à cause de leur faible biomasse et de sa forte minéralisation due aux pratiques culturales. Les Ferralsols du plateau d'Allada stockent peu de C de façon générale. Cependant, globalement à

l'échelle d'un territoire comme celui d'Allada, les variations de stock de C dépendent à la fois des biomasses et des sols. Les différences de stocks de C dans les sols entre 2 modes d'occupation sont faibles (de l'ordre de 20 Mg ha⁻¹ dans le premier mètre) mais multipliées par la surface qu'ils occupent représentent de grande quantité (de l'ordre de 101 Gg C pour la région étudiée). Ne se focaliser que sur les stocks de C des biomasses biaiserait donc le résultat global. Dans les modes d'occupation plantés, le C est surtout stocké dans la biomasse aérienne (60 %). La structure et la biodiversité des peuplements d'arbres sont des facteurs importants sur la variabilité des stocks de C. Ces données montrent qu'il est nécessaire d'axer les plans et les politiques d'occupation des terres du plateau d'Allada sur la biodiversité des forêts préservées ou reboisées. La litière est également un pool de C fortement influencé par les modes d'occupation des terres. Sa disponibilité dans les occupations des terres détermine la diversité, l'abondance et les performances des organismes du sol dans la décomposition et la stabilisation de la matière organique.

Les conclusions de cette étude proposent les sujets suivants dans des travaux de recherche ultérieurs :

- Conduire des travaux similaires à la thèse sur les autres types de sols de la région afin de faire un bilan global du stock de C de la région ;
- Identifier les déterminants socioéconomiques des changements d'occupation des terres sur le plateau d'Allada ;
- Améliorer les études sur l'évolution des stocks de C de l'échelle locale à l'échelle nationale en réalisant des études de terrain à long terme, par exemple des études de caractérisation des pratiques forestières et agricoles affectant les pools et les stocks de C, des études de terrain sur l'historique de l'occupation des terres de la région afin de mieux caractériser les facteurs de variabilité des stocks de C dans les paysages ;
- Préciser la biodiversité microbienne et de la faune du sol selon les modes d'occupation des sols et selon le type de sol afin d'avoir des données de références et de comprendre la répartition de la biodiversité édaphique ;
- Analyser les relations entre cette biodiversité et le statut organique des sols ;
- Etudier les relations entre diversité des litières, diversité de la faune et des communautés microbiennes des sols et stockage de carbone.

Références bibliographiques

- Abera, G., & Wolde-Meskel, E. (2013). Soil Properties, and Soil Organic Carbon Stocks of Tropical Andosol under Different Land Uses. *Open Journal of Soil Science*, 03(03), 153–162. <https://doi.org/10.4236/ojss.2013.33018>
- Adhikari, D., & Yang, Y. (2015). Selective stabilization of aliphatic organic carbon by iron oxide. *Scientific Reports*, 5, 1–7. <https://doi.org/10.1038/srep11214>
- Adhikari, K., & Hartemink, A. E. (2016). Linking soils to ecosystem services - A global review. *Geoderma*, 262, 101–111. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.08.009>
- Adje, I. A., & Adjadi, E. (2001). Diffusion du matériel végétal amélioré palmier à huile en milieu villageois: l'expérience du Bénin. *Oilseeds and Fats, Crops and Lipids*, 8(5), 529–533. <https://doi.org/https://doi.org/10.1051/ocl.2001.0529>
- Aholoukpè, H. (2013). Matière organique du sol et développement du palmier à huile sous différents modes de gestion des feuilles d'élagage: cas des palmeraies villageoises du département du Plateau au Bénin [Montpellier, SupAgro]. <https://www.theses.fr/2013NSAM0036/document>
- Aholoukpè, H., Amadji, G. L., Blavet, D., Chotte, J., Deleporte, P., Dubos, B., Flori, A., & Jourdan, C. (2016). Effet de la gestion des feuilles d'élagage du palmier à huile sur le stock de carbone et les propriétés physico-chimiques du sol dans les palmeraies villageoises du Bénin. *BASE*, 20(2), 2016.
- Aholoukpè, H., Dubos, B., Deleporte, P., Flori, A., Amadji, L. G., Chotte, J. L., & Blavet, D. (2019). Correction to: Allometric equations for estimating oil palm stem biomass in the ecological context of Benin, West Africa (*Trees*, (2018), 32, 6, (1669-1680), 10.1007/s00468-018-1742-8). *Trees - Structure and Function*, 33(1), 315. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1791-z>
- Aholoukpè, H., Dubos, B., Deleporte, P., Flori, A., Amadji, L., Chotte, J., & Blavet, D. (2018). Allometric equations for estimating oil palm stem biomass in the ecological context of Benin, West Africa. *Trees - Structure and Function*, 32(6), 1669–1680. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1742-8>
- Aholoukpè, H., Dubos, B., Flori, A., Deleporte, P., Amadji, G., Chotte, J. L., & Blavet, D. (2013). Estimating aboveground biomass of oil palm: Allometric equations for estimating frond biomass. *Forest Ecology and Management*, 292(2013), 122–129. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.027>
- Aholoukpè, H., Vissoh, V., Amadji, G., Deleporte, P., Dubos, B., Nodichao, L., Glele Kakai, R., Chotte, J., & Blavet, D. (2013). Typologie des plantations villageoises de palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) dans le département du Plateau au Bénin. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 7(3), 978. <https://doi.org/10.4314/ijbcs.v7i3.8>
- Aide, T. M., Clark, M. L., Grau, H. R., López-Carr, D., Levy, M. A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Núñez, M. J., & Muñiz, M. (2013). Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica*, 45(2), 262–271.
- Akoegninou, A., van der Burg, W., L.J.G., van der M., & In: Adjakidjè, V., Essou, J.P., Sinsin, B., Yédomonhan, H. (Eds. . (2006). *Flore Analytique du Bénin*. Backhuys Publishers, Cotonou & Wageningen, 50–62.
- Akognongbe, A., Abdoulaye, D., Vissin, E. W., & Boko, M. (2014). Dynamique de l'occupation du sol dans le bassin versant de l'Oueme à l'exutoire de Bétérou (Bénin). *Afrique Science: Revue Internationale Des Sciences et Technologie*, 10(2).
- Akouehou, G. S., Assogba, D., Houndonougbo, A., & Sinsin, A. (2013). Diversité floristique, sécurisation foncière et gestion des systèmes agroforestiers à palmier à huile (*Elaeis*

- guineensis) en zones périurbaines et rurales du Département de l'Atlantique au Sud du Bénin. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 7(3), 1180. <https://doi.org/10.4314/ijbcs.v7i3.24>
- Akpa, S. I. C., Odeh, I. O. A., Bishop, T. F. A., Hartemink, A. E., & Amapu, I. Y. (2016). Total soil organic carbon and carbon sequestration potential in Nigeria. *Geoderma*, 271, 202–215. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.02.021>
- Allé, U., Vissoh, P., Guibert, H., Agbossou, E., Gozé, E., & Afouda, A. (2013). Changements Climatiques, Perceptions et Adaptations des Producteurs sur le Plateau d'Allada au sud du Bénin. *European Journal of Scientific Research*, 107(4), 530–545.
- Alves, L. F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A., Camargo, P. B., Santos, F. A. M., Joly, C. A., & Martinelli, L. A. (2010). Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*, 260(5), 679–691.
- Anderson, J. M., & Ingram, J. S. I. (1993). *A handbook of methods*. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, 221, 62–65.
- Anderson, T. H., & Domsch, K. H. (1990). Application of eco-physiological quotients (qCO₂ and qD) on microbial biomasses from soils of different cropping histories. *Soil Biology and Biochemistry*, 22(2), 251–255. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(90\)90094-G](https://doi.org/10.1016/0038-0717(90)90094-G)
- Anderson, T. H., & Domsch, K. H. (2010). Soil microbial biomass: The eco-physiological approach. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(12), 2039–2043. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.06.026>
- Andrew, M. E., Wulder, M. A., Nelson, T. A., & Coops, N. C. (2015). Spatial data, analysis approaches, and information needs for spatial ecosystem service assessments: a review. *GIScience & Remote Sensing*, 52(3), 344–373.
- Anikwe, M. A. N. (2010). Carbon storage in soils of Southeastern Nigeria under different management practices. *Carbon Balance and Management*, 5, 1–7. <https://doi.org/10.1186/1750-0680-5-5>
- Aoudji, A. K. N., Adegbidi, A., Ganglo, J. C., & Lebailly, P. (2014). Teak, *Tectona grandis* L.f., planting in smallholders' farming system in southern Benin. *Bois et Forêts Des Tropiques*, 68(319), 7–17. <https://doi.org/10.19182/bft2014.319.a20554>
- Aoudji, A., Adégbidi, A., Agbo, V., Atindogbé, G., Toyi, M., Yêvidé, A., Ganglo, J., & Lebailly, P. (2012). Functioning of farm-grown timber value chains: Lessons from the smallholder-produced teak (*Tectona grandis* L.f.) poles value chain in Southern Benin. *Forest Policy and Economics*, 15, 98–107. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2011.10.004>
- Aoudji, A., Adégbidi, A., Ganglo, J. C., Agbo, V., Yêvidé, A. S. I., De Cannière, C., & Lebailly, P. (2011). Satisfaction across urban consumers of smallholder-produced teak (*Tectona grandis* Lf) poles in South Benin. *Forest Policy and Economics*, 13(8), 642–651.
- Asia Air Survey, & Next GIS. (2012). MOLUSCE : Modules for Land Use Change Evaluation. NextGIS. <https://nextgis.com/blog/molusce/>
- Assefa, G., Mengistu, T., Getu, Z., & Zewdie, S. (2013). Training manual on: Forest carbon pools and carbon stock assessment in the context of SFM and REDD+. In Wondo Genet, Ethiopia.
- Assogba, O. D. I. (2010). Performance socioéconomique des systèmes agroforestiers à palmier à huile (*Eleais guineensis*) dans les zones périurbaines et rurales d'Université d'Abomey-Calavi (UAC). Mémoire de Master, Faculté Des Sciences Agronomiques(FSA), Gestion Des Ressources Naturelles et Biodiversité (RESBIO), 80.

- Assogbadjo, A. E., Kakaï, R. G., Edon, S., Kyndt, T., & Sinsin, B. (2011). Natural variation in fruit characteristics, seed germination and seedling growth of *Adansonia digitata* L. in Benin. *New Forests*, 41(1), 113–125.
- Atchada, C. C., Zoffoun, A. G., Akplo, T. M., Azontonde, A. H., Tente, A. B., & Djego, J. G. (2018). Modes d'utilisation des terres et stock de carbone organique du sol dans le bassin supérieur de Magou au Bénin. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 12(6), 2818–2829.
- Atindogbé, G., Fonton, N. H., & Lejeune, P. (2013). Evaluation de la ressource en teck, *Tectona grandis* L.f., des plantations privées du Sud-Bénin. *Bois & Forêts Des Tropiques*, 316(316), 93. <https://doi.org/10.19182/bft2013.316.a20533>
- Atindogbe, G., Fonton, N. H., Fandohan, B., & Lejeune, P. (2012). Caractérisation des plantations privées de teck (*Tectona grandis* L.f.) du département de l'Atlantique au Sud-Bénin. *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, 16(4), 441–451.
- Attignon, S. E., Lachat, T., Sinsin, B., Nagel, P., & Peveling, R. (2005). Termite assemblages in a West-African semi-deciduous forest and teak plantations. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 110(3–4), 318–326. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.04.020>
- Attignon, S. E., Weibel, D., Lachat, T., Sinsin, B., Nagel, P., & Peveling, R. (2004). Leaf litter breakdown in natural and plantation forests of the Lama forest reserve in Benin. *Applied Soil Ecology*, 27(2), 109–124. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.05.003>
- Ayuke, F. O., Pulleman, M. M., Vanlauwe, B., de Goede, R. G. M., Six, J., Csuzdi, C., & Brussaard, L. (2011). Agricultural management affects earthworm and termite diversity across humid to semi-arid tropical zones. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 140(1–2), 148–154.
- Azontondé, H. A. (1991). Propriétés physiques et hydrauliques des sols au Bénin. *IAHS Publ*, 199, 253–256.
- Babbar, D., Areendran, G., Sahana, M., Sarma, K., Raj, K., & Sivadas, A. (2021). Assessment and prediction of carbon sequestration using Markov chain and InVEST model in Sariska Tiger Reserve, India. *Journal of Cleaner Production*, 278. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2020.123333>
- Bagstad, K. J., Semmens, D. J., Waage, S., & Winthrop, R. (2013). A comparative assessment of decision-support tools for ecosystem services quantification and valuation. *Ecosystem Services*, 5(September), 27–39. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2013.07.004>
- Bakayoko, O., Coulibaly, B., & Assa Achy, M. (2012). Carbon Storage in *Nauclea didderichii* and *Triplochiton scleroxylon* stands in Côte d'Ivoire. *American Journal of Scientific Research*, 78, 133–142.
- Baldock, J. A., & Skjemstad, J. O. (2000). Role of the soil matrix and minerals in protecting natural organic materials against biological attack. *Organic Geochemistry*, 31(7–8), 697–710.
- Banerjee, B., Aggarwal, P. K., Pathak, H., Singh, A. K., & Chaudhary, A. (2006). Dynamics of organic carbon and microbial biomass in alluvial soil with tillage and amendments in rice-wheat systems. *Environmental Monitoring and Assessment*, 119(1), 173–189.
- Bardgett, R. D., & Van Der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), 505–511.
- Bardgett, R.D. & Van der Putten, W.H. 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515: 505–511. doi: 10.1038/nature13855
- Barrios, E. (2007). Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*, 64(2), 269–285.

- Bauwens, S., Fayolle, A., Gourlet-Fleury, S., Ndjele, L. M., Mengal, C., & Lejeune, P. (2017). Terrestrial photogrammetry: a non-destructive method for modelling irregularly shaped tropical tree trunks. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(4), 460–471.
- Bayranvand, M., Kooch, Y., & Rey, A. (2017). Earthworm population and microbial activity temporal dynamics in a Caspian Hyrcanian mixed forest. *European Journal of Forest Research*, 136(3), 447–456.
- Becker, J. N., & Kuzyakov, Y. (2018). Teatime on Mount Kilimanjaro: Assessing climate and land-use effects on litter decomposition and stabilization using the Tea Bag Index. *Land Degradation and Development*, 29(8), 2321–2329. <https://doi.org/10.1002/ldr.2982>
- Becker, J., Pabst, H., Mnyonga, J., & Kuzyakov, Y. (2015). Annual litterfall dynamics and nutrient deposition depending on elevation and land use at Mt. Kilimanjaro. *Biogeosciences*, 12(19), 5635–5646. <https://doi.org/10.5194/bg-12-5635-2015>
- Bellamy, P. H., Loveland, P. J., Bradley, R. I., Lark, R. M., & Kirk, G. J. D. (2005). Carbon losses from all soils across England and Wales 1978–2003. *Nature*, 437(7056), 245–248.
- Benz, U. C., Hofmann, P., Willhauck, G., Lingenfelder, I., & Heynen, M. (2004). Multi-resolution, object-oriented fuzzy analysis of remote sensing data for GIS-ready information. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 58(3–4), 239–258. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2003.10.002>
- Berg, B., & McClaugherty, C. (2008). Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration (Issues 04; QH541. 5. S6, B4 2008.). Springer.
- Bernard, L., Chapuis-Lardy, L., Razafimbelo, T., Razafindrakoto, M., Pablo, A.-L., Legname, E., Poulain, J., Bröls, T., O'donohue, M., & Brauman, A. (2012). Endogeic earthworms shape bacterial functional communities and affect organic matter mineralization in a tropical soil. *The ISME Journal*, 6(1), 213–222.
- Bessah, E., Bala, A., Agodzo, S. K., Okhimamhe, A. A., & Krakauer, N. (2016). Dynamics of soil organic carbon stocks in the Guinea savanna and transition agro-ecology under different land-use systems in Ghana. *Cogent Geoscience*, 2(1), 1140319. <https://doi.org/10.1080/23312041.2016.1140319>
- Blake, G. R., & Hartge, K. H. (1986). Bulk density. p. 363–375. A. Klute (ed.) *Methods of soil analysis. Part 1. Agron. Monogr. 9. ASA and SSSA, Madison, WI. Bulk Density. p. 363–375. In A. Klute (Ed.) Methods of Soil Analysis. Part 1. 2nd Ed. Agron. Monogr. 9. ASA and SSSA, Madison, WI.*
- Blanchart E., Bernard L., Chapuis-Lardy L., Trap J., (2021). Intensification écologique en agriculture tropicale : rôle de la biodiversité des sols. *Techniques de l'Ingénieur GE 1 101* <https://doi.org/10.51257/a-v1-ge1101>.
- Blanchart, E., Bernoux, M., Sarda, X., Siqueira Neto, M., Cerri, C. C., Piccolo, M., Douzet, J. M., Scopel, E., & Feller, C. (2007). Effect of direct seeding mulch-based systems on soil carbon storage and macrofauna in Central Brazil. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 72(1), 81–87.
- Blanchart, E., Villenave, C., Viallatoux, A., Barthès, B., Girardin, C., Azontonde, A., & Feller, C. (2006). Long-term effect of a legume cover crop (*Mucuna pruriens* var. *utilis*) on the communities of soil macrofauna and nematofauna, under maize cultivation, in southern Benin. *European Journal of Soil Biology*, 42(SUPPL. 1), 136–144. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.07.018>
- Błońska, E., Lasota, J., & Gruba, P. (2017). Enzymatic activity and stabilization of organic matter in soil with different detritus inputs. *Soil Science and Plant Nutrition*, 63(3), 242–247. <https://doi.org/10.1080/00380768.2017.1326281>

- Błonska, E., Lasota, J., da Silva, G. R. V., Vanguelova, E., Ashwood, F., Tibbett, M., Watts, K., & Lukac, M. (2020). Soil organic matter stabilization and carbon-cycling enzyme activity are affected by land management. *Annals of Forest Research*, 63(1), 71–86. <https://doi.org/10.15287/afr.2019.1837>
- Bombelli, A., Henry, M., Castaldi, S., Adu-Bredu, S., Arneth, A., Grandcourt, A. de, Grieco, E., Kutsch, W. L., Lehsten, V., & Rasile, A. (2009). An outlook on the Sub-Saharan Africa carbon balance. *Biogeosciences*, 6(10), 2193–2205.
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882), 1444–1449.
- Bonner, M. T. L., Shoo, L. P., Brackin, R., & Schmidt, S. (2018). Relationship between microbial composition and substrate use efficiency in a tropical soil. *Geoderma*, 315, 96–103.
- Bonou, W., Kakaï, R. G., Assogbadjo, A. E., Fonton, H. N., & Sinsin, B. (2009). Characterisation of *Azelia africana* Sm. habitat in the Lama forest reserve of Benin. *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1084–1092.
- Bounouara, Z., Chevallier, T., Balesdent, J., Toucet, J., Sbih, M., Bernoux, M., Belaïssaoui, N., Bouneb, O., & Bensaid, R. (2017). Variation in soil carbon stocks with depth along a toposequence in a sub-humid climate in North Africa (Skikda, Algeria). *Journal of Arid Environments*, 141, 25–33. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.02.001>
- Bradford, M. A., Berg, B., Maynard, D. S., Wieder, W. R., & Wood, S. A. (2016). FUTURE DIRECTIONS: Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology*, 229–238.
- Bradford, M. A., Wieder, W. R., Bonan, G. B., Fierer, N., Raymond, P. A., & Crowther, T. W. (2016). Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nature Climate Change*, 6(8), 751–758. <https://doi.org/10.1038/nclimate3071>
- Brancalion, P. H. S., Niamir, A., Broadbent, E., Crouzeilles, R., Barros, F. S. M., Zambrano, A. M. A., Baccini, A., Aronson, J., Goetz, S., Reid, J. L., Strassburg, B. B. N., Wilson, S., & Chazdon, R. L. (2019). Global restoration opportunities in tropical rainforest landscapes. *Science Advances*, July, 1–12.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine Learning*, 45(1), 5–32. <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Brévault, T., Bikay, S., Maldès, J. M., & Naudin, K. (2007). Impact of a no-till with mulch soil management strategy on soil macrofauna communities in a cotton cropping system. *Soil and Tillage Research*, 97(2), 140–149. <https://doi.org/10.1016/j.still.2007.09.006>
- Brookes, P. C., Powlson, D. S., & Jenkinson, D. S. (1982). Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 14(4), 319–329. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(82\)90001-3](https://doi.org/10.1016/0038-0717(82)90001-3)
- Brown, D. G., & Duh, J.-D. (2004). Spatial simulation for translating from land use to land cover. *International Journal of Geographical Information Science*, 18(1), 35–60.
- Brown, H. C. A., Berninger, F. A., Larjavaara, M., & Appiah, M. (2020). Above-ground carbon stocks and timber value of old timber plantations, secondary and primary forests in southern Ghana. *Forest Ecology and Management*, 472(April), 118236. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118236>
- Brun, L. E., Gaudence, D. J., Gibigaye, M., & Tente, B. (2018). Dynamique de l'occupation du sol dans les zones humides de la commune d'Allada au Sud-Benin (Sites Ramsar 1017 et 1018). *European Scientific Journal*, ESJ, 14(12), 59. <https://doi.org/10.19044/esj.2018.v14n12p59>
- Brussaard, L. (1997). Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio*, 563–570.

- Brussaard, L. (2012). Ecosystem services provided by the soil biota. *Soil Ecology and Ecosystem Services*, 1995.
- Brzeszcz, J. & Kaszycki, P. 2018. Aerobic bacteria degrading both n-alkanes and aromatic hydrocarbons: an undervalued strategy for metabolic diversity and flexibility. *Biodegradation*, 29: 359-407.
- Buchholz, T., Friedland, A. J., Hornig, C. E., Keeton, W. S., Zanchi, G., & Nunery, J. (2014). Mineral soil carbon fluxes in forests and implications for carbon balance assessments. *GCB Bioenergy*, 6(4), 305–311. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12044>
- Bufebo, B., Elias, E., & Getu, E. (2021). Abundance and diversity of soil invertebrate macrofauna in different land uses at Shenkolla watershed, South Central Ethiopia. *The Journal of Basic and Applied Zoology*, 82(1), 1–12. <https://doi.org/10.1186/s41936-021-00206-1>
- Buto, O., Galbiati, G. M., Alekseeva, N., & Bernoux, M. (2021). Climate finance in the agriculture and land use sector – global and regional trends between 2000 and 2018 (FAO (ed.)). FAO. <https://doi.org/https://doi.org/10.4060/cb6056en>
- Cambou, A., Shaw, R. K., Huot, H., Vidal-Beaudet, L., Hunault, G., Cannavo, P., Nold, F., & Schwartz, C. (2018). Estimation of soil organic carbon stocks of two cities, New York City and Paris. *Science of the Total Environment*, 644, 452–464. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.06.322>
- Capellesso, S. E., Cequinel, A., Marques, R., Luisa, T., Cristina, M., & Marques, M. (2021). Co-benefits in biodiversity conservation and carbon stock during forest regeneration in a preserved tropical landscape. *Forest Ecology and Management*, 492(February), 9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119222>
- Cardinael, R., Chevallier, T., Barthes, B. G., Saby, N. P. A., Parent, T., Dupraz, C., Bernoux, M., & Chenu, C. (2015). Impact of alley cropping agroforestry on stocks, forms and spatial distribution of soil organic carbon - A case study in a Mediterranean context. *GEODERMA*, 259, 288–299. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.06.015>
- Cardozo Junior, F. M., Carneiro, R. F. V., Rocha, S. M. B., Nunes, L. A. P. L., dos Santos, V. M., de Lima Feitoza, L., & de Araújo, A. S. F. (2018). The Impact of Pasture Systems on Soil Microbial Biomass and Community-level Physiological Profiles. *Land Degradation and Development*, 29(2), 284–291. <https://doi.org/10.1002/ldr.2565>
- Carey, C. J., Hart, S. C., Aciego, S. M., Riebe, C. S., Blakowski, M. A., & Aronson, E. L. (2016). Microbial community structure of subalpine snow in the Sierra Nevada, California. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 48(4), 685–701.
- Carlson, B. Z., Renaud, J., Biron, P. E., & Choler, P. (2014). Long-term modeling of the forest–grassland ecotone in the French Alps: implications for land management and conservation. *Ecological Applications*, 24(5), 1213–1225.
- Carvalhais, N., Forkel, M., Khomik, M., Bellarby, J., Jung, M., Migliavacca, M., Saatchi, S., Santoro, M., Thurner, M., & Weber, U. (2014). Global covariation of carbon turnover times with climate in terrestrial ecosystems. *Nature*, 514(7521), 213–217.
- Carvalho, T.S.C. de, Jesus, E. da C., Barlow, J., Gardner, T.A., Soares, I.C., Tiedje, J.M. & Moreira, F.M. de S. 2016. Land Use Intensification in the Humid Tropics Increased Both Alpha and Beta Diversity of Soil Bacteria. *Ecology*, 97(10): 2760–71.
- Châtaigner, J. M., & Duponnois, R. (2017). Les microorganismes du sol: des outils biologiques pour satisfaire les objectifs du développement durable (ODD). In *Annales des Mines-Realites industrielles* (No. 1, pp. 94-98). FFE.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., & Kira, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87–99.

- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and sealing for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1443), 409–420. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1425>
- Chen, D., Deng, X., Jin, G., Samie, A., & Li, Z. (2017). Land-use-change induced dynamics of carbon stocks of the terrestrial ecosystem in Pakistan. *Physics and Chemistry of the Earth*, 101, 13–20. <https://doi.org/10.1016/j.pce.2017.01.018>
- Chevallier, T., Loireau, M., Courault, R., Chapuis-Lardy, L., Desjardins, T., Gomez, C., Grondin, A., Guérin, F., Orange, D., Pélissier, R., Serpantié, G., Durand, M. H., Derioz, P., Gildas Laruelle, G., Schwoob, M. H., Viovy, N., Barrière, O., Blanchart, E., Blanfort, V., ... Chotte, J. L. (2020). Paris climate agreement: Promoting interdisciplinary science and stakeholders' approaches for multi-scale implementation of continental carbon sequestration. *Sustainability (Switzerland)*, 12(17). <https://doi.org/10.3390/SU12176715>
- Chevallier, T., Woignier, T., Toucet, J., & Blanchart, E. (2010). Organic carbon stabilization in the fractal pore structure of Andosols. *Geoderma*, 159(1–2), 182–188. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.07.010>
- Chheng, K., Sasaki, N., Mizoue, N., Khorn, S., Kao, D., & Lowe, A. (2016). Assessment of carbon stocks of semi-evergreen forests in Cambodia. *Global Ecology and Conservation*, 5, 34–47.
- Christensen, B. T. (2001). Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *European Journal of Soil Science*, 52(3), 345–353.
- Ciais, P. C., Bombelli, A., Williams, M., Piao, S. L., Chave, J., Ryan, C. M., Henry, M., Brender, P., & Valentini, R. (2011). The carbon balance of Africa: Synthesis of recent research studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 369(1943), 2038–2057. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0328>
- Clavel, D., Barro, A., Belay, T., Lahmar, R., & Maraux, F. (2008). Changements techniques et dynamique d'innovation agricole en Afrique sahélienne: le cas du Zaï mécanisé au Burkina Faso et de l'introduction d'une cactée en Ethiopie. [VertigO] *La Revue Électronique En Sciences de l'environnement*, 8(3), 0.
- Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V. 2011. Worldwide Decline of Specialist Species: Toward a Global Functional Homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4): <https://doi.org/10.1890/080216>.
- Clerici, N., Bodini, A., Eva, H., Grégoire, J.-M., Dulieu, D., & Paolini, C. (2007). Increased isolation of two Biosphere Reserves and surrounding protected areas (WAP ecological complex, West Africa). *Journal for Nature Conservation*, 15(1), 26–40. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jnc.2006.08.003>
- Codjia, C., & Gnagna, P. (1993). Dynamique des paysages des forêts classées de Toui et de Kilibo. Mémoire, Université Nationale Du Bénin, Abomey-Calavi.
- Colman, B. P., & Schimel, J. P. (2013). Drivers of microbial respiration and net N mineralization at the continental scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 60, 65–76.
- Conrad, R. (1996). Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, OCS, N₂O, and NO). *Microbiological Reviews*, 60(4), 609–640.
- Conteh, A., Blair, G. J., Lefroy, R., & Whitbread, A. (1999). Labile organic carbon determined by permanganate oxidation and its relationships to other measurements of soil organic carbon. *Humic Substances in the Environment*, 1, 3–15.
- Coq, S., Barthès, B.G., Oliver, R., Rabary, B. & Blanchart, E. 2007. Earthworm activity affects soil aggregation and soil organic matter dynamics according to the quality and localization

- of crop residues – An experimental study (Madagascar). *Soil Biology and Biochemistry*, 39: 2119-2128.
- Corbeels, M., Cardinael, R., Naudin, K., Guibert, H., & Torquebiau, E. (2019). The 4 per 1000 goal and soil carbon storage under agroforestry and conservation agriculture systems in sub-Saharan Africa. *Soil and Tillage Research*, 188(February 2018), 16–26. <https://doi.org/10.1016/j.still.2018.02.015>
- Corbeels, M., Marchão, R. L., Neto, M. S., Ferreira, E. G., Madari, B. E., Scopel, E., & Brito, O. R. (2016). Evidence of limited carbon sequestration in soils under no-tillage systems in the Cerrado of Brazil. *Scientific Reports*, 6(1), 1–8.
- Cord, A. F., Bartkowski, B., Beckmann, M., Dittrich, A., Hermans-Neumann, K., Kaim, A., Lienhoop, N., Locher-Krause, K., Priess, J., & Schröter-Schlaack, C. (2017). Towards systematic analyses of ecosystem service trade-offs and synergies: Main concepts, methods and the road ahead. *Ecosystem Services*, 28, 264–272.
- Corgne, S. (2004). Hiérarchisation des facteurs structurant les dynamiques pluriannuelles des sols nus hivernaux. Application au bassin versant du Yar (Bretagne). *Norois. Environnement, Aménagement, Société*, 193, 17–29.
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., Hobbie, S. E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H. M., Santiago, L. S., Wardle, D. A., Wright, I. J., Aerts, R., Allison, S. D., Van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., ... Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11(10), 1065–1071. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x>
- Costa, M. H., & Pires, G. F. (2010). Effects of Amazon and Central Brazil deforestation scenarios on the duration of the dry season in the arc of deforestation. *International Journal of Climatology*, 30(13), 1970–1979.
- Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Deneff, K., & Paul, E. (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 19(4), 988–995.
- Coûteaux, M. M., Sarmiento, L., Bottner, P., Acevedo, D., & Thiéry, J. M. (2002). Decomposition of standard plant material along an altitudinal transect (65–3968 m) in the tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(1), 69–78.
- CPCS. (1967). Classification des sols. In ENSA, Grignon. https://www.afes.fr/wp-content/uploads/2017/11/CPCS_1967.pdf
- Creamer, R. E., Schulte, R. P. O., Stone, D., Gal, A., Krogh, P. H., Lo Papa, G., Murray, P. J., Pérès, G., Foerster, B., Rutgers, M., Sousa, J. P., & Winding, A. (2014). Measuring basal soil respiration across Europe: Do incubation temperature and incubation period matter? *Ecological Indicators*, 36, 409–418. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.08.015>
- Crespin, S. J., & Simonetti, J. A. (2016). Loss of ecosystem services and the decapitalization of nature in El Salvador. *Ecosystem Services*, 17, 5–13.
- Crouzet, O., Consentino, L., Pétraud, J.-P., Marraud, C., Aguer, J.-P., Bureau, S., Le Bourvellec, C., Touloumet, L. & Bérard, A. 2019. Soil Photosynthetic Microbial Communities Mediate Aggregate Stability: Influence of Cropping Systems and Herbicide Use in an Agricultural Soil. *Frontiers in Microbiology*, 10: 1319. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01319>
- Culman, S. W., Snapp, S. S., Freeman, M. A., Schipanski, M. E., Beniston, J., Lal, R., Drinkwater, L. E., Franzluebbers, A. J., Glover, J. D., Grandy, A. S., Lee, J., Six, J., Maul, J. E., Mirksy, S. B., Spargo, J. T., & Wander, M. M. (2012). Permanganate Oxidizable

- Carbon Reflects a Processed Soil Fraction that is Sensitive to Management. *Soil Science Society of America Journal*, 76(2), 494–504. <https://doi.org/10.2136/sssaj2011.0286>
- Daily, G. C., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P. M., Mooney, H. A., Pejchar, L., Ricketts, T. H., Salzman, J., & Shallenberger, R. (2009). Ecosystem services in decision making: time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(1), 21–28. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/080025>
- David, J., & Handa, I. T. (2010). The ecology of saprophagous macroarthropods (millipedes, woodlice) in the context of global change. *Biological Reviews*, 85(4), 881–895.
- Day, M., Baldauf, C., Rutishauser, E., & Sunderland, T. C. H. (2014). Relationships between tree species diversity and above-ground biomass in Central African rainforests: implications for REDD. *Environmental Conservation*, 41(1), 64–72.
- Dayamba, S. D., Djoudi, H., Zida, M., Sawadogo, L., & Verchot, L. (2016). Biodiversity and carbon stocks in different land use types in the Sudanian Zone of Burkina Faso, West Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 216, 61–72. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.09.023>
- de Aquino, A. M., da Silva, R. F., Mercante, F. M., Correia, M. E. F., de Fátima Guimarães, M., & Lavelle, P. (2008). Invertebrate soil macrofauna under different ground cover plants in the no-till system in the Cerrado. *European Journal of Soil Biology*, 44(2), 191–197.
- De Caceres, M., Jansen, F., & De Caceres, M. M. (2016). Package ‘indicpecies.’ *Indicators*, 8(1).
- De Groot, R. S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L., & Willemsen, L. (2010). Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity*, 7(3), 260–272.
- De Oliveira, C. P., Francelino, M. R., Daher, M., De Araújo, E. J. G., De Souza Sanches, L., De Andrade, K. D. C., & De Campos, J. S. N. (2019). Estimation of the aboveground biomass and carbon stocks in open Brazilian Savannah developed on sandy soils. *Carbon Balance and Management*, 14(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/s13021-019-0121-0>
- Decaëns, T., Jiménez, J.J., Gioia, C., Measey, G.J., Lavelle, P. 2006. The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology*, 42 S23–S38. <https://doi:10.1016/j.ejsobi.2006.07.001>
- Degu, A. M., Hossain, F., Niyogi, D., Pielke Sr, R., Shepherd, J. M., Voisin, N., & Chronis, T. (2011). The influence of large dams on surrounding climate and precipitation patterns. *Geophysical Research Letters*, 38(4).
- Deng, J. S., Wang, K., Hong, Y., & Qi, J. G. (2009). Spatio-temporal dynamics and evolution of land use change and landscape pattern in response to rapid urbanization. *Landscape and Urban Planning*, 92(3–4), 187–198. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2009.05.001>
- Dennis, P. G., Miller, A. J., & Hirsch, P. R. (2010). Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? *FEMS Microbiology Ecology*, 72(3), 313–327.
- Derrien, D., Barot, S., Chenu, C., Chevallier, T., Freschet, G. T., Garnier, P., Guenet, B., Hedde, M., Klumpp, K., Lashermes, G., Nunan, N., & Roumet, C. (2016). Stocker du C dans les sols : Quels mécanismes, quelles pratiques agricoles, quels indicateurs? *Etude et Gestion Des Sols*, 23(1), 193–224.
- Dewi, S., Khasanah, N., Rahayu, S., Ekadinata, A., & van Noordwijk, M. (2009). Carbon footprint of Indonesian palm oil production: a pilot study. *World Agroforestry Centre - ICRAF, SEA Regional Office*, 8. http://www.worldagroforestrycentre.org/sea/th/publication?do=dl&pub_id=2444&file=http://www.worldagroforestry.org/sea/Publications/files/poster/PO0236-10.PDF&first_last=ok

- DGEC/MCVDD. (2017). Première Contribution Déterminée au niveau National du Bénin Au Titre de l'Accord de Paris. https://www4.unfccc.int/sites/ndcstaging/PublishedDocuments/Benin_First/CDN_BENIN_VERSION_FINALE.pdf
- Di Gregorio, A., & Jansen, L. J. M. (1998). Land cover classification system (LCCS): Classification concepts and user manual. Environment and Natural Resources Service. Management and Conservation Service. FAO.
- Dibaba, A., Soromessa, T., & Workineh, B. (2019). Carbon stock of the various carbon pools in Gerba-Dima moist Afromontane forest, South-western Ethiopia. *Carbon Balance and Management*, 14(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/s13021-019-0116-x>
- Dignac, M.-F., Derrien, D., Barre, P., Barot, S., Cécillon, L., Chenu, C., Chevallier, T., Freschet, G. T., Garnier, P., & Guenet, B. (2017). Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(2), 1–27.
- Dinakaran, J., Chandra, A., Chamoli, K. P., Deka, J., & Rao, K. S. (2018). Soil organic carbon stabilization changes with an altitude gradient of land cover types in central Himalaya, India. *Catena*, 170(June), 374–385. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.06.039>
- Dinesh, R., & Ghoshal Chaudhuri, S. (2013). Soil biochemical/microbial indices as ecological indicators of land use change in mangrove forests. *Ecological Indicators*, 32, 253–258. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.03.035>
- Dionizio, E. A., Pimenta, F. M., Lima, L. B., & Costa, M. H. (2020). Carbon stocks and dynamics of different land uses on the Cerrado agricultural frontier. *PLoS ONE*, 15(11 November), 1–22. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0241637>
- Djomo, A. N., Knohl, A., & Gravenhorst, G. (2011). Estimations of total ecosystem carbon pools distribution and carbon biomass current annual increment of a moist tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 261(8), 1448–1459.
- Djuikouo, M. N. K., Doucet, J., Nguembou, C. K., Lewis, S. L., & Sonké, B. (2010). Diversity and aboveground biomass in three tropical forest types in the Dja Biosphere Reserve, Cameroon. *African Journal of Ecology*, 48(4), 1053–1063.
- Djukic, I., Kepfer-Rojas, S., Schmidt, I. K., Larsen, K. S., Beier, C., Berg, B., Verheyen, K., Caliman, A., Paquette, A., Gutiérrez-Girón, A., Humber, A., Valdecantos, A., Petraglia, A., Alexander, H., Augustaitis, A., Saillard, A., Fernández, A. C. R., Sousa, A. I., Lillebäck, A. I., ... Mony, C. (2018). Early stage litter decomposition across biomes. *Science of the Total Environment*, 628–629, 1369–1394.
- Dominati, E., Patterson, M., & Mackay, A. (2010). A framework for classifying and quantifying the natural capital and ecosystem services of soils. *Ecological Economics*, 69(9), 1858–1868.
- Don, A., Schumacher, J., & Freibauer, A. (2011). Impact of tropical land-use change on soil organic carbon stocks - a meta-analysis. *Global Change Biology*, 17(4), 1658–1670. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02336.x>
- Dong, H. & Lu, A. 2012. Mineral–microbe interactions and implications for remediation. *Elements*, 8: 95-100.
- Duddigan, S., Alexander, P. D., Shaw, L. J., Sandén, T., & Collins, C. D. (2020). The tea bag index-UK: Using citizen/community science to investigate organic matter decomposition rates in domestic gardens. *Sustainability (Switzerland)*, 12(17). <https://doi.org/10.3390/SU12176895>
- Dudley, N., Higgins-Zogib, L., & Mansourian, S. (2009). The links between protected areas, faiths, and sacred natural sites. *Conservation Biology*, 23(3), 568–577.

- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345–366.
- Duhamel, M., Pel, R., Ooms, A., Bücking, H., Jansa, J., Ellers, J., van Straalen, N. M., Wouda, T., Vandenkoornhuysen, P., & Kiers, E. T. (2013). Do fungivores trigger the transfer of protective metabolites from host plants to arbuscular mycorrhizal hyphae? *Ecology*, 94(9), 2019–2029.
- Durenkamp, M., Luo, Y., & Brookes, P. C. (2010). Impact of black carbon addition to soil on the determination of soil microbial biomass by fumigation extraction. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(11), 2026–2029. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.07.016>
- Egoh, B., Reyers, B., Rouget, M., Richardson, D. M., Le Maitre, D. C., & van Jaarsveld, A. S. (2008). Mapping ecosystem services for planning and management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 127(1–2), 135–140.
- Eiten, G. (1968). *Vegetation Forms: A Classification of Stands Vegetation Based on Structure, Growth Form of the Components, and Vegetative Periodicity*. Instituto de Botânica.
- Ekoungoulou, R., Liu, X., Ifo, S. A., Loumeto, J. J., & Folega, F. (2014). Carbon stock estimation in secondary forest and gallery forest of Congo using allometric equations. *International Journal of Scientific and Technology Research*, 3(3), 465–474.
- Englund, O., Berndes, G., & Cederberg, C. (2017). How to analyse ecosystem services in landscapes—A systematic review. *Ecological Indicators*, 73, 492–504.
- Fairman Jr, J. G., Nair, U. S., Christopher, S. A., & Mölg, T. (2011). Land use change impacts on regional climate over Kilimanjaro. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 116(D3).
- Fan, R., Zhang, X., Yang, X., Liang, A., Jia, S., & Chen, X. (2013). Effects of tillage management on infiltration and preferential flow in a black soil, Northeast China. *Chinese Geographical Science*, 23(3), 312–320.
- Fanin, N., Fromin, N., & Bertrand, I. (2016). Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers. *Ecology*, 97(4), 1023–1037.
- FAO, ITPS, GSBI, CBD, & EC. (2020). State of knowledge of soil biodiversity - Status, challenges and potentialities, Report 2020. In FAO. <https://doi.org/https://doi.org/10.4060/cb1928en>
- FAO. (2010). *Evaluation des ressources forestières mondiales Rapport principal*.
- FAO. (2016). *The agriculture sectors in the Intended Nationally Determined Contributions: Analysis* (R. Strohmaier, J. Rioux, A. Seggel, A. Meybeck, M. Bernoux, M. Salvatore, J. Miranda, & A. Agostini (eds.); Working Pa). Environment and Natural Resources Management.
- FAO. (2019). *Recarbonization of global soils :A tool to support the implementation of the Koronivia joint work on agriculture*. <https://www.fao.org/3/ca6522en/CA6522EN.pdf>
- FAO. (2020). *Evaluation des ressources forestières mondiales: Rapport Bénin*. <https://www.fao.org/3/ca9825fr/ca9825fr.pdf>
- Feller, C. (1979). Une methode de fractionnement granulometrique de la matiere organique des sols: application aux sols tropicaux, a textures grossieres, tres pauvres en humus. *Cahiers ORSTOM - Serie Pedologie*, 17(4), 339–346.
- Feller, C., & Beare, M. H. (1997). Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma*, 79(1–4), 69–116.
- Fine, A. K., van Es, H. M., & Schindelbeck, R. R. (2017). Statistics, Scoring Functions, and Regional Analysis of a Comprehensive Soil Health Database. *Soil Science Society of America Journal*, 81(3), 589–601. <https://doi.org/10.2136/sssaj2016.09.0286>

- Flynn, D. F. B., Mirotnick, N., Jain, M., Palmer, M. I., & Naeem, S. (2011). Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92(8), 1573–1581.
- Forsell, N., Turkovska, O., Gusti, M., Obersteiner, M., Den Elzen, M., & Havlik, P. (2016). Assessing the INDCs' land use, land use change, and forest emission projections. *Carbon Balance and Management*, 11(1), 1–17. <https://doi.org/10.1186/s13021-016-0068-3>
- Foster, W. A., Snaddon, J. L., Turner, E. C., Fayle, T. M., Cockerill, T. D., Ellwood, M. D. F., Broad, G. R., Chung, A. Y. C., Eggleton, P., & Khen, C. V. (2011). Establishing the evidence base for maintaining biodiversity and ecosystem function in the oil palm landscapes of South East Asia. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1582), 3277–3291.
- França, F.M., Frazão, F.S., Korasaki, V., Louzada, J. & Barlow, J. 2017. Identifying Thresholds of Logging Intensity on Dung Beetle Communities to Improve the Sustainable Management of Amazonian Tropical Forests. *Biological Conservation*, 216: 115–22. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.014>.
- Frank, K., Beegle, D., & Denning, J. (1998). Phosphorus. p. 21–29. JR Brown (ed.) Recommended chemical soil test procedures for the North Central region. North Central Regional Publ. 221 (revised). Publ. SB 1001. Missouri Exp. Stn., Columbia. Phosphorus. p. 21–29. In JR Brown (Ed.) Recommended Chemical Soil Test Procedures for the North Central Region. North Central Regional Publ. 221 (Revised). Publ. SB 1001. Missouri Exp. Stn., Columbia.
- Friedlingstein, P., & Prentice, I. C. (2010). Carbon–climate feedbacks: a review of model and observation based estimates. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2(4), 251–257.
- Fterich, A., Mahdhi, M., & Mars, M. (2014). The effects of acacia tortilis subsp. raddiana, soil texture and soil depth on soil microbial and biochemical characteristics in arid zones of tunisia. *Land Degradation and Development*, 25(2), 143–152. <https://doi.org/10.1002/ldr.1154>
- Fu, Q., Li, B., Hou, Y., Bi, X., & Zhang, X. (2017). Effects of land use and climate change on ecosystem services in Central Asia's arid regions: a case study in Altay Prefecture, China. *Science of the Total Environment*, 607, 633–646.
- Fujisaki, K., Chapuis-Lardy, L., Albrecht, A., Razafimbelo, T., Chotte, J. L., & Chevallier, T. (2018). Data synthesis of carbon distribution in particle size fractions of tropical soils: Implications for soil carbon storage potential in croplands. *Geoderma*, 313(October 2017), 41–51. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.10.010>
- Fujisaki, K., Chevallier, T., Chapuis-Lardy, L., Albrecht, A., Razafimbelo, T., Masse, D., Ndour, Y. B., & Chotte, J. L. (2018). Soil carbon stock changes in tropical croplands are mainly driven by carbon inputs: A synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 259(December 2017), 147–158. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.008>
- Fuller, R. M., Smith, G. M., & Devereux, B. J. (2003). The characterisation and measurement of land cover change through remote sensing: problems in operational applications? *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 4(3), 243–253. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0303-2434\(03\)00004-7](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0303-2434(03)00004-7)
- Ganglo, J. C., Lejoly, J., & Pipar, T. (1999). Le teck au Bénin: Gestion et perspectives. *BOIS & FORETS DES TROPIQUES*, 261, 17–27.
- Gao, J., Li, F., Gao, H., Zhou, C., & Zhang, X. (2017). The impact of land-use change on water-related ecosystem services: a study of the Guishui River Basin, Beijing, China. *Journal of Cleaner Production*, 163, S148–S155.

- Gee, G. W., & Bauder, J. W. (1986). Particle-size Analysis. In A. Klute (Ed.), *Methods of Soil Analysis : Part 1. physical and Mineralogical Methods* (pp. 383–411). Madison.
- Geist, H., Lambin, E., McConnell, W., & Alves, D. (2005). Causes, trajectories and syndromes of land–use/cover change. *IHDP Newsletter*, 3, 2005.
- Gelaw, A. M., Singh, B. R., & Lal, R. (2014). Soil organic carbon and total nitrogen stocks under different land uses in a semi-arid watershed in Tigray, Northern Ethiopia. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 188, 256–263. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.02.035>
- GFOI. (2013). Integrating remote-sensing and ground-based observations for estimation of emissions and removals of greenhouse gases in forests (Issue January).
- Gibbs, H. K., Ruesch, A. S., Achard, F., Clayton, M. K., Holmgren, P., Ramankutty, N., & Foley, J. A. (2010). Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(38), 16732–16737. <https://doi.org/10.1073/pnas.0910275107>
- GOFC-GOLD. (2016). A sourcebook of methods and A sourcebook of methods and procedures for monitoring and reporting anthropogenic greenhouse gas emissions and removals associated with deforestation, gains and losses of carbon stocks in forests remaining forests, and forestat. In *GOFC-GOLD Report version COP22-1*. http://www.gofcgold.wur.nl/redd/sourcebook/GOFC-GOLD_Sourcebook.pdf
- Goldstein, J. H., Caldarone, G., Duarte, T. K., Ennaanay, D., Hannahs, N., Mendoza, G., Polasky, S., Wolny, S., & Daily, G. C. (2012). Integrating ecosystem-service tradeoffs into land-use decisions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(19), 7565–7570. <https://doi.org/https://doi.org/10.1073/pnas.1201040109>
- Gonçalves, F., Nunes, C., Carlos, C., López, Á., Oliveira, I., Crespi, A., Teixeira, B., Pinto, R., Costa, C. A., & Torres, L. (2020). Do soil management practices affect the activity density, diversity, and stability of soil arthropods in vineyards? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 294(February), 106863. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106863>
- Gongalsky, K. B., Pokarzhevskii, A. D., Filimonova, Z. V, & Savin, F. A. (2004). Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north–south gradient in Russia. *Applied Soil Ecology*, 25(2), 111–122.
- Gorissen, A. (1996). ESPAS - An advanced phytotron for measuring carbon dynamics in a whole plant-soil system. *Plant and Soil*, 179(1), 81–87. <https://doi.org/10.1007/BF00011645>
- Goussanou, C. A., Guendehou, S., Assogbadjo, A. E., & Sinsin, B. (2018). Application of site-specific biomass models to quantify spatial distribution of stocks and historical emissions from deforestation in a tropical forest ecosystem. *Journal of Forestry Research*, 29(1), 205–213. <https://doi.org/10.1007/s11676-017-0411-x>
- Goussanou, C. A., Guendehou, S., Assogbadjo, A. E., Kaire, M., Sinsin, B., & Cuni-Sanchez, A. (2016). Specific and generic stem biomass and volume models of tree species in a West African tropical semi-deciduous forest. *Silva Fennica*, 50(2), 1–22. <https://doi.org/10.14214/sf.1474>
- Gouwakinnou, G. N., Biaou, S., Biaou, S. S. H., & Houéto, F. O. (2018). Effet des changements d'occupation des terres sur le flux du carbone: un exemple des forêts classées de l'Alibori-Supérieur et de Ouénou-Bénou au Bénin. *Actes de La Conférence Scientifique Internationale OSFACO: Images Satellitaires Pour Un Meilleur Aménagement Des Territoires et Une Gestion Durable de La Biodiversité*, 193–2010.
- Graham, E.B., Knelman, J.E., Schindlbacher, A., Siciliano, S., Breulmann, M., Yannarell, A., Beman, J.M., et al. 2016. Microbes as engines of ecosystem function: when does

- community structure enhance predictions of ecosystem processes? *Frontiers in Microbiology*, 7: 214.
- Grinand, C., Le Maire, G., Vieilledent, G., Razakamanarivo, H., Azafimbelo, T., & Bernoux, M. (2017). Estimating temporal changes in soil carbon stocks at ecoregional scale in Madagascar using remote-sensing. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 54, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2016.09.002>
- Grinand, C., Rakotomalala, F., Gond, V., Vaudry, R., Bernoux, M., & Vieilledent, G. (2013). Estimating deforestation in tropical humid and dry forests in Madagascar from 2000 to 2010 using multi-date Landsat satellite images and the random forests classifier. *Remote Sensing of Environment*, 139, 68–80. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.07.008>
- Gruss, I., Twardowski, J., Nebeská, D., Trögl, J., Stefanovska, T., Pidlisnyuk, V., & Machová, I. (2022). Microarthropods and vegetation as biological indicators of soil quality studied in poor sandy sites at former military facilities. *Land Degradation and Development*, 33(2), 358–367. <https://doi.org/10.1002/ldr.4157>
- Gu, C., & Riley, W. J. (2010). Combined effects of short term rainfall patterns and soil texture on soil nitrogen cycling—A modeling analysis. *Journal of Contaminant Hydrology*, 112(1–4), 141–154.
- Guéi, A.M., Baidai, Y., Tondoh, E.J. & Huising, H. 2012. Functional attributes: Compacting versus decompacting earthworms and influence on soil structure. *Current Zoology*, 58: 556-565. DOI: 10.1093/czoolo/58.4.556.
- Guendehou, G. H. S., & Aleksy, L. (2014). Guidance for tree measurement in tropical forest ecosystem using non-destructive sampling to develop stem biomass and volume models (Vol. 226).
- Guendehou, G., Lehtonen, A., Moudachirou, M., Mäkipää, R., & Sinsin, B. (2012). Stem biomass and volume models of selected tropical tree species in West Africa Stem biomass and volume models of selected tropical tree species in. *Southern Forests*, 74(August 2013), 37–41.
- Guidigan, M. L. G., Sanou, C. L., Ragatoa, D. S., Fafa, C. O., & Mishra, V. N. (2018). Assessing Land Use/Land Cover Dynamic and Its Impact in Benin Republic Using Land Change Model and CCI-LC Products. *Earth Systems and Environment*, 3(1), 127–137. <https://doi.org/10.1007/s41748-018-0083-5>
- Guo, L. B., & Gifford, R. M. (2002). Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biology*, 8(4), 345–360. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1354-1013.2002.00486.x>
- Gutman, G., Janetos, A. C., & Justice, C. O. (2004). Observing, monitoring and understanding trajectories of change on the earth's surface. *Series: Remote Sensing and Digital Image Processing*, 6, 461.
- Hagvar, S. 2016. From Litter to Humus in a Norwegian Spruce Forest: Long-Term Studies on the Decomposition of Needles and Cones. *Forests*, 7(9): 186.
- Hansen, R. A. (2000). Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology*, 81(4), 1120–1132. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1120:EOHCAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1120:EOHCAC]2.0.CO;2)
- Hanson, P. J., Edwards, N. T., Garten, C. T., & Andrews, J. A. (2000). Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48(1), 115–146.
- Hardisky, M. A., Daiber, F. C., Roman, C. T., & Klemas, V. (1984). Remote sensing of biomass and annual net aerial primary productivity of a salt marsh. *Remote Sensing of*

- Environment, 16(2), 91–106. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0034-4257\(84\)90055-5](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0034-4257(84)90055-5)
- Harris, N. L., Brown, S., Hagen, S. C., Saatchi, S. S., Petrova, S., Salas, W., Hansen, M. C., Potapov, P. V., & Lotsch, A. (2012). Baseline map of carbon emissions from deforestation in tropical regions. *Science*, 336(6088), 1573–1576. <https://doi.org/https://doi.org/10.1126/science.1217962>
- Harrison, R. B., Footen, P. W., & Strahm, B. D. (2011). Deep soil horizons: Contribution and importance to soil carbon pools and in assessing whole-ecosystem response to management and global change. *Forest Science*, 57(1), 67–76.
- Hasan, S. S., Zhen, L., Miah, M. G., Ahamed, T., & Samie, A. (2020). Impact of land use change on ecosystem services: A review. *Environmental Development*, 34(April). <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2020.100527>
- Heuvelink, G. B. M., Angelini, M. E., Poggio, L., Bai, Z., Batjes, N. H., van den Bosch, R., Bossio, D., Estella, S., Lehmann, J., Olmedo, G. F., & Sanderman, J. (2021). Machine learning in space and time for modelling soil organic carbon change. *European Journal of Soil Science*, 72(4), 1607–1623. <https://doi.org/10.1111/ejss.12998>
- Hidalgo, J., Masson, V., & Gimeno, L. (2010). Scaling the daytime urban heat island and urban-breeze circulation. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 49(5), 889–901.
- Houessou, L. G., Tekla, O., Imorou, I. T., Lykke, A. M., & Sinsin, B. (2013). Land use and land-cover change at " W" Biosphere Reserve and its surroundings areas in Benin Republic (West Africa). *Environment and Natural Resources Research*, 3(2), 87. <https://doi.org/https://doi.org/10.5539/enrr.v3n2p87>
- Houghton, R. A. (2003). Revised estimates of the annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use and land management 1850–2000. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 55(2), 378–390.
- Houghton, R. A., & Hackler, J. L. (2006). Emissions of carbon from land use change in sub-Saharan Africa. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 111(G2).
- Houkpatin, O. K. L., Op de Hipt, F., Bossa, A. Y., Welp, G., & Amelung, W. (2018). Soil organic carbon stocks and their determining factors in the Dano catchment (Southwest Burkina Faso). *Catena*, 166(April), 298–309. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.04.013>
- Houssoukpèvi, I. A., Aholoukpè, H. N. S., Fassinou, D. J. M., Rakotondrazafy, M. N., Amadji, G. L., Chapuis-Lardy, L., & Chevallier, T. (2022). Biomass and soil carbon stocks of the main land use of the Allada Plateau. *Carbon Management*, 13(1), 249–265. <https://doi.org/https://doi.org/10.1080/17583004.2022.2074314>
- Hubert-Moy, L. (2004). Occupation du sol et télédétection: de l'inventaire à la modélisation prédictive. 2004. Texte de Synthèse de l'HDR, Département de Géographie, Université Rennes, 2.
- Hungria, M., Franchini, J. C., Brandao-Junior, O., Kaschuk, G., & Souza, R. A. (2009). Soil microbial activity and crop sustainability in a long-term experiment with three soil-tillage and two crop-rotation systems. *Applied Soil Ecology*, 42(3), 288–296.
- IIPCC. (Intergovernmental panel on climate change) 2013. Summary for policymakers: climate change 2013: the physical science basis. In Stocker TF et al. (eds) Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- INSAE. (2015). Effectifs de la population des villages et quartiers de ville du Bénin (RGPH-4, 2013).

- IPCC (2006). IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. The National Greenhouse Gas Inventories Programme, The Intergovernmental panel on climate change. In H. S. Eggleston, L. Buendia, K. Miwa, T. Ngara, & K. Tanabe (Eds.), Hayama.
- IPCC ., 2003: Good Practice Guidance for Land Use, Land-use Change and Forestry (LULUCF). Institute for Global Environmental Strategies, Hayama, Japan
- IPCC. (2006). 2006 IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories, prepared by the National Greenhouse Gas Inventories programme (H. Eggleston, L. Buendia, K. Miwa, T. Ngara, & K. Tanabe (eds.); IGES).
- IPCC. (2014). Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In IPCC (Core Writi). IPCC. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139177245.003>
- IPCC. (2019a). 2019 Refinement to the 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories (Vol. 4).
- IPCC., 2007. Climate Change 2007. The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon S. D., Qin M., Mannin Z., Chen M., Marquis K. B., Averyt M., Tignor et Miller H.L.], Cambridge University Press, United Kingdom and New York,996 pp.
- IUSS. (2015). World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. In FAO (Ed.), World Soil Resources Reports No. 106.
- Jacobson, M., Charlson, R. J., Rodhe, H., & Orians, G. H. (2000). Earth System Science: from biogeochemical cycles to global changes. Academic Press.
- Jadán, O., Cifuentes, M., Torres, B., Selesi, D., Veintimilla, D., & Günter, S. (2015). Influence of tree cover on diversity, carbon sequestration and productivity of cocoa systems in the Ecuadorian Amazon. *Bois et Forêts Des Tropiques*, 325(325), 35–47. <https://doi.org/10.19182/bft2015.325.a31271>
- Janzen, H. H., Campbell, C. A., Brandt, S. A., Lafond, G. P., & Townley-Smith, L. (1992). Division s-3-soil microbiology & biochemistry: light-fraction organic matter in soils from long-term crop rotations. *Soil Science Society of America Journal*, 56(6), 1799–1806.
- Jensen, J. L., Schjønning, P., Watts, C. W., Christensen, B. T., Peltre, C., & Munkholm, L. J. (2019). Relating soil C and organic matter fractions to soil structural stability. *Geoderma*, 337(October 2018), 834–843. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.10.034>
- Joly, F., & Joly, F. (1976). *La cartographie*. Presses universitaires de France Paris.
- Kagezi, G. H., Kaib, M., Nyeko, P., Bakuneeta, C., Schädler, M., Stadler, J., & Brandl, R. (2016). Impacts of land-use intensification on litter decomposition in western Kenya. *Web Ecology*, 16(1), 51–58. <https://doi.org/10.5194/we-16-51-2016>
- Kallenbach, C. M., Frey, S. D., & Grandy, A. S. (2016). Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, 7(1), 1–10.
- Kamau, S., Barrios, E., Karanja, N. K., Ayuke, F. O., & Lehmann, J. (2017a). Soil macrofauna abundance under dominant tree species increases along a soil degradation gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 112, 35–46. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.04.016>
- Kamau, S., Barrios, E., Karanja, N. K., Ayuke, F. O., & Lehmann, J. (2017b). Spatial variation of soil macrofauna and nutrients in tropical agricultural systems influenced by historical charcoal production in South Nandi, Kenya. *Applied Soil Ecology*, 119(March), 286–293. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.07.007>
- Kamusoko, C. (2019). Remote Sensing Image Classification in R. Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-981-13-8012-9>

- Kamusoko, C., Aniya, M., Adi, B., & Manjoro, M. (2009). Rural sustainability under threat in Zimbabwe—simulation of future land use/cover changes in the Bindura district based on the Markov-cellular automata model. *Applied Geography*, 29(3), 435–447. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2008.10.002>
- Kaschuk, G., Alberton, O., & Hungria, M. (2010). Three decades of soil microbial biomass studies in Brazilian ecosystems: lessons learned about soil quality and indications for improving sustainability. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(1), 1–13.
- Kaschuk, G., Alberton, O., & Hungria, M. (2011). Quantifying effects of different agricultural land uses on soil microbial biomass and activity in Brazilian biomes: Inferences to improve soil quality. *Plant and Soil*, 338(1), 467–481. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0559-z>
- Keuskamp, J. A., Dingemans, B. J. J., Lehtinen, T., Sarneel, J. M., & Hefting, M. M. (2013). Tea Bag Index: A novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(11), 1070–1075. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12097>
- Khasanah, N., van Noordwijk, M., & Ningsih, H. (2015). Aboveground carbon stocks in oil palm plantations and the threshold for carbon-neutral vegetation conversion on mineral soils. *Cogent Environmental Science*, 1(1), 18. <https://doi.org/10.1080/23311843.2015.1119964>
- Kibblewhite, M. G., Ritz, K., & Swift, M. J. (2008). Soil health in agricultural systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), 685–701.
- Kindu, M., Schneider, T., Teketay, D., & Knoke, T. (2016). Changes of ecosystem service values in response to land use/land cover dynamics in Munessa–Shashemene landscape of the Ethiopian highlands. *Science of the Total Environment*, 547, 137–147.
- King, D. A. (1996). Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology*, 12(1), 25–44.
- Kithira, I. J. (2015). Effect of soil amendment with manure on nodulation, biomass and yield of soybeans and climbing beans in Meru county, Kenya. KENYATTA UNIVERSITY.
- Kleber, M., & Johnson, M. G. (2010). Advances in Understanding the Molecular Structure of Soil Organic Matter: Implications for Interactions in the Environment. In *Advances in Agronomy* (1st ed., Vol. 106, Issue 10). Elsevier Inc. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(10\)06003-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(10)06003-7)
- Kögel-Knabner, I. (2002). The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(2), 139–162.
- Kora, S. H., Guendehou, G. S., Goussanou, C. A., Assogbadjo, A. E., & Sinsin, B. (2018). Allometric equations from a non-destructive approach for biomass prediction in natural forest and plantation in West Africa. *Southern Forests*, 81(2), 111–122. <https://doi.org/10.2989/20702620.2018.1512795>
- Kosmowski, F., Lalou, R., Sultan, B., NDIAYE, O., MULLER, B., Galle, S., & Séguis, L. (2015). Observations et perceptions des changements climatiques. In *Les sociétés rurales face aux changements climatiques et environnementaux en Afrique de l’Ouest* (pp. 89–110). IRD.
- Koussihouèdé, H., Aholoukpè, H., Adjibodou, J., Hinkati, H., Dubos, B., Chapuis-Lardy, L., Barthès, B. G., Amadji, G., & Clermont-Dauphin, C. (2020). Comparative analysis of nutritional status and growth of immature oil palm in various intercropping systems in southern Benin. *Experimental Agriculture*, 56(3), 371–386. <https://doi.org/10.1017/S0014479720000022>
- Koussihouèdé, H., Clermont-Dauphin, C., Aholoukpè, H., Barthès, B., Chapuis-Lardy, L., Jassogne, L., & Amadji, G. (2019). Diversity and socio-economic aspects of oil palm

- agroforestry systems on the Allada plateau, southern Benin. *Agroforestry Systems*, 94(1), 41–56. <https://doi.org/10.1007/s10457-019-00360-0>
- Kraenzel, M., Castillo, A., Moore, T., & Potvin, C. (2003). Carbon storage of harvest-age teak (*Tectona grandis*) plantations, Panama. *Forest Ecology and Management*, 173(1–3), 213–225. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00002-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00002-6)
- Kumar, B. M., & Nair, P. K. R. (2011). Carbon sequestration potential of agroforestry systems: opportunities and challenges. Springer.
- Kuzyakov, Y. (2006). Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(3), 425–448. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.08.020>
- Lal, R. (2004). Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, 304(5677), 1623–1627.
- Lal, R. (2005). Climate change, soil carbon dynamics, and global food security. *Climate change and global food security*. Boca Raton (FL): CRC Press.
- Lal, R. (2005). Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management*, 220, 242–258.
- Lambin, E. F., Turner, B. L., Geist, H. J., Agbola, S. B., Angelsen, A., Bruce, J. W., Coomes, O. T., Dirzo, R., Fischer, G., & Folke, C. (2001). The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change*, 11(4), 261–269.
- Lang, Y., & Song, W. (2019). Quantifying and mapping the responses of selected ecosystem services to projected land use changes. *Ecological Indicators*, 102, 186–198.
- Lavelle, P. (1997). Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. In *Advances in ecological research* (Vol. 27, pp. 93–132). Elsevier.
- Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P., & Rossi, J.-P. (2006). Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42, S3–S15.
- Lawrence, P. J., Feddesma, J. J., Bonan, G. B., Meehl, G. A., O'Neill, B. C., Oleson, K. W., Levis, S., Lawrence, D. M., Kluzek, E., & Lindsay, K. (2012). Simulating the biogeochemical and biogeophysical impacts of transient land cover change and wood harvest in the Community Climate System Model (CCSM4) from 1850 to 2100. *Journal of Climate*, 25(9), 3071–3095.
- Le Toan, T., Quegan, S., Davidson, M. W. J., Balzter, H., Paillou, P., Papathanassiou, K., Plummer, S., Rocca, F., Saatchi, S., & Shugart, H. (2011). The BIOMASS mission: Mapping global forest biomass to better understand the terrestrial carbon cycle. *Remote Sensing of Environment*, 115(11), 2850–2860.
- Leh, M. D. K., Matlock, M. D., Cummings, E. C., & Nalley, L. L. (2013). Quantifying and mapping multiple ecosystem services change in West Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 165, 6–18. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.12.001>
- Lehmann, J., da Silva Cravo, M., & Zech, W. (2001). Organic matter stabilization in a Xanthic Ferralsol of the central Amazon as affected by single trees: chemical characterization of density, aggregate, and particle size fractions. *Geoderma*, 99(1–2), 147–168.
- Lewis, S. L., Sonké, B., Sunderland, T., Begne, S. K., Lopez-Gonzalez, G., Van Der Heijden, G. M. F., Phillips, O. L., Affum-Baffoe, K., Baker, T. R., & Banin, L. (2013). Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1625), 20120295.
- Lewis, S. L., Wheeler, C. E., Mitchard, E. T. A., & Koch, A. (2019). Restoring natural forests is the best way to remove atmospheric carbon. *Nature*, 568(7750), 25–28. <https://doi.org/10.1038/d41586-019-01026-8>

- Liang, Q., Chen, H., Gong, Y., Fan, M., Yang, H., Lal, R., & Kuzyakov, Y. (2012). Effects of 15 years of manure and inorganic fertilizers on soil organic carbon fractions in a wheat-maize system in the North China Plain. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 92(1), 21–33.
- Lillesand, T., Kiefer, R. W., & Chipman, J. (2015). *Remote sensing and image interpretation* (7th ed.). John Wiley & Sons.
- Litton, C. M., & Boone Kauffman, J. (2008). Allometric models for predicting aboveground biomass in two widespread woody plants in Hawaii. *Biotropica*, 40(3), 313–320.
- Liu, D., Huang, Y., An, S., Sun, H., Bhople, P., & Chen, Z. (2018). Soil physicochemical and microbial characteristics of contrasting land-use types along soil depth gradients. *Catena*, 162(September 2017), 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.10.028>
- Logah, V., Tetteh, E. N., Adegah, E. Y., Mawunyefia, J., Ofosu, E. A., & Asante, D. (2020). Soil carbon stock and nutrient characteristics of *Senna siamea* grove in the semi-deciduous forest zone of Ghana. *Open Geosciences*, 12(1), 443–451. <https://doi.org/10.1515/geo-2020-0167>
- Long, H., Liu, Y., Hou, X., Li, T., & Li, Y. (2014). Effects of land use transitions due to rapid urbanization on ecosystem services: Implications for urban planning in the new developing area of China. *Habitat International*, 44, 536–544. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.habitatint.2014.10.011>
- Lorenz, K., & Lal, R. (2018). Carbon Sequestration in Agricultural Ecosystems. In *Carbon Sequestration in Agricultural Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-92318-5>
- Lorenz, K., Lal, R., & Ehlers, K. (2019). Soil organic carbon stock as an indicator for monitoring land and soil degradation in relation to United Nations' Sustainable Development Goals. *Land Degradation and Development*, 30(7), 824–838. <https://doi.org/10.1002/ldr.3270>
- Lorenz, K., Lal, R., Preston, C. M., & Nierop, K. G. J. (2007). Strengthening the soil organic carbon pool by increasing contributions from recalcitrant aliphatic bio(macro)molecules. *Geoderma*, 142(1–2), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.07.013>
- Lu, N., Fu, B., Jin, T., & Chang, R. (2014). Trade-off analyses of multiple ecosystem services by plantations along a precipitation gradient across Loess Plateau landscapes. *Landscape Ecology*, 29(10), 1697–1708.
- Luo, Y., & Zhou, X. (2006). *Soil respiration and the environment* Academic Press. San Diego.
- Madigan, M.T., Martinko, J.M., Bender, K.S., Buckley, D.H. & Stahl, D.A. 2015. *Brock biology of microorganisms* (14th edition). Boston, USA. Pearson.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton university press.
- Maharjan, M., Sanaullah, M., Razavi, B. S., & Kuzyakov, Y. (2017). Effect of land use and management practices on microbial biomass and enzyme activities in subtropical top-and sub-soils. *Applied Soil Ecology*, 113, 22–28. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.01.008>
- Maliro, T. K., Dimandja, J. P. L., & Picard, N. (2010). Volume equations and biomass estimates for three species in tropicalmoist forest in the Orientale province, Democratic Republic of Congo. *Southern Forests: A Journal of Forest Science*, 72(3–4), 141–146.
- Malou, O. P., Sebag, D., Moulin, P., Chevallier, T., Badiane-Ndour, N. Y., Thiam, A., & Chapuis-Lardy, L. (2020). The Rock-Eval® signature of soil organic carbon in arenosols of the Senegalese groundnut basin. How do agricultural practices matter? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 301(June), 107030. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107030>
- Mama, A., Bamba, I., Sinsin, B., Bogaert, J., & De Cannière, C. (2014). Déforestation, savanisation et développement agricole des paysages de savanes-forêts dans la zone soudano-guinéenne du Bénin. *Bois & Forêts Des Tropiques*, 322, 66–75.

- Mambelli, S., Bird, J. A., Gleixner, G., Dawson, T. E., & Torn, M. S. (2011). Relative contribution of foliar and fine root pine litter to the molecular composition of soil organic matter after in situ degradation. *Organic Geochemistry*, 42(9), 1099–1108. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2011.06.008>
- Marx, M. T., Yan, X., Wang, X., Song, L., Wang, K., Zhang, B., & Wu, D. (2016). Soil Fauna Abundance, Feeding and Decomposition in Different Reclaimed and Natural Sites in the Sanjiang Plain Wetland, Northeast China. *Wetlands*, 36(3), 445–455. <https://doi.org/10.1007/s13157-016-0753-8>
- Marzulli, M. I., Raunonen, P., Greco, R., Persia, M., & Tartarino, P. (2020). Estimating tree stem diameters and volume from smartphone photogrammetric point clouds. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 93(3), 411–429.
- Mather, P. M., & Koch, M. (2011). Computer processing of remotely-sensed images: an introduction. John Wiley & Sons. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/9780470666517>
- Mathieu, J. A., Hatté, C., Balesdent, J., & Parent, É. (2015). Deep soil carbon dynamics are driven more by soil type than by climate: a worldwide meta-analysis of radiocarbon profiles. *Global Change Biology*, 21(11), 4278–4292.
- Mbau, S. K., Karanja, N., & Ayuke, F. (2015). Short-term influence of compost application on maize yield, soil macrofauna diversity and abundance in nutrient deficient soils of Kakamega County, Kenya. *Plant and Soil*, 387(1), 379–394.
- Mbodj, I., Sarr, M., & Diarra, K. (2010). Using bait lamina and litterbags, two functional methods to monitor biological activity in soil contaminated by dieldrin. Preliminary results from Dakar (Senegal) sahelian region. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 4(1), 122–129. <https://doi.org/10.4314/ijbcs.v4i1.54238>
- McGuire, K. L., & Treseder, K. K. (2010). Microbial communities and their relevance for ecosystem models: Decomposition as a case study. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(4), 529–535. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.016>
- MCVDD. (2017). Neutralité de la dégradation des terres (NDT): Note politique sur les cibles et mesures NDT.
- MEA. (2005). Ecosystems and Human Well-being: Opportunities for Business and Industry. In *Millenium Ecosystem Assessment*. <https://www.millenniumassessment.org/documents/document.754.aspx.pdf>
- Menezes, R. S. C., Sales, A. T., Primo, D. C., Albuquerque, E. R. G. M. de, Jesus, K. N. de, Pareyn, F. G. C., Santana, M. da S., Santos, U. J. dos, Martins, J. C. R., Althoff, T. D., Nascimento, D. M. do, Gouveia, R. F., Fernandes, M. M., Loureiro, D. C., Araújo Filho, J. C. de, Giongo, V., Duda, G. P., Alves, B. J. R., Ivo, W. M. P. de M., ... Sampaio, E. V. de S. B. (2021). Soil and vegetation carbon stocks after land-use changes in a seasonally dry tropical forest. *Geoderma*, 390(November 2020). <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.114943>
- Mermoz, S., Réjou-Méchain, M., Villard, L., Le Toan, T., Rossi, V., & Gourlet-Fleury, S. (2015). Decrease of L-band SAR backscatter with biomass of dense forests. *Remote Sensing of Environment*, 159, 307–317.
- Mganga, K. Z., & Kuzyakov, Y. (2014). Glucose decomposition and its incorporation into soil microbial biomass depending on land use in Mt. Kilimanjaro ecosystems. *European Journal of Soil Biology*, 62, 74–82. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2014.02.015>
- Miller, R. O., & Kissel, D. E. (2010). Comparison of Soil pH Methods on Soils of North America. *Soil Science Society of America Journal*, 74(1), 310–316. <https://doi.org/10.2136/sssaj2008.0047>

- Minasny, B., Malone, B. P., McBratney, A. B., Angers, D. A., Arrouays, D., Chambers, A., Chaplot, V., Chen, Z. S., Cheng, K., Das, B. S., Field, D. J., Gimona, A., Hedley, C. B., Hong, S. Y., Mandal, B., Marchant, B. P., Martin, M., McConkey, B. G., Mulder, V. L., ... Winowiecki, L. (2017). Soil carbon 4 per mille. *Geoderma*, 292, 59–86. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.002>
- Mitchard, E. T. A., Saatchi, S. S., Baccini, A., Asner, G. P., Goetz, S. J., Harris, N. L., & Brown, S. (2013). Uncertainty in the spatial distribution of tropical forest biomass: A comparison of pan-tropical maps. *Carbon Balance and Management*, 8(1), 1–13. <https://doi.org/10.1186/1750-0680-8-10>
- Moebius-Clune, B. N. (2016). *Comprehensive assessment of soil health: The Cornell framework manual*. Cornell University.
- Mohanta, M. R., Mohanta, A., Mohapatra, U., Mohanty, R. C., & Sahu, S. C. (2020). Carbon stock assessment and its relation with tree biodiversity in Tropical Moist Deciduous Forest of Similipal Biosphere Reserve, Odisha, India. *Tropical Ecology*, 61(4), 497–508. <https://doi.org/10.1007/s42965-020-00111-8>
- Moinet, G. Y. K., Hijbeek, R., van Vuuren, D. P., & Giller, K. E. (2023). Carbon for soils, not soils for carbon. *Global Change Biology*, November 2022, 1–15. <https://doi.org/10.1111/gcb.16570>
- Mokany, K., Raison, R. J., & Prokushkin, A. S. (2006). Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 12(1), 84–96.
- Mokroš, M., Liang, X., Surový, P., Valent, P., Čerňava, J., Chudý, F., Tunák, D., Saloň, Š., & Merganič, J. (2018). Evaluation of close-range photogrammetry image collection methods for estimating tree diameters. *ISPRS International Journal of Geo-Information*, 7(3), 93.
- Molto, Q., Rossi, V., & Blanc, L. (2013). Error propagation in biomass estimation in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 175–183.
- Morais, T. G., Teixeira, R. F. M., & Domingos, T. (2019). Detailed global modelling of soil organic carbon in cropland, grassland and forest soils. *PLoS One*, 14(9), e0222604.
- Moundounga Mavouroulou, Q., Ngomanda, A., Engone Obiang, N. L., Lebamba, J., Gomat, H., Mankou, G. S., Loumeto, J., Midoko Iponga, D., Kossi Ditsouga, F., & Zinga Koumba, R. (2014). How to improve allometric equations to estimate forest biomass stocks? Some hints from a central African forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(7), 685–691.
- Mujuru, L., Gotor, T., Velthorst, E. J., Nyamangara, J., & Hoosbeek, M. R. (2014). Soil carbon and nitrogen sequestration over an age sequence of *Pinus patula* plantations in Zimbabwean Eastern Highlands. *Forest Ecology and Management*, 313, 254–265.
- Mulverhill, C., Coops, N. C., Tompalski, P., Bater, C. W., & Dick, A. R. (2019). The utility of terrestrial photogrammetry for assessment of tree volume and taper in boreal mixedwood forests. *Annals of Forest Science*, 76(3), 1–12.
- Musso, C., Miranda, H. S., Soares, A. M. V. M., & Loureiro, S. (2014). Biological activity in Cerrado soils: evaluation of vegetation, fire and seasonality effects using the “bait-lamina test.” *Plant and Soil*, 383(1–2), 49–58. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2233-3>
- N’Gbala, F. N. G., Guéi, A. M., & Tondoh, J. E. (2017). Carbon stocks in selected tree plantations, as compared with semi-deciduous forests in centre-west Côte d’Ivoire. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 239, 30–37. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.015>
- Nchanji, Y. K., Nkongho, R. N., Mala, W. A., & Levang, P. (2016). Efficacy of oil palm intercropping by smallholders. Case study in South-West Cameroon. *Agroforestry Systems*, 90(3), 509–519. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s10457-015-9873-z>

- Nelson, E., Sander, H., Hawthorne, P., Conte, M., Ennaanay, D., Wolny, S., Manson, S., & Polasky, S. (2010). Projecting global land-use change and its effect on ecosystem service provision and biodiversity with simple models. *PloS One*, 5(12), e14327.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., & Collen, B. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. <https://doi.org/https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Nilsson, M.-C., & Wardle, D. (2005). Understory vegetation as a forest ecosystem driver. *The Ecological Society of America*, 3(8), 421–428.
- Nordén, J., Penttilä, R., Siitonen, J., Tomppo, E. & Ovaskainen, O. 2013. Specialist Species of Wood-Inhabiting Fungi Struggle While Generalists Thrive in Fragmented Boreal Forests. *Journal of Ecology*, 101(3): 701–12. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12085>.
- Nsengimana, V., Kaplin, A. B., Nsabimana, D., Dekoninck, W., & Francis, F. (2021). Diversity and abundance of soil-litter arthropods and their relationships with soil physicochemical properties under different land uses in Rwanda. *Biodiversity*, 22(1–2), 41–52. <https://doi.org/10.1080/14888386.2021.1905064>
- Olofsson, P., Foody, G. M., Herold, M., Stehman, S. V., Woodcock, C. E., & Wulder, M. A. (2014). Good practices for estimating area and assessing accuracy of land change. *Remote Sensing of Environment*, 148, 42–57. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.02.015>
- Olorunfemi, I. E., Fasinmirin, J. T., & Akinola, F. F. (2018). Soil physico-chemical properties and fertility status of long-term land use and cover changes: a case study in Forest vegetative zone of Nigeria. *Eurasian Journal of Soil Science*, 7(2), 133–150.
- Olorunfemi, I. E., Fasinmirin, J. T., Olufayo, A. A., & Komolafe, A. A. (2018). GIS and remote sensing-based analysis of the impacts of land use/land cover change (LULCC) on the environmental sustainability of Ekiti State, southwestern Nigeria. *Environment, Development and Sustainability*, 22(2), 661–692. <https://doi.org/10.1007/s10668-018-0214-z>
- Olorunfemi, I. E., Fasinmirin, J. T., Olufayo, A. A., & Komolafe, A. A. (2020). Total carbon and nitrogen stocks under different land use/land cover types in the Southwestern region of Nigeria. *Geoderma Regional*, 22. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2020.e00320>
- Oloukoi, J. (2013). Scénario socio-économique et écologique des changements de l'occupation des terres au Bénin. *VertigO*, 13(1), 22. <https://doi.org/10.4000/vertigo.13267>
- Ouedraogo, W. O., Gomgnimbou, A. P. K., Santi, S., Ilboudo, D., & Toguyeni, A. (2019). Quantification de la Biomasse et stockage du carbone du massif forestier de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts de Dindéresso province du Houet au Burkina Faso. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 13(7), 3276–3288. <https://doi.org/10.4314/ijbcs.v13i7.24>
- Pabst, H., Gerschlauser, F., Kiese, R., & Kuzyakov, Y. (2016). Land Use and Precipitation Affect Organic and Microbial Carbon Stocks and the Specific Metabolic Quotient in Soils of Eleven Ecosystems of Mt. Kilimanjaro, Tanzania. *Land Degradation and Development*, 27(3), 592–602. <https://doi.org/10.1002/ldr.2406>
- Padonou, E. A., Lykke, A. M., Bachmann, Y., Idohou, R., & Sinsin, B. (2017). Mapping changes in land use/land cover and prediction of future extension of bowé in Benin, West Africa. *Land Use Policy*, 69(September), 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.09.015>
- Palm, C. A., Woomer, P. L., Alegre, J., Arevalo, L., Castilla, C., Cordeiro, D. G., Hairiah, K., Kotto-Same, J., Njomgang, R., & Ricse Tembladera, A. (1999). Carbon sequestration and trace gas emissions in slash-and-burn and alternative land uses in the humid tropics. (ed

- GROUP ACCW), http://repositorio.inia.gob.pe/bitstream/20.500.12955/917/1/Palm-Carbon_sequestration_and_trace.pdf
- Panzou, G. J. L., Doucet, J. L., Loumeto, J. J., Biwole, A., Bauwens, S., & Fayolle, A. (2016). Biomasse et stocks de carbone des forêts tropicales africaines (synthèse bibliographique). *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, 20(4), 508–522.
- Paul, E.A. 2016. The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 98: 109–126.
- Paz, C. P., Goosem, M., Bird, M., Preece, N., Goosem, S., Fensham, R., & Laurance, S. (2016). Soil types influence predictions of soil carbon stock recovery in tropical secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 376, 74–83. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.007>
- Pelletier, J., Ramankutty, N., & Potvin, C. (2011). Diagnosing the uncertainty and detectability of emission reductions for REDD+ under current capabilities: an example for Panama. *Environmental Research Letters*, 6(2), 24005. <https://doi.org/https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/2/024005>
- Pereira, H. M., Navarro, L. M., & Martins, I. S. (2012). Global biodiversity change: the bad, the good, and the unknown. *Annual Review of Environment and Resources*, 37, 25–50.
- Peterson, B. G., Carl, P., Boudt, K., Bennett, R., Ulrich, J., Zivot, E., Cornilly, D., Hung, E., Lestel, M., & Balkissoon, K. (2018). Package 'performanceanalytics.' In R Team Cooperation.
- Picard, N., Boyemba Bosela, F., & Rossi, V. (2015). Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. *Annals of Forest Science*, 72(6), 811–823.
- Piermattei, L., Karel, W., Wang, D., Wieser, M., Mokroš, M., Surový, P., Koreň, M., Tomašík, J., Pfeifer, N., & Hollaus, M. (2019). Terrestrial structure from motion photogrammetry for deriving forest inventory data. *Remote Sensing*, 11(8), 950.
- Pires, G. F., & Costa, M. H. (2013). Deforestation causes different subregional effects on the Amazon bioclimatic equilibrium. *Geophysical Research Letters*, 40(14), 3618–3623.
- Poggio, L., De Sousa, L. M., Batjes, N. H., Heuvelink, G. B. M., Kempen, B., Ribeiro, E., & Rossiter, D. (2021). SoilGrids 2.0: Producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. *Soil*, 7(1), 217–240. <https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>
- Pokarzhevskii, A.D., van Straalen, N.M., Zaboev, D.P. & Zaitsev, A.S. 2003. Microbial links and element flows in nested detrital food-webs. *Pedobiologia*, 47: 213–224.
- Polasky, S., Kling, C. L., Levin, S. A., & Carpenter, S. R. (2019). Role of economics in analyzing the environment and sustainable development. *PNAS*, 116(12), 5233–5238. <https://doi.org/10.1073/pnas.1901616116>
- Ponge, J.-F., Pérès, G., Guernion, M., Ruiz-Camacho, N., Cortet, J., Pernin, C., Villenave, C., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., & Bispo, A. (2013). The impact of agricultural practices on soil biota: a regional study. *Soil Biology and Biochemistry*, 67, 271–284.
- Porre, R.J., van Groenigen, J.W., De Deyn, G.B., de Goede, R.G.M. & Lubbers, I.M. 2016. Exploring the relationship between soil mesofauna, soil structure and N₂O emissions. *Soil Biology and Biochemistry*, 96: 55-64.
- Pulleman, M., Creamer, R., Hamer, U., Helder, J., Pelosi, C., Pérès, G., & Rutgers, M. (2012). Soil biodiversity, biological indicators and soil ecosystem services—an overview of European approaches. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 4(5), 529–538.
- Puyravaud, J. P. (2003). Standardizing the calculation of the annual rate of deforestation. *Forest Ecology and Management*, 177(1–3), 593–596. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00335-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00335-3)

- Qiu, J., & Turner, M. G. (2013). Spatial interactions among ecosystem services in an urbanizing agricultural watershed. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(29), 12149–12154. <https://doi.org/https://doi.org/10.1073/pnas.1310539110>
- R Development Core, T. (2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing (3.6.3).
- Rai, R., Zhang, Y., Paudel, B., Acharya, B. K., & Basnet, L. (2018). Land use and land cover dynamics and assessing the ecosystem service values in the trans-boundary Gandaki River Basin, Central Himalayas. *Sustainability*, 10(9), 3052.
- Rakotomanga, D., Blanchart, É., Rabary, B., Randriamanantsoa, R., Razafindrakoto, M., & Autfray, P. (2016). Diversité de la macrofaune des sols cultivés sur les hautes- terres de madagascar. *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, 20(4), 495–507. <https://doi.org/10.25518/1780-4507.13314>
- Ramesh, T., Bolan, N. S., Kirkham, M. B., Wijesekara, H., Kanchikerimath, M., Srinivasa Rao, C., Sandeep, S., Rinklebe, J., Ok, Y. S., Choudhury, B. U., Wang, H., Tang, C., Wang, X., Song, Z., & Freeman, O. W. (2019). Soil organic carbon dynamics: Impact of land use changes and management practices: A review. *Advances in Agronomy*, 156, 1–107. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2019.02.001>
- Ramesh, T., Bolan, N. S., Kirkham, M. B., Wijesekara, H., Kanchikerimath, M., Rao, C. S., Sandeep, S., Rinklebe, J., Ok, Y. S., & Choudhury, B. U. (2019). Soil organic carbon dynamics: Impact of land use changes and management practices: A review. *Advances in Agronomy*, 156, 1–107.
- Ratsiatosika, O., Razafindrakoto, M., Razafimbelo, T., Rabenarivo, M., Becquer, T., Bernard, L., Trap, J., & Blanchart, E. (2021). Earthworm inoculation improves upland rice crop yield and other agrosystem services in Madagascar. *Agriculture (Switzerland)*, 11(1), 1–14. <https://doi.org/10.3390/agriculture11010060>
- Regnier, P., Friedlingstein, P., Ciais, P., Mackenzie, F. T., Gruber, N., Janssens, I. A., Laruelle, G. G., Lauerwald, R., Luyssaert, S., & Andersson, A. J. (2013). Anthropogenic perturbation of the carbon fluxes from land to ocean. *Nature Geoscience*, 6(8), 597–607.
- Reiss, J., Bridle, J. R., Montoya, J. M., & Woodward, G. (2009). Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(9), 505–514.
- Robinson, D. A., Lebron, I., & Vereecken, H. (2009). On the definition of the natural capital of soils: A framework for description, evaluation, and monitoring. *Soil Science Society of America Journal*, 73(6), 1904–1911.
- Rodrigues, R. C., Araújo, R. A., Costa, C. S., Lima, A. J. T., Oliveira, M. E., Cutrim, J. A. A., Santos, F. N. S., Araújo, J. S., Santos, V. M., & Araújo, A. S. F. (2015). Soil microbial biomass in an agroforestry system of Northeast Brazil. *Tropical Grasslands-Forrajes Tropicales*, 3(1), 41–48. [https://doi.org/10.17138/TGFT\(3\)41-48](https://doi.org/10.17138/TGFT(3)41-48)
- Rodriguez-Galiano, V. F., Ghimire, B., Rogan, J., Chica-Olmo, M., & Rigol-Sanchez, J. P. (2012). An assessment of the effectiveness of a random forest classifier for land-cover classification. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 67, 93–104. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2011.11.002>
- Römbke, J., Höfer, H., Garcia, M. V. B., & Martius, C. (2006). Feeding activities of soil organisms at four different forest sites in Central Amazonia using the bait lamina method. *Journal of Tropical Ecology*, 22(3), 313–320.
- Roscoe, R., & Buurman, P. (2003). Tillage effects on soil organic matter in density fractions of a Cerrado Oxisol. *Soil and Tillage Research*, 70(2), 107–119.

- Ross, D. J. (1990). Estimation of soil microbial c by a fumigation-extraction method: influence of seasons, soils and calibration with the fumigation-incubation procedure. *Soil Biology and Biochemistry*, 22(3), 295–300. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(90\)90103-7](https://doi.org/10.1016/0038-0717(90)90103-7)
- Rossi, L. M. W., Mao, Z., Merino-Martin, L., Roumet, C., Fort, F., Taugourdeau, O., Boukcim, H., Fourtier, S., Rey-Granado, D., & Chevallier, T. (2020). Pathways to persistence: plant root traits alter carbon accumulation in different soil carbon pools. *Plant and Soil*, 452(1), 457–478.
- Rouse, J. W., Haas, R. H., Schell, J. A., & Deering, D. W. (1974). Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. *NASA Special Publication*, 351(1974), 309.
- Rożen, A., Sobczyk, Ł., Liszka, K., & Weiner, J. (2010). Soil faunal activity as measured by the bait-lamina test in monocultures of 14 tree species in the Siemianice common-garden experiment, Poland. *Applied Soil Ecology*, 45(3), 160–167.
- Rubel, F., & Kotteck, M. (2010). Observed and projected climate shifts 1901-2100 depicted by world maps of the Köppen-Geiger climate classification. *Meteorologische Zeitschrift*, 19(2), 135–141. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2010/0430>
- Rubino, M., Dungait, J. A. J., Evershed, R. P., Bertolini, T., De Angelis, P., D'Onofrio, A., Lagomarsino, A., Lubritto, C., Merola, A., & Terrasi, F. (2010). Carbon input belowground is the major C flux contributing to leaf litter mass loss: Evidences from a ¹³C labelled-leaf litter experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(7), 1009–1016.
- Ruiz, N., Lavelle, P., & Jiménez, J. (2008). Soil macrofauna field manual. In FAO.
- Rumpel, C., Amiraslani, F., Chenu, C., Garcia Cardenas, M., Kaonga, M., Koutika, L. S., Ladha, J., Madari, B., Shirato, Y., Smith, P., Soudi, B., Soussana, J. F., Whitehead, D., & Wollenberg, E. (2020). The 4p1000 initiative: Opportunities, limitations and challenges for implementing soil organic carbon sequestration as a sustainable development strategy. *Ambio*, 49(1), 350–360. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01165-2>
- Saïdou, A., Dossa, A. F. E., Gnanlè, P. C., Balogoun, I., & Aho, N. (2012). Evaluation du stock de carbone dans les systèmes agroforestiers à karité (*Vitellaria paradoxa* C.F. Gaertn.) et à néré (*Parkia biglobosa* Jacq. G. Don) en zone Soudanienne du Bénin. *Bulletin de La Recherche Agronomique Du Bénin (BRAB)*, Numéro spé(ISSN: 1840-7099), 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.00980.x>
- Sainepo, B. M., Gachene, C. K., & Karuma, A. (2018). Assessment of soil organic carbon fractions and carbon management index under different land use types in Olesharo Catchment , Narok County , Kenya. *Carbon Balance and Management*. <https://doi.org/10.1186/s13021-018-0091-7>
- Saint-Laurent, D., & Arsenault-Boucher, L. (2020). Soil properties and rate of organic matter decomposition in riparian woodlands using the TBI protocol. *Geoderma*, 358(October 2019). <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.113976>
- Salako, V. K., Glele Kakai, R. L., Assogbadjo, A. E., Fandohan, B., Houinato, M., & Palm, R. (2013). Efficiency of inventory plot patterns in quantitative analysis of vegetation: A case study of tropical woodland and dense forest in Benin. *Southern Forests*, 75(3), 137–143. <https://doi.org/10.2989/20702620.2013.816232>
- Salazar, A., Baldi, G., Hirota, M., Syktus, J., & McAlpine, C. (2015). Land use and land cover change impacts on the regional climate of non-Amazonian South America: A review. *Global and Planetary Change*, 128, 103–119.
- Sanderman, J., Maddern, T., & Baldock, J. (2014). Similar composition but differential stability of mineral retained organic matter across four classes of clay minerals. *Biogeochemistry*, 121(2), 409–424.

- Santi, S. (2011). Feu, pâture, climat et paramètres structurels et fonctionnels des écosystèmes savanicoles. Mémoire d'Ingénieur Du Développement Rural, Option: Eaux et Forêts. IDR/UPB, Bobo, Burkina Faso, 124p.
- Santos, V. B., Araújo, A. S. F., Leite, L. F. C., Nunes, L. A. P. L., & Melo, W. J. (2012). Soil microbial biomass and organic matter fractions during transition from conventional to organic farming systems. *Geoderma*, 170, 227–231. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.11.007>
- Savadogo, S., Kabore, A., & Thiombiano, A. (2017). Caractéristiques végétales, typologie et fonctions des bois sacrés au Burkina Faso. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 11(4), 1497–1511.
- Scharlemann, J. P. W., Tanner, E. V. J., Hiederer, R., & Kapos, V. (2014). Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool. *Carbon Management*, 5(1), 81–91. <https://doi.org/https://doi.org/10.4155/cmt.13.77>
- Scheunemann, N., Digel, C., Scheu, S. & Butenschoen, O. 2015. Roots rather than shoot residues drive soil arthropod communities of arable fields. *Oecologia*, 179: 1135–1145.
- Seppelt, R., Lautenbach, S., & Volk, M. (2013). Identifying trade-offs between ecosystem services, land use, and biodiversity: a plea for combining scenario analysis and optimization on different spatial scales. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5(5), 458–463.
- Sharp, R., Douglass, J., Wolny, S., Arkema, K., Bernhardt, J., Bierbower, W., Chaumont, N., Denu, D., Fisher, D., & Glowinski, K. (2020). InVEST 3.8. 7. User's Guide. The Natural Capital Project, Stanford University, University of Minnesota, The Nature Conservancy, and World Wildlife Fund: Stanford, CA, USA.
- Simpson, J. E., Slade, E., Riutta, T., & Taylor, M. E. (2012). Factors affecting soil fauna feeding activity in a fragmented lowland temperate deciduous woodland. *PLoS One*, 7(1), e29616.
- Sintayehu, D. W., Belayneh, A., & Dechassa, N. (2020). Aboveground carbon stock is related to land cover and woody species diversity in tropical ecosystems of Eastern Ethiopia. *Ecological Processes*, 9(37), 10.
- Six, J., Callewaert, P., Lenders, S., De Gryze, S., Morris, S. J., Gregorich, E. G., Paul, E. A., & Paustian, K. (2002). Measuring and Understanding Carbon Storage in Afforested Soils by Physical Fractionation. *Soil Science Society of America Journal*, 66(6), 1981–1987. <https://doi.org/10.2136/sssaj2002.1981>
- Six, J., Conant, R. T., Paul, E. A., & Paustian, K. (2002). Stabilization of organic matter by soil minerals: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil*, 241, 155–176. <http://www.springerlink.com/index/d0jm26qr4gwa9110.pdf>
- Six, J., Conant, R. T., Paul, E. A., & Paustian, K. (2002). Stabilization mechanisms of soil organic matter: implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil*, 241(2), 155–176.
- Smith, P. (2016). Soil carbon sequestration and biochar as negative emission technologies. *Global Change Biology*, 22(3), 1315–1324.
- Smith, P., Ashmore, M. R., Black, H. I. J., Burgess, P. J., Evans, C. D., Quine, T. A., Thomson, A. M., Hicks, K., & Orr, H. G. (2013). The role of ecosystems and their management in regulating climate, and soil, water and air quality. *Journal of Applied Ecology*, 50(4), 812–829.
- Song, B., Niu, S., Zhang, Z., Yang, H., Li, L., & Wan, S. (2012). Light and heavy fractions of soil organic matter in response to climate warming and increased precipitation in a temperate steppe. *PloS One*, 7(3), e33217.
- Song, W., & Deng, X. (2015). Effects of urbanization-induced cultivated land loss on ecosystem services in the North China Plain. *Energies*, 8(6), 5678–5693.

- Sossa, E. L., Amadji, G. L., Vissoh, P. V, Hounsou, B. M., & Hounhouigan, K. E. A. D. J. (2014). Caractérisation des systèmes de culture d ' ananas (*Ananas comosus* (L .) Merrill) sur le plateau d ' Allada au Sud-Bénin. *Int. J. Biol. Chem. Sci.*, 8(3), 1030–1038.
- Sowerby, A., Blum, H., Gray, T. R. G., & Ball, A. S. (2000). The decomposition of *Lolium perenne* in soils exposed to elevated CO₂: comparisons of mass loss of litter with soil respiration and soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(10), 1359–1366.
- Sparling, G. P. (1992). Ratio of microbial biomass carbon to soil organic carbon as a sensitive indicator of changes in soil organic matter. *Australian Journal of Soil Research*, 30(2), 195–207. <https://doi.org/10.1071/SR9920195>
- Stavi, I., & Lal, R. (2013). Agroforestry and biochar to offset climate change: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(1), 81–96.
- Steffan, S.A. & Dharampal, P.S. 2018. Undead food-webs: integrating microbes into the food-chain. *Food Webs*, 18: e00111.
- Steffan, S.A., Chikaraishi, Y., Currie, C.R., Horn, H., Gaines-Day, H.R., Pauli, J.N., Zalapa, J.E. & Ohkouchi, N. 2015. Microbes are trophic analogs of animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 15119-15124.
- Steffen, W., Sanderson, R. A., Tyson, P. D., Jäger, J., Matson, P. A., Moore III, B., Oldfield, F., Richardson, K., Schellnhuber, H.-J., & Turner, B. L. (2006). *Global change and the earth system: a planet under pressure*. Springer Science & Business Media.
- Steinberg, J. (1996). *Cartographie pratique pour la géographie et l'aménagement*.
- Stickler, C. M., Coe, M. T., Costa, M. H., Nepstad, D. C., McGrath, D. G., Dias, L. C. P., Rodrigues, H. O., & Soares-Filho, B. S. (2013). Dependence of hydropower energy generation on forests in the Amazon Basin at local and regional scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(23), 9601–9606.
- Stott, D. E. (2019). Recommended Soil Health Indicators and Associated Laboratory Procedures. Soil Health Technical Note No. 450-03, 450, 76. <https://directives.sc.egov.usda.gov/viewerFS.aspx?hid=43637>
- Styers, D. M., Chappelka, A. H., Marzen, L. J., & Somers, G. L. (2010). Developing a land-cover classification to select indicators of forest ecosystem health in a rapidly urbanizing landscape. *Landscape and Urban Planning*, 94(3–4), 158–165.
- Styger, E., Fernandes, E. C. M., Rakotondramasy, H. M., & Rajaobelirina, E. (2009). Degrading uplands in the rainforest region of Madagascar: Fallow biomass, nutrient stocks, and soil nutrient availability. *Agroforestry Systems*, 77(2), 107.
- Swift, M. J., Heal, O. W., Anderson, J. M., & Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems (Vol. 5)*. Univ of California Press.
- Tamalene, M. N., Al Muhdhar, M. H. I., Suarsini, E., & Rochman, F. (2014). The practice of local wisdom of Tobelo Dalam (Togutil) tribal community in forest conservation in Halmahera, Indonesia. *International Journal of Plant Research*, 4(4A), 1–7.
- Tao, H. H., Slade, E. M., Willis, K. J., Caliman, J. P., & Snaddon, J. L. (2016). Effects of soil management practices on soil fauna feeding activity in an Indonesian oil palm plantation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 218, 133–140. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.11.012>
- Tao, H. H., Snaddon, J. L., Slade, E. M., Henneron, L., Caliman, J. P., & Willis, K. J. (2018). Application of oil palm empty fruit bunch effects on soil biota and functions: A case study in Sumatra, Indonesia. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 256(November 2017), 105–113. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.012>
- Tao, Y., Li, F., Liu, X., Zhao, D., Sun, X., & Xu, L. (2015). Variation in ecosystem services across an urbanization gradient: A study of terrestrial carbon stocks from Changzhou,

- Tchibozo, C. F. (1981). Contribution à l'étude biogéographique de la région de l'Atacora: étude typologique des unités de paysage du versant oriental de la chaîne de l'Atacora (à la hauteur de Natitingou). Thèse de doctorat, Université de Paris VII–Jussieu, Paris.
- Tchibozo, E. A. M. (2020). Modélisation de la dynamique spatio – temporelle de l'occupation du sol et analyse des changements du territoire de la Lama au Bénin. *European Scientific Journal ESJ*, 16(6), 500–524. <https://doi.org/10.19044/esj.2020.v16n6p499>
- Temgoua, L. F., Dongmo, W., Nguimdo, V., & Nguena, C. (2018). Diversité Ligneuse et Stock de Carbone des Systèmes Agroforestiers à base de Cacaoyers à l'Est Cameroun : Cas de la Forêt d'Enseignement et de Recherche de l'Université de Dschang. *Journal of Applied Biosciences*, 122(ISSN 1997-5902), 12274–12286.
- Thapa, V. R., Ghimire, R., Mikha, M. M., Idowu, O. J., & Marsalis, M. A. (2018). Land Use Effects on Soil Health in Semiarid Drylands. *Agricultural & Environmental Letters*, 3(1), 180022. <https://doi.org/10.2134/ael2018.05.0022>
- Thiombiano, A., Glèlè-Kakai, R., Bayen, P., Boussim, J. I., & Mahamane, A. (2015). Méthodes et dispositifs d'inventaires forestiers en Afrique de l'Ouest : état des lieux et propositions pour une harmonisation. *Annales Des Sciences Agronomiques*, 19, 15–31.
- Tieszen, L. L., Tappan, G. G., Tan, Z., & Tachie-Obeng, E. (2011). Land cover change, biogeochemical modelling of carbon stocks, and climate change in West Africa. *Africa and the Carbon Cycle*, 75.
- Tivet, F., de Moraes Sá, J. C., Lal, R., Borszowskei, P. R., Briedis, C., dos Santos, J. B., Sá, M. F. M., da Cruz Hartman, D., Eurich, G., & Farias, A. (2013). Soil organic carbon fraction losses upon continuous plow-based tillage and its restoration by diverse biomass-C inputs under no-till in sub-tropical and tropical regions of Brazil. *Geoderma*, 209, 214–225.
- Toko, M. (2014). Facteurs déterminants de la fragmentation des écosystèmes forestiers: cas des îlots de forêts denses sèches de la forêt classée des Monts Kouffé et de sa périphérie au Bénin. EDP/FLASH/UAC.
- Tolessa, T., Senbeta, F., & Kidane, M. (2017). The impact of land use/land cover change on ecosystem services in the central highlands of Ethiopia. *Ecosystem Services*, 23, 47–54.
- Törne, E. von. (1990). Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait-lamina-tests. *Pedobiologia*, 34(2), 89–101.
- Touré., A., Temgoua., E., Guenat., C., & Elberling., B. (2013). Land use and soil texture effects on organic carbon change in dryland soils, Senegal. *Open Journal of Soil Science*, 2013.
- Toyi, M. S., Barima, S., Mama, A., Andre, M., Bastin, J.-F., De Cannière, C., Sinsin, B., & Bogaert, J. (2013). Tree plantation will not compensate natural woody vegetation cover loss in the Atlantic Department of Southern Benin. *Tropicultura*, 31(1), 62–70. <http://www.tropicultura.org/text/v31n1/62.pdf>
- Trap, J., Blanchart, E., Ratsiatosika, O., Razafindrakoto, M., Becquer, T., Andriamananjara, A., & Morel, C. (2021). Effects of the earthworm *Pontoscolex corethrurus* on rice P nutrition and plant-available soil P in a tropical Ferralsol. *Applied Soil Ecology*, 160(April 2020), 103867. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103867>
- Tresch, S., Frey, D., Le Bayon, R. C., Zanetta, A., Rasche, F., Fliessbach, A., & Moretti, M. (2019). Litter decomposition driven by soil fauna, plant diversity and soil management in urban gardens. *Science of the Total Environment*, 658(December 2018), 1614–1629. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.235>

- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8(8), 857–874.
- Tsiafouli, M. A., Thébault, E., Sgardelis, S. P., De Ruiter, P. C., Van Der Putten, W. H., Birkhofer, K., Hemerik, L., De Vries, F. T., Bardgett, R. D., & Brady, M. V. (2015). Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Global Change Biology*, 21(2), 973–985.
- Turner, B. L., Lambin, E. F., & Reenberg, A. (2007). The emergence of land change science for global environmental change and sustainability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20666–20671.
- UNEP. (2020). Emissions Gap Report 2020- Executive summary. Nairobi. <https://www.unep.org/emissions-gap-report-2020>
- UNFCCC. (2013). A/R Methodological tool: Estimation of carbon stocks and change in carbon stocks in dead wood and litter in A/R CDM project activities Version 03.0.
- UNFCCC. (2015). Measurements for Estimation of Carbon Stocks in Afforestation and Reforestation Project Activities under the Clean Development Mechanism: A Field Manual. <http://www.unfccc.int>
- USDA. (2014). Agricultural Situation. Global agricultural information. <https://gain.fas.usda.gov>
- Van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F., & Hall, J. S. (2011). Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1648–1657. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.07.018>
- Vanguelova, E. I., Nisbet, T. R., Moffat, A. J., Broadmeadow, S., Sanders, T. G. M., & Morison, J. I. L. (2013). A new evaluation of carbon stocks in British forest soils. *Soil Use and Management*, 29(2), 169–181.
- Vasconcellos, R. L. F., Segat, J. C., Bonfim, J. A., Baretta, D., & Cardoso, E. J. B. N. (2013). Soil macrofauna as an indicator of soil quality in an undisturbed riparian forest and recovering sites of different ages. *European Journal of Soil Biology*, 58, 105–112.
- Velasquez, E., & Lavelle, P. (2019). Soil macrofauna as an indicator for evaluating soil based ecosystem services in agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, 100(July), 103446. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.103446>
- Vidal, A., Hirte, J., Franz Bender, S., Mayer, J., Gattinger, A., Höschen, C., Schädler, S., Iqbal, T. M., & Mueller, C. W. (2018). Linking 3D soil structure and plant-microbe-soil carbon transfer in the rhizosphere. *Frontiers in Environmental Science*, 6(FEB), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00009>
- Volkoff, B. (1976). Notice explicative n°66 (2) de la carte pédologique de reconnaissance de la République Populaire du Bénin à 1/200.000 - Feuille d'Abomey (2) (Vol. 66, Issue 66).
- Volkoff, B., Faure, P., Dubroeuq, D., & Viennot, M. (1999). Estimation des stocks de carbone des sols du Bénin. *Etude et gestion des sols*, 6(2), 115-130.
- Wade, A. M., Richter, D. D., Medjibe, V. P., Bacon, A. R., Heine, P. R., White, L. J. T., & Poulsen, J. R. (2019). Estimates and determinants of stocks of deep soil carbon in Gabon, Central Africa. *Geoderma*, 341, 236–248.
- Walker, S. M., Pearson, T. R. H., Casarim, F. M., Harris, N., Petrova, S., Grais, A., Swails, E., Netzer, M., Goslee, K. M., & Brown, S. (2012). Standard operating procedures for terrestrial carbon measurement: Version 2012. In Winrock International. USAID.
- Walter, C., Bispo, A., Chenu, C., Langlais, A., & Schwartz, C. (2015). Les services écosystémiques des sols: du concept à sa valorisation.

- Walther, G.-R. (2010). Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1549), 2019–2024.
- Wang, G., Jia, Y., & Li, W. (2015). Effects of environmental and biotic factors on carbon isotopic fractionation during decomposition of soil organic matter. *Scientific Reports*, 5(1), 1–11.
- Wang, K., Peng, C., Zhu, Q., Zhou, X., Wang, M., Zhang, K. & Wang, G. 2017. Modeling global soil carbon and soil microbial carbon by integrating microbial processes into the ecosystem process model TRIPLEX-GHG. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 9: 2368-2384.
- Wang, Q., Zhong, M., & He, T. (2013). Home-field advantage of litter decomposition and nitrogen release in forest ecosystems. *Biology and Fertility of Soils*, 49(4), 427–434. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0741-y>
- Wang, W. J., Dalal, R. C., Moody, P. W., & Smith, C. J. (2003). Relationships of soil respiration to microbial biomass, substrate availability and clay content. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(2), 273–284. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00274-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00274-2)
- Wang, X., Dong, X., Liu, H., Wei, H., Fan, W., Lu, N., Xu, Z., Ren, J., & Xing, K. (2017). Linking land use change, ecosystem services and human well-being: A case study of the Manas River Basin of Xinjiang, China. *Ecosystem Services*, 27, 113–123.
- Weil, R. R., Islam, K. R., Stine, M. A., Gruver, J. B., & Samson-Liebig, S. E. (2003). American Journal of Alternative Agriculture Estimating active carbon for soil quality assessment: A simplified method for laboratory and field use Estimating active carbon for soil quality assessment: A simplified method for laboratory and field use. *American Journal of Alternative Agriculture*, 18(2003), 3–17. <https://doi.org/10.1079/AJAA200228>
- Wiesmeier, M., Urbanski, L., Hobbey, E., Lang, B., Lützow, M. Von, Marin-spiotta, E., Wesemael, B. Van, Rabot, E., Ließ, M., Garcia-franco, N., Wollschläger, U., Vogel, H., & Kögel-knabner, I. (2019). Soil organic carbon storage as a key function of soils - A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma*, 333, 149–162. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.026>
- Wilson, G.W.T., Rice, C.W., Rillig, M.C., Springer, A., & Harnett, D.C. 2009. Soil Aggregation and Carbon Sequestration Are Tightly Correlated With the Abundance of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Results From Long-Term Field Experiments. *Ecology Letters*, 12 (5): 452- 461.
- Woomer, P. L., Tieszen, L. L., Tappan, G., Touré, A., & Sall, M. (2004). Land use change and terrestrial carbon stocks in Senegal. *Journal of Arid Environments*, 59(3), 625–642. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.03.025>
- Wu, J., & Brookes, P. C. (2005). The proportional mineralisation of microbial biomass and organic matter caused by air-drying and rewetting of a grassland soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(3), 507–515. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.07.043>
- Xu, M., Lou, Y., Sun, X., Wang, W., Baniyamuddin, M., & Zhao, K. (2011). Soil organic carbon active fractions as early indicators for total carbon change under straw incorporation. *Biology and Fertility of Soils*, 47(7), 745–752.
- Ye, L., Lata, J.-C., Masse, D., Nacro, H. B., & Barot, S. (2016). Effets du pâturage sur la biomasse herbacée et sur des paramètres chimiques et biologiques des sols dans une savane arbustive au Burkina Faso. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 10(6), 2539–2554.
- Yin, R., Kardol, P., Thakur, M. P., Gruss, I., Wu, G. L., Eisenhauer, N., & Schädler, M. (2020). Soil functional biodiversity and biological quality under threat: Intensive land use

- outweighs climate change. *Soil Biology and Biochemistry*, 147(April). <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107847>
- Yirdaw, M. (2018). Carbon Stock Sequestered by Selected Tree Species Plantations in Wondo Genet College, Ethiopia. *Journal of Earth Science & Climatic Change*, 09(05). <https://doi.org/10.4172/2157-7617.1000472>
- Zang, H., Wang, J., & Kuzyakov, Y. (2016). N fertilization decreases soil organic matter decomposition in the rhizosphere. *Applied Soil Ecology*, 108, 47–53. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.07.021>
- Zhang, D., Hui, D., Luo, Y., & Zhou, G. (2008). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 1(2), 85–93. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtn002>
- Zhang, F., Zhan, J., Zhang, Q., Yao, L., & Liu, W. (2017). Impacts of land use/cover change on terrestrial carbon stocks in Uganda. *Physics and Chemistry of the Earth*, 101, 195–203. <https://doi.org/10.1016/j.pce.2017.03.005>
- Zhang, H., Wu, P., Fan, M., Zheng, S., Wu, J., Yang, X., Zhang, M., Yin, A., & Gao, C. (2018). Dynamics and driving factors of the organic carbon fractions in agricultural land reclaimed from coastal wetlands in eastern China. *Ecological Indicators*, 89(September 2017), 639–647. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.01.039>
- Zhao, Z., Liu, G., Mou, N., Xie, Y., Xu, Z., & Li, Y. (2018). Assessment of carbon storage and its influencing factors in Qinghai-Tibet plateau. *Sustainability (Switzerland)*, 10(6), 1–17. <https://doi.org/10.3390/su10061864>
- Zhou, W., Huang, G., Troy, A., & Cadenasso, M. L. (2009). Object-based land cover classification of shaded areas in high spatial resolution imagery of urban areas: A comparison study. *Remote Sensing of Environment*, 113(8), 1769–1777. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.04.007>
- Zhu, X., & Zhu, B. (2015). Diversity and abundance of soil fauna as influenced by long-term fertilization in cropland of purple soil, China. *Soil and Tillage Research*, 146(PA), 39–46. <https://doi.org/10.1016/j.still.2014.07.004>
- Zhu, Y., Wang, Y., & Chen, L. (2020). Effects of non-native tree plantations on soil microarthropods and their feeding activity on the Chinese Loess Plateau. *Forest Ecology and Management*, 477(June), 118501. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118501>
- Zieger, S.L., Ammerschubert, S., Polle, A. & Scheu, S. 2017. Root-derived carbon and nitrogen from beech and ash trees differentially fuel soil animal food webs of deciduous forests. *PLoS ONE*, 12(12): e0189502.
- Zimmer, M., Kautz, G., & Topp, W. (2005). Do woodlice and earthworms interact synergistically in leaf litter decomposition? *Functional Ecology*, 19(1), 7–16.

ANNEXES

Annex 1: Summary of models used to estimate aboveground biomasses (AGB)

Species	Allometric models	R²	References
<i>Albizia zygia</i>	$\ln(B)=-3.02+2.16\ln(DBH)+0.69\ln(H)$	98.48	Kora et al., 2018
<i>Antiaris toxicaria</i>	$\ln(B)=-3.05+1.99\ln(DBH)+0.75\ln(H)$	99.2	Kora et al., 2018
<i>Blighia Sapida</i>	$\ln(B)=-1.77+2.23\ln(DBH)+0.10\ln(H)$	98.64	Kora et al., 2018
<i>Ceiba Pentandra</i>	$\ln(B)=-3.97+1.87\ln(DBH)+1.25\ln(H)$	97.1	Guendehou et al.,2012
<i>Celtis brownii</i>	$\ln(B)=-2.46+2.08\ln(DBH)+0.52\ln(H)$	98.88	Goussanou et al., 2016
<i>Cola millenii</i>	$\ln(B)=-2.08+2.03\ln(DBH)+0.62\ln(H)$	98.52	Kora et al., 2018
<i>Daniellia oliveri</i>	$\ln(B)=-1.77+2.23\ln(DBH)+0.10\ln(H)$	98.64	Kora et al., 2018
<i>Delonix regia</i>	$\ln(B)=-1.77+2.23\ln(DBH)+0.10\ln(H)$	98.64	Kora et al., 2018
<i>Dialium Guineense</i>	$\ln(B)=-2.67+1.88\ln(DBH)+1.12\ln(H)$	98.16	Kora et al., 2018
<i>Erythrophleum Suaveolens</i>	$\ln(B)=-1.77+2.23\ln(DBH)+0.10\ln(H)$	98.64	Kora et al., 2018
<i>Gmelina arborea</i>	$\ln(B) = -3.38 + 0.92 \ln(DBH^2*H)$	99.17	Onyekwelu, 2004
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i>	$\ln(B)=-2.99+2.14\ln(DBH)+0.74\ln(H)$	98.16	Goussanou et al., 2016
<i>Leucaena leucocephala</i>	$\ln(B)=-1.77+2.23\ln(DBH)+0.10\ln(H)$	98.64	Kora et al., 2018
<i>Milicia Excelsa</i>	$\ln(B)=-1.77+2.23\ln(DBH)+0.10\ln(H)$	98.64	Kora et al., 2018
<i>Newbouldia Laevis</i>	$\ln(B)=-1.77+2.23\ln(DBH)+0.10\ln(H)$	98.64	Kora et al., 2018
<i>Prosopis Africana</i>	$\ln(B)=-1.77+2.23\ln(DBH)+0.10\ln(H)$	98.64	Kora et al., 2018
<i>Senna siamea</i>	$\ln(B)=-1.77+2.23\ln(DBH)+0.10\ln(H)$	98.64	Kora et al., 2018
<i>Tamarindus indica</i>	$\ln(B)=-1.77+2.23\ln(DBH)+0.10\ln(H)$	98.64	Kora et al., 2018
<i>Tectona grandis</i>	$\ln(B)=-2.95+2.22\ln(DBH)+0.69\ln(H)$	98.44	Guendehou et al.,2012
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	$\ln(B)=-3.15+1.86\ln(DBH)+0.86\ln(H)$	99.28	Goussanou et al., 2016
<i>Zanthoxylum zanthoxyloides</i>	$\ln(B)=-3.38+2.48\ln(DBH)+0.58\ln(H)$	99.14	Goussanou et al., 2016

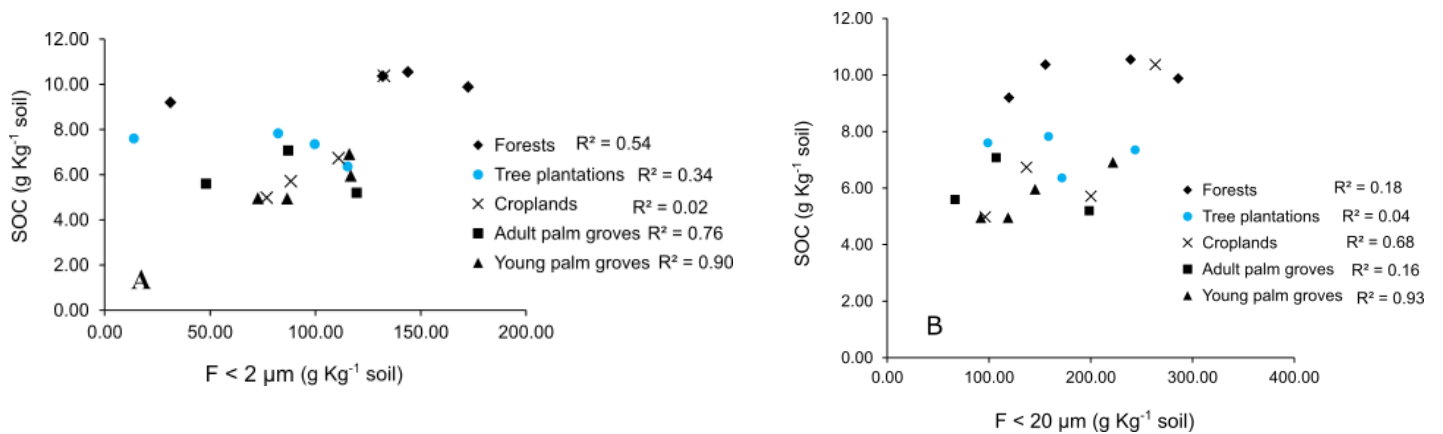
B= Tree stem biomass (kg); H =stem height (m); DBH = Diameter at breast height (cm)

Annex 2: Forest species data

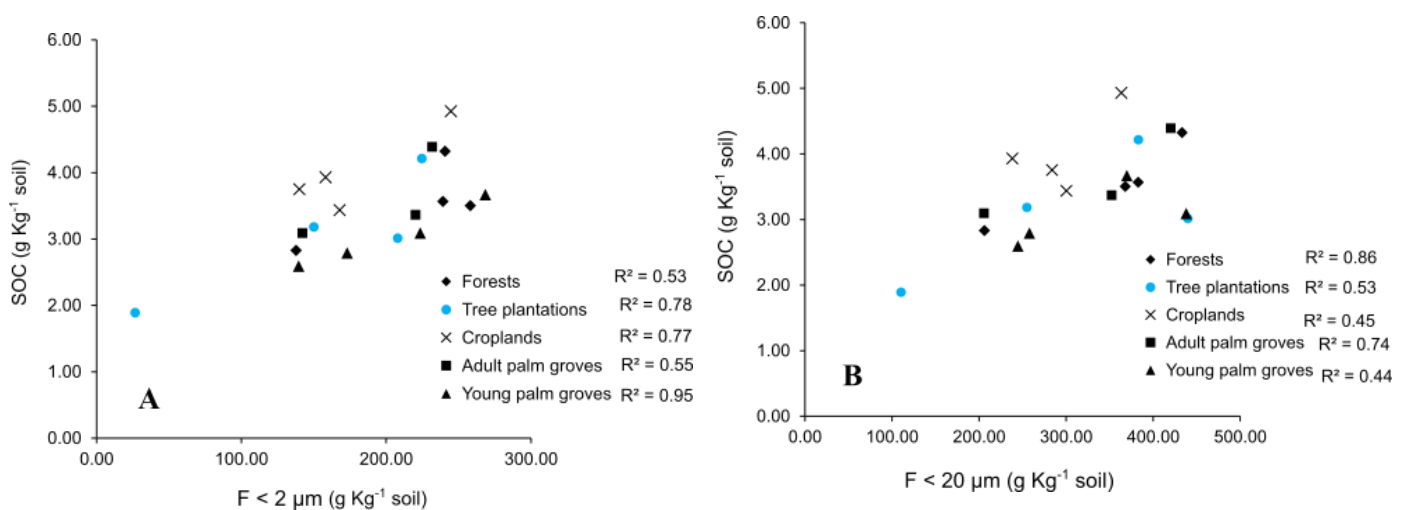
Species	FORESTS											
	Niaouli			Domè_Seko			Damè			Koundokpoé		
	N	DBH	H	N	DBH	H	N	DBH	H	N	DBH	H
<i>Albizia zygia</i>	7	50.26±27.10	20.41±5.39	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Antiaris toxicaria</i>	44	64.75±13.10	20.8±3.71	-	-	-	26	27.65±7.01	12.78±2.25	6	74.2±17.58	18.12±2.16
<i>Blighia sapida</i>	16	65.01±12.63	21.43±2.77	5	13.06±3.49	11.08±0.45	6	29.35±4.44	11.7±1.53	12	39.12±17.08	16.03±2.36
<i>Ceiba pentandra</i>	36	68.73±17.35	21.22±3.82	-	-	-	5	60.19±2.62	18.66±1.08	5	95.67±14.06	18.82±1.95
<i>Celtis brownii</i>	3	66.03±3.35	15.67±5.08	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cola millenii</i>	4	53.58±16.79	18.5±6.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Daniellia oliveri</i>	-	-	-	2	24.07±4.24	13.45±1.48	-	-	-	5	54.97±39.3	16.42±2.83
<i>Delonix regia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	33.72±7.26	14.81±0.92
<i>Dialium guineense</i>	4	36.21±12.76	18.42±3.77	-	-	-	-	-	-	5	58.79±11.04	17.78±1.62
<i>Erythrophleum suaveolens</i>	5	67.71±6.28	21.78±2.57	6	17.73±10.11	12.42±1.86	-	-	-	2	58.74±5.66	16.95±2.05
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i>	18	47.32±24.26	16.38±2.40	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leucaena leucocephala</i>	0	-	-	5	30.38±13.30	14.42±3.34	-	-	-	-	-	-
<i>Milicia excelsa</i>	2	57.91±1.72	25.55±0.21	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Newbouldia laevis</i>	12	39.2±22.62	16.54±50	4	20.7±17.20	12.25±4.27	6	20.22±7.17	11.1±1.97	-	-	-
<i>Prosopis africana</i>	8	66.2±10.73	20.96±3.12	-	-	-	2	25.96±1.58	16.95±0.64	-	-	-
<i>Senna siamea</i>	33	54.14±21.37	19.36±4.14	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tamarindus indica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	7.49±0.67	9.25±0.21
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	64	67.98±14.30	21.11±3.73	29	39.6±13.86	15.94±2.75	24	38.84±14.63	15.4±2.79	-	-	-
<i>Zanthoxylum zanthoxyloides</i>	-	-	-	-	-	-	17	24.45±7.16	11.4±2.22	-	-	-
Total	256			51			86			46		

N = number recorded; H =stem height (m); DBH = Diameter at breast height (cm; D130)

Annex 3: Relationships between SOC and mass of clayey (< 2 μm ; A) or fine (< 20 μm ; B) fractions in the 0-30 cm soil layer.



Annex 4: Relationships between SOC and mass of clayey (< 2 μm ; A) or fine (< 20 μm ; B) fractions in the 30-100 cm soil layer.

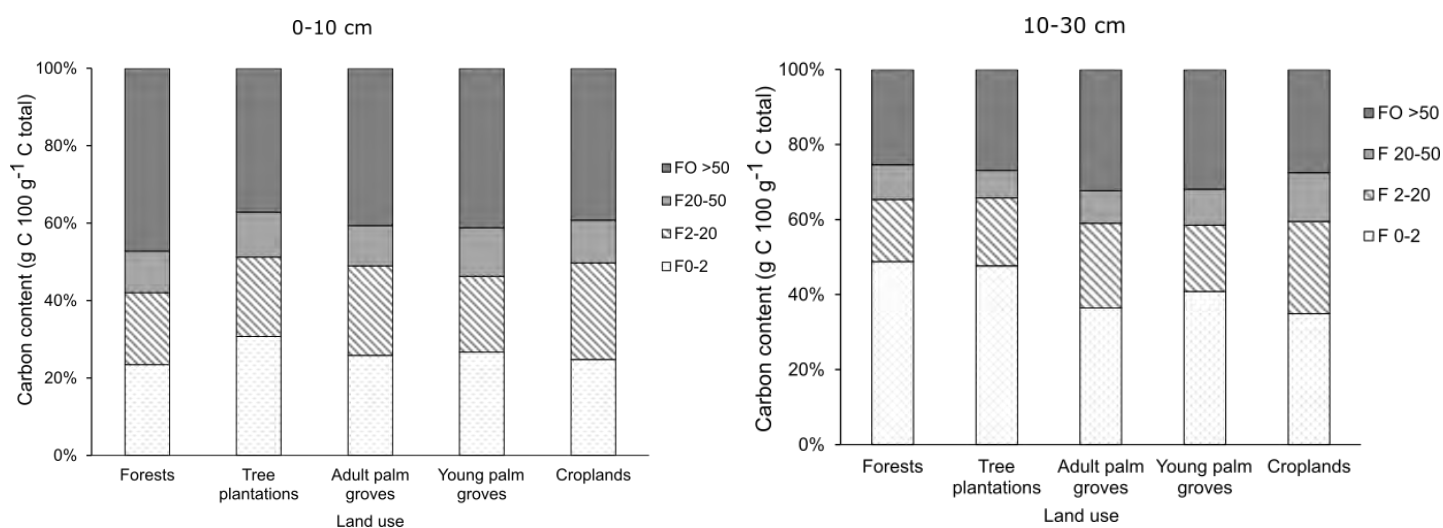


Annexe 5 : Tableau d'analyse de variance de la masse de thé restante après 90 jours d'incubation

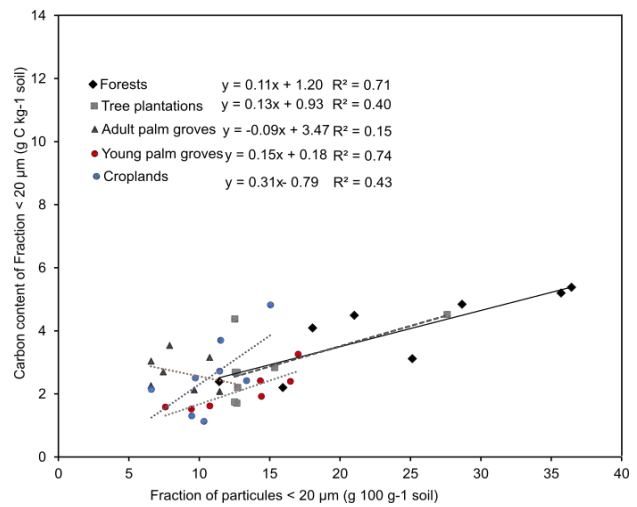
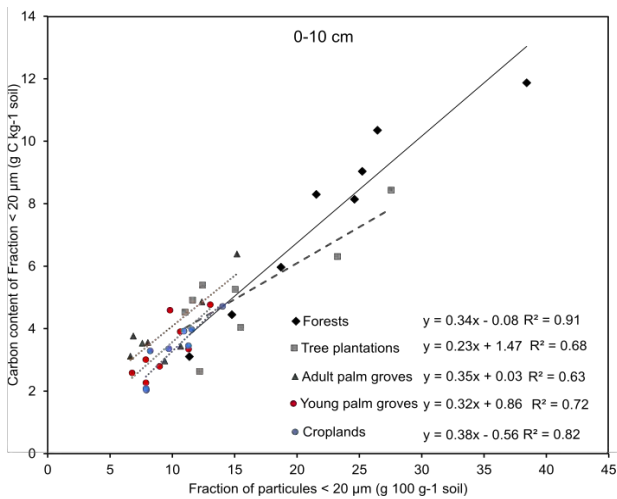
Source	Degré de liberté	Contribution à la variation de la masse de thé restante (%)	Carré Moyen ajusté	F	p
Mode d'occupation	4	2.98	294.9	5.24	0.001
Type de thé	1	77.69	30720.2	546.2	0.000
Répétition	11	4.68	168.1	2.99	0.002
Erreur	103	14.65	56.2		
Total	119	100			

Annexe 6 : Qualité du fraction granulométrie de la MOS

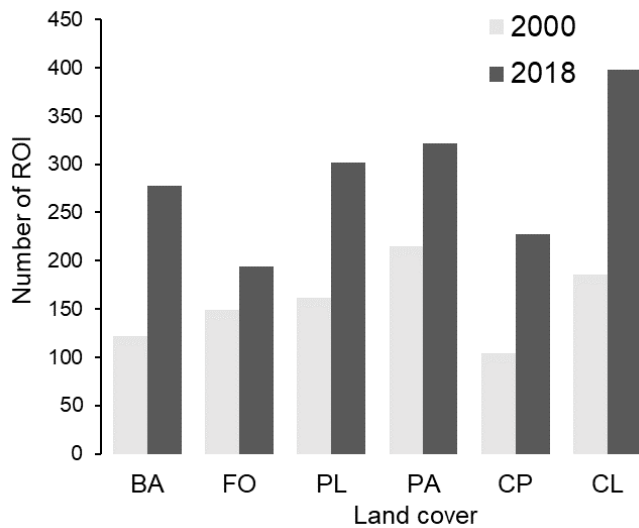
Land use	Bilan de masse (%)		Bilan carbone (%)	
	0-10 cm	10-30 cm	0-10 cm	10-30 cm
Forests	100±1.9	99±0.91	88±0.1	96±0.1
Tree plantations	100±0.6	100±0.5	88±0.1	100±0.1
Adult palm groves	100±0.4	99±0.7	87±0.1	100±0.2
Young palm groves	99±0.7	99±0.2	88±0.1	87±0.2
Croplands	99±0.4	99±0.8	94±0.1	83±0.1



Annexe 7 : Distribution de la teneur en SOC (g C 100 g⁻¹ C total) entre les fractions granulométriques du sol



Annexe 8 : Relation entre la teneur en fraction fine du sol et la teneur en SOC de cette fraction.



Annex 9: Total number of points of interest used on the Google Earth 2005 and 2017 images for the classification of the respective Landsat images of 2000 and 2018.

BA= Built-up area; FO= Forests; PL=Tree plantations; PA= Adult palm groves; CP= Crop-plantation associations; CL= Croplands.

Annex 10: Confusion matrix from the 2000 image classification

Classification	Ground truth							Total	Producer accuracy	User accuracy
	BA	CP	CL	FO	PA	PL	%		%	
BA	33	0	1	0	0	1	35	92	94	
CP	1	19	7	2	1	0	30	61	63	
CL	1	7	45	0	0	1	54	82	83	
FO	0	3	1	35	12	0	51	80	69	
PA	0	2	0	7	51	1	61	80	84	
PL	1	0	1	0	0	45	47	94	96	
Total	36	31	55	44	64	48	278			

Out-of-bag error (OOB) = 17.7 %; Overall accuracy = 82%; *Kappa* Index = 0.78

BA= Built-up area; CP= Crop-plantation associations; CL= Croplands; FO= Forests; PA= Adult palm groves; PL= Tree plantations

Annex 11: Confusion matrix from the 2018 image classification

Classification	Ground truth							Total	Producer accuracy	User accuracy
	BA	CP	CL	FO	PA	PL	%		%	
BA	79	0	3	0	0	1	83	95	95	
CP	0	68	2	1	2	0	73	97	93	
CL	2	1	105	0	1	12	121	88	87	
FO	0	1	0	49	13	3	66	84	74	
PA	0	0	5	7	78	3	93	81	84	
PL	2	0	4	1	2	71	80	79	89	
Total	83	70	119	58	96	90	516			

Out-of-bag error (OOB) = 13.8 %; Overall accuracy = 87%; *Kappa* Index = 0.84

BA= Built-up area; CP= Crop-plantation associations; CL= Croplands; FO= Forests; PA= Adult palm groves; PL= Tree plantations

Appendix 12: Transitions between the main land use between 2000 and 2018 in the study area

Land cover 2000-2018	BA	CP	CL	FO	PA	PL	Total (ha)	Area with change of occupation	
								Area (ha)	Area (%)
BA	2423 [§]	224	711	11	219	451	4039	1616	2
CP	2320	5600 [§]	17259	236	7425	3394	36234	30634	29
CL	6586	3588	26681 [§]	132	7185	4602	48774	22093	21
FO	76	855	1047	184 [§]	852	192	3206	3022	3
PA	667	435	3764	30	2957 [§]	296	8149	5192	5
PL	323	192	1241	19	468	3576 [§]	5819	2243	2
Total (ha)	12395	10894	50703	612	19106	12511	106221	64800	61

BA= Built-up area; CP= Crop-plantation associations; CL= Croplands; FO= Forests; PA= Adult palm groves; PL= Tree plantations; § represent the permanence of the land use type.