

Bio. Sol.

L'EFFET LITIERE (1)

I. - INFLUENCE *IN SITU* DES LITIÈRES FORESTIÈRES SUR QUELQUES CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES DES SOLS

D. BAUZON *, R. VAN DEN DRIESSCHE **, Y. DOMMERGUES *

RÉSUMÉ

On a comparé l'activité biologique des sols dans des parcelles contiguës sous conifères et sous feuillus situées dans l'Est de la France.

L'analyse multivariante de données respirométriques (coefficient de minéralisation du carbone, activité déshydrogénasique exprimée en fonction du carbone), de données enzymatiques (saccharase et amylase, toutes deux exprimées en fonction du carbone), du rapport C/N et du pH, effectuée sur la base d'une matrice des distances Δg de HIERNAUX (1965) et d'un regroupement en constellations a montré que (1) les litières de conifères inhibent l'activité microbienne du sol (2) l'intensité de cette inhibition varie suivant le type de sol (3) des interactions plus ou moins importantes se manifestent entre la nature des litières (conifères ou feuillus) et les caractéristiques physiques ou chimiques du sol, telles que le pH, l'humidité, la texture, la structure.

On a également rappelé le mode d'emploi des méthodes statistiques choisies.

SUMMARY

Soil biological activity has been compared in neighbouring conifer and hardwood stands located in the eastern part of France.

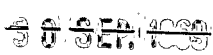
A statistical analysis of respirometric and enzymatic data (respiration activity, dehydrogenase activity, saccharase and amylase, all expressed per gram of soil carbon), C/N ratio and pH, by means of a distance matrix (Δg distances of HIERNAUX, 1965) and subsequent clustering has shown : (1) The conifer litter inhibits soil microbial activity. (2) This inhibition differs in intensity according to soil type. (3) More or less important interactions occur between the tree species and the chemical or physical characteristics, such as pH, humidity, texture, structure.

Details of the statistical techniques are included.

(1) Etude effectuée dans le cadre de la R.C.P. 40 (Recherche coopérative sur programme n° 40).

* Centre de Pédologie biologique, C.N.R.S., 54 - Vandœuvre-les-Nancy.

** Section de Pédologie, O.R.S.T.O.M., 93 - Bondy.



O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 13433 B

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird die biologische Aktivität des Bodens in angrenzenden Flächen unter Nadel- und Laubhölzern in Ostfrankreich verglichen.

Aus der Multivariatanalyse, nach der Methode von HIERNAUX (1965), von Atmungsmessungsangaben (Mineralisierungskoeffizient des Kohlenstoffes, Enzymaktivität in Abhängigkeit vom Kohlenstoff), vom Verhältnis C/N und vom pH, geht hervor: 1) dass die Nadelholzstreu die mikrobiologische Aktivität des Bodens hemmt; 2) dass die Stärke dieser Hemmung vom Bodentyp abhängt; 3) dass unterschiedliche Wechselwirkungen zwischen den Streutypen (Nadel- oder Laubhölzer) und den physikalischen oder chemischen Eigenschaften des Bodens (pH, Wassergehalt, Textur, Struktur) bestehen.

INTRODUCTION

Il est désormais classique de considérer que c'est au niveau de la rhizosphère que les interactions entre les plantes et les microorganismes telluriques se manifestent avec la plus grande intensité. Cette conception est parfaitement justifiée tant que l'on a affaire à des formations végétales ouvertes ou à des cultures de plantes sarclées; mais lorsqu'on examine des formations végétales pérennes fermées — notamment des formations forestières — il faut, en outre, tenir compte de l'influence exercée sur la microflore tellurique par les résidus végétaux de toutes sortes qui tombent à la surface du sol pour y constituer la litière. En d'autres termes, dans les formations pérennes fermées, la végétation contrôle l'activité microbienne du sol à la fois par effet rhizosphère et par effet litière. Alors que l'effet rhizosphère fait l'objet d'un nombre considérable de recherches, l'effet litière est encore très mal connu.

L'étude de l'effet litière *in situ* est généralement fondée sur la comparaison de la composition et de l'activité des micropopulations dans les horizons de surface de parcelles contiguës correspondant à un même substratum pédologique, mais placées sous des formations de composition botanique différente. Des résultats intéressants ont déjà été obtenus dans ce domaine par RUNOV et SOKOLOV (1958), MEYER (1960), WITKAMP et DODSON (1962), RAGUOTIS (1967), dont les travaux suggèrent que, comparativement aux feuillus, les conifères induisent dans le sol une réduction sensible de la densité bactérienne et un ralentissement de certaines activités microbiennes et enzymatiques.

Mais les différents résultats publiés jusqu'à présent ne sont pas toujours convaincants car, en général, ils ne sont pas assis sur une analyse statistique. Aussi avons-nous jugé indispensable de reprendre le problème en effectuant sur le terrain une nouvelle étude et en traitant l'ensemble des résultats obtenus par une méthode statistique.

Pour des raisons pratiques, notre travail a porté sur des sols forestiers de l'Est de la France, dont nous avons déterminé l'activité respiratoire (mesurée par le dégagement de CO_2 et par l'activité déshydrogénasique), les teneurs en saccharase et amylase, les densités de quelques groupes physiologiques de microorganismes non ou peu spécialisés (microflore totale, microflore ammonifiante, microflore dégradant le citrate de fer) ou plus spécialisés (microflore fixatrice d'azote anaérobie et microflore nitrifiante). Les formations végétales comparées ont été d'une part des forêts de conifères pures composées de *Picea abies*, *Pinus sylvestris* ou *Abies alba*, d'autre part des forêts d'espèces feuillues comportant essentiellement par ordre de fréquence décroissante : *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Quercus petraea* et *Quercus pedunculata*.

Les quatre stations étudiées sont toutes situées sur des sols qui, sous forêt de feuillus, sont caractérisées par un horizon de surface de type mull. Sous forêt de conifères, de tels sols présentent toujours un horizon de surface de type moder ou mor.

I. — STATIONS ÉTUDIÉES

Station A située au col du Haut-Jacques, département des Vosges :

- sol brun acide sur grès vosgien ;
- altitude : 600 m ;
- date de prélèvement : juin 1967 ;
- couverts forestiers comparés : forêt feuillue composée exclusivement de hêtre (*Fagus sylvatica*) et forêt de conifères composée exclusivement de sapin (*Abies alba*).

Station B située en forêt de Mondon, département de Meurthe-et-Moselle :

- sol lessivé à pseudogley sur alluvions ;
- altitude : 250 m ;
- date de prélèvement : juin 1967 ;
- couverts forestiers comparés : forêt mixte de feuillus composée de hêtre (*Fagus sylvatica*), chêne pédonculé (*Quercus pedunculata*), bouleau (*Betula alba*), tremble (*Populus tremula*), charme (*Carpinus betulus*) et forêt de conifères composée exclusivement de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*).

La contribution des différentes espèces ligneuses à la constitution de la litière est la suivante, les pourcentages étant exprimés en fonction de la matière sèche : hêtre : 35 % ; chêne pédonculé : 30 % ; bouleau : 15 % ; tremble : 10 % ; charme : 10 %.

Station C située en forêt de Bezanges, département de Meurthe-et-Moselle :

- sol lessivé podzolique sur grès rhétien ;
- altitude : 300 m ;
- date de prélèvement : juin 1967 ;
- couverts forestiers comparés : forêt mixte de feuillus composée de hêtre (*Fagus sylvatica*), chêne rouvre (*Quercus petraea*), charme (*Carpinus betulus*) et forêt de conifères composée exclusivement d'épicéa (*Picea abies*).

La contribution des différentes espèces ligneuses à la constitution de la litière est la suivante, les pourcentages étant exprimés en fonction de la matière sèche : hêtre : 60 % ; chêne rouvre : 25 % ; charme : 15 %.

Station D située en forêt de Haye, à l'arboretum de la Sivrite, département de Meurthe-et-Moselle :

- sol brun lessivé sur *terra fusca* ;
- altitude : 360 m ;
- dates des prélèvements : mars, mai et juillet 1967 ;
- couverts forestiers comparés : forêt mixte de feuillus composée de hêtre (*Fagus sylvatica*), chêne rouvre (*Quercus petraea*), charme (*Carpinus betulus*), bouleau (*Betula alba*) et forêt de conifères composée exclusivement d'épicéa (*Picea abies*).

La contribution des différentes espèces ligneuses à la constitution de la litière est la suivante, les pourcentages étant exprimés en fonction de la matière sèche : hêtre : 5 % ; chêne rouvre : 25 % ; charme : 40 % ; bouleau : 30 %.

La station D a été l'objet d'une étude pédologique détaillée publiée récemment (DOMMARGUES et DUCHAUFOR, 1966).

Rappelons que, dans les 4 stations étudiées ici, les horizons humifères de surface sous feuillus sont toujours du type mull ; quant aux horizons homologues sous conifères, ils sont de type mor dans les stations du Haut-Jacques (A) et de Mondon (B), et de type moder dans les stations de Bezanges (C) et de la Sivrite (D).

Les prélèvements de sol ont porté sur l'horizon de 5 à 8 cm d'épaisseur situé immédiatement au-dessous des horizons L (litière non décomposée) et F (litière en cours de fermentation) ; les échantillons correspondants sont donc complètement dépourvus de résidus organiques structurés.

Dans chaque station et sous chaque type de couvert, on a prélevé 4 échantillons composites (appelés unités d'échantillonnage). Les unités d'échantillonnage ont été analysées en triple exemplaire. Ce sont les moyennes des résultats analytiques correspondant à chaque groupe de 4 unités d'échantillonnage qui ont été utilisées

pour l'étude statistique. Dans le texte et les tableaux, chacun des groupes de 4 unités d'échantillonnage a été désigné par deux lettres et un chiffre rappelant la référence de la station (A, B, C, D), la nature du couvert (F pour les feuillus ; S, P, E pour le sapin, le pin sylvestre, l'épicéa) et le mois de prélèvement (3, 5, 6, 7 : mars, mai, juin, juillet).

II. — MÉTHODES DE DÉTERMINATION DES CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ; EXPRESSION DES RÉSULTATS

1. COEFFICIENT DE MINÉRALISATION DU CARBONE.

On évalue la quantité de CO₂ dégagée au cours d'une incubation de 7 jours par les échantillons de sol placés dans des conditions optimales ou suboptimales de température (28 °C), humidité (capacité au champ) et aération. La quantité de CO₂ dégagée reflète essentiellement la teneur du sol en substrats facilement minéralisables à 28 °C dans des conditions d'humidité correspondant à la capacité au champ. La teneur du sol en substrats carbonés est elle-même la résultante de deux processus agissant dans des directions opposées :

- apports de composés carbonés (ces apports étant essentiellement le fait de la végétation) ;
- pertes résultant de processus de biodégradation et de lessivage.

Le dégagement de CO₂ a été exprimé ici en fonction du carbone du sol sous la forme du coefficient de minéralisation du carbone (DOMMERMUES, 1960) :

$$\frac{(\text{C du CO}_2)}{\text{C total}} \times 100$$

Le coefficient de minéralisation du carbone est d'autant plus faible que la matière organique du sol résiste mieux à la minéralisation dans les conditions d'incubation adoptées.

2. ACTIVITÉ DÉSHYDROGÉNASIQUE EXPRIMÉE EN FONCTION DU CARBONE.

Parallèlement à la méthode classique de mesure de dégagement de CO₂ ou d'absorption d'oxygène, on utilise depuis une dizaine d'années une autre méthode d'appréciation de l'activité respiratoire du sol. C'est la méthode de mesure de l'activité déshydrogénasique fondée sur le principe suivant : on remplace l'accepteur normal d'hydrogène de la respiration que constitue l'oxygène dans les sols normalement aérés, par un accepteur d'hydrogène artificiel qui est ici le chlorure 2, 3, 5-triphényltétrazolium

(TTC). La quantité de TTC réduit sous forme de formazan (TPF) après une incubation de 24 h en anaérobiose (milieu saturé en eau) mesure l'activité déshydrogénasique du sol.

L'activité déshydrogénasique reflète essentiellement la teneur du sol en substrats facilement métabolisables à 37 °C dans des conditions d'humidité correspondant à la saturation. Bien que les conditions d'incubation adoptées pour la mesure de l'activité déshydrogénasique soient nettement différentes de celles où l'on place le sol pour la mesure du dégagement de CO₂, on observe souvent l'existence d'une corrélation positive entre ces deux caractéristiques biologiques ; mais ce n'est pas toujours le cas.

L'activité déshydrogénasique a été déterminée ici suivant la méthode de CASIDA *et al.* (1964), les résultats étant exprimés en $\mu\text{l H}$ transféré en 24 h et rapportés à 1 g de carbone du sol : activité déshydrogénasique exprimée en fonction du carbone.

3. SACCHARASE EXPRIMÉE EN FONCTION DU CARBONE.

La teneur en saccharase a été déterminée ici suivant la méthode de HOFMANN et SEEGERER (1951), les résultats étant exprimés en 10⁻⁹ M de sucres réducteurs formés en 1 minute et rapportés à 1 g de carbone du sol : saccharase exprimée en fonction du carbone.

4. AMYLASE EXPRIMÉE EN FONCTION DU CARBONE.

La teneur en amylase a été déterminée ici suivant la méthode de ROSS (1965), les résultats étant, comme dans le cas de la saccharase, exprimés en 10⁻⁹ M de sucres réducteurs formés en 1 minute et rapportés à 1 g de carbone du sol : amylase exprimée en fonction du carbone.

5. MÉTHODES DE NUMÉRATION DES GROUPES PHYSIOLOGIQUES DE MICROORGANISMES:

- numération de la microflore totale sur milieu à l'extrait de terre suivant POCHON et TARDIEUX (1962), lecture au 7^e jour, les densités étant exprimées en 10¹¹ unités par g de carbone du sol ;
- numération des bactéries ammonifiantes sur milieu liquide à l'asparagine suivant POCHON et TARDIEUX (1962), les densités étant exprimées en 10¹¹ unités par g de carbone du sol ;
- numération des bactéries dégradant le citrate de fer, suivant HARDER (DOMMERGUES et DUCHAUFOR, 1965), lecture au 7^e jour, les densités étant exprimées en 10⁸ unités par g de carbone du sol ;
- numération des *Clostridium* fixateurs d'azote sur milieu glucosé de POCHON et TARDIEUX (1962) enrichi en extrait de levure à la dose de 2 pour mille, lecture au 7^e jour, les densités étant exprimées en 10⁸ unités par g de carbone du sol ;

— numération des bactéries nitreuses suivant MEIKLEJOHN (1953 et 1965), lecture au 21^e jour, les densités étant exprimées en 10^2 unités par g de carbone du sol.

Toutes les numérations ont été faites en milieu liquide et les densités ont été calculées à l'aide de la table de McCRADY (POCHON et TARDIEUX, 1962).

6. pH, CARBONE ET AZOTE.

Le pH a été mesuré sur pâte de sol. La teneur en carbone a été déterminée par combustion sur Carmograph et la teneur en azote a été obtenue par la méthode de Kjeldahl ; les résultats sont exprimés en pourcentages.

7. REMARQUE CONCERNANT L'EXPRESSION DES RÉSULTATS EN FONCTION DU CARBONE DU SOL.

De nombreux biologistes expriment les résultats des tests de numération microbienne ou d'activité enzymatique non pas en fonction du poids de sol, mais en fonction du carbone du sol ou — ce qui revient au même — de la matière organique du sol (voir par exemple : LEMÉE *et al.*, 1958 ; LOSSAINT et RAPP, 1960 ; MINDERMAN et DANIELS, 1967). Cette façon de procéder, que nous avons définitivement adoptée à la suite d'une étude antérieure (BAUZON *et al.*, 1968), se justifie sur le plan théorique par le fait que la vie microbienne dans un sol est étroitement liée à la source énergétique que constitue la matière organique de ce sol : en effet, les micropopulations telluriques sont essentiellement composées de chimio-organotrophés. L'expression des variables biologiques en fonction du carbone facilite, en outre, les comparaisons entre les sols dont les teneurs en matière organique sont différentes, ce qui est précisément le cas ici.

III. — MÉTHODES D'ANALYSE STATISTIQUE

Les caractéristiques biologiques ou chimiques (désignées aussi dans ce texte sous le terme de variables) des horizons de surface prélevés sous feuillus ou sous conifères figurant au tableau I, ont été soumises à une analyse statistique ayant les trois objectifs suivants :

- regroupement en constellations (VAN DEN DRIESSCHE, 1965) des horizons de surface des sols prélevés sous les différents types de forêts à partir d'une matrice de distances Δg de HIERNAUX (1965) ;
- mesure, dans le cadre de chaque station, de la distance Δg entre l'horizon de surface sous feuillus et l'horizon correspondant sous conifères ;

— tests de corrélation des rangs r_s de SPEARMAN (1904) entre le pH et le rapport C/N ou les caractéristiques biologiques exprimées en fonction du carbone.

TABLEAU I

Caractéristiques biologiques (moyennes de 4 unités d'échantillonnage, 3 déterminations analytiques par unité) des stations A, B, C, D, sous feuillus (F), sous sapin (S), sous pin (P), sous épicéa (E), en mars (3), mai (5), juin (6), juillet (7) 1967. Les unités de mesure sont données dans le texte. Les étendues a_k utilisées pour le calcul des distances Δg figurent dans la dernière colonne.

Biological variates (means of 4 sampling units, 3 analytical determinations per unit) of sites A, B, C, D under hardwood stands (F) *Abies alba* (S), *Pinus sylvestris* (P), *Picea abies* (E) in March (3), May (5), June (6), July (7) 1967. The range a_k for each variate as used in Δg distance measurements is included in the last column.

	AF 6	AS 6	BF 6	BP 6	CF 6	CE 6	DF 3	DE 3	DF 5	DE 5	DF 7	DE 7	a_k
Carbone pour cent	6,5	26,3	6,1	19,5	5,3	9,4	2,7	3,1	2,5	2,9	2,4	2,7	
Azote pour cent	0,31	1,10	0,29	0,72	0,29	0,45	0,17	0,16	0,19	0,19	0,18	0,17	
C/N	21,2	23,8	21,1	27,0	18,0	20,7	15,4	18,4	12,9	15,4	12,8	15,5	15,0
pH	3,8	3,2	3,9	3,3	5,0	4,4	5,5	4,6	5,4	4,7	5,3	4,5	2,4
Dégagement de CO ₂	2,14	5,65	2,45	4,32	2,48	3,16	1,02	0,88	1,23	0,97	0,92	0,72	5
Activité déshydrogénasique	66	35	61	30	68	25	47	31	41	34	40	34	45
Saccharase	261	360	387	367	149	170	184	185	176	151	153	132	260
Amylase	26	68	33	59	33	41	19	22	22	20	19	17	53
Coefficient de minéralisation du carbone	0,91	0,58	1,12	0,58	1,31	0,94	1,05	0,79	1,32	0,91	1,04	0,73	0,75
Activité déshydrogénasique en fonction du carbone	1033	144	1013	146	1323	280	1797	1040	1624	1187	1661	1264	1700
Saccharase en fonction du carbone	4047	1347	6480	1813	2930	1789	6876	6089	6999	5217	6378	4935	5700
Amylase en fonction du carbone	404	263	560	305	639	445	731	726	860	682	790	647	600
Microflore totale en fonction du carbone ($\times 10^{11}$)	0,608	0,071	0,098	0,005	51,1	5,73	0,012	0,014	144	0,003	0,007	0,001	145
Microflore ammonifiante en fonction du carbone ($\times 10^{11}$)	0,234	0,001	0,141	0,001	6,13	1,06	0,260	0,015	144	0,003	0,010	0,001	145
Microflore dégradant le citrate de fer en fonction du carbone ($\times 10^6$)	5,52	0,072	1,68	0,086	434	106	0,620	0,900	1439	2,68	2,30	0,600	1450
<i>Clostridium</i> en fonction du carbone ($\times 10^6$)	0,003	0,002	0,770	0,023	0,300	0,318	0,003	0,002	5,1	0,003	0,002	0,005	5,2
Bactéries nitreuses en fonction du carbone ($\times 10^2$)	19	0	29,7	0	233	172	396	258	1292	290	8,4	5,8	1300

1. LES DISTANCES.

La mesure de distance Δg ne fait appel qu'aux données g_k de chacune des ν variables ($k = 1, 2, \dots, \nu$) et aux étendues arrondies a_k correspondantes. Entre

les m horizons il y a mesure de $\binom{m}{2}$ distances.

Entre l'horizon 1 et l'horizon 2

$$\Delta_g^{1,2} = \frac{10\,000}{\nu} \sum_{k=1}^{\nu} \left(\frac{g_k^1 - g_k^2}{a_k} \right)^2$$

Entre l'horizon 1 et l'horizon 3

$$\Delta_g^{1,3} = \frac{10\,000}{\nu} \sum_{k=1}^{\nu} \left(\frac{g_k^1 - g_k^3}{a_k} \right)^2$$

Exemple :

Entre l'avant-dernier et le dernier horizon de notre étude (cf. tableau I, sous DF 7 et DE 7), la distance $\Delta_g^{11,12}$ est obtenue comme suit, avec le premier ensemble de variables : rapport C/N, pH, coefficient de minéralisation du carbone, activité déshydrogénasique en fonction du carbone, saccharase en fonction du carbone et amylase en fonction du carbone.

$$\begin{aligned} \Delta_g^{11,12} &= \frac{10\,000}{6} \left(\frac{12,8 - 15,5}{15,0} \right)^2 + \left(\frac{5,3 - 4,5}{2,4} \right)^2 + \left(\frac{1,04 - 0,73}{0,75} \right)^2 \\ &+ \left(\frac{1\,661 - 1\,264}{1\,700} \right)^2 + \left(\frac{6\,378 - 4\,935}{5\,700} \right)^2 + \left(\frac{790 - 647}{600} \right)^2 = 816,31 \end{aligned}$$

Cette distance, divisée par 10 pour réduire l'encombrement, est introduite dans le tableau II, colonne DF 7. Cette présentation des distances dans l'ordre croissant à partir de chaque horizon est très souvent préférée à la présentation matricielle, car elle se prête mieux aux regroupements des horizons en constellations.

2. LES CONSTELLATIONS.

Aux deux horizons les plus proches (distance minimale), on adjoint l'horizon pour lequel l'accroissement de distance (distance du troisième horizon au premier plus celle du troisième au deuxième) est le plus faible. Les trois horizons constituent l'ébauche d'une constellation si la distance moyenne intra-constellation reste inférieure à toute distance mesurée entre l'un des trois horizons et l'un des $m - 3$ autres horizons, c'est-à-dire à toute distance intra-extra-constellation. Dans l'affirmative, on calcule les accroissements pour chacun des $m - 3$ horizons ; le plus faible accroissement (somme de trois distances) désigne l'horizon qui peut entrer dans la constellation, toujours sous la condition :

$$\bar{\Delta}_g \text{ intra-constellation} < \Delta_g \text{ intra-extra-constellation.}$$

TABLEAU II

Distances (divisées par 10) mesurées avec le premier ensemble de variables : rapport C/N, pH, coefficient de minéralisation du carbone ; activité déshydrogénasique, saccharase et amylase exprimées en fonction du carbone.

Distances (divided by 10) as measured with the first set of variables : C/N ratio, pH, carbon mineralisation index (respiration activity expressed per gram of soil carbon), dehydrogenase activity, saccharase and amylase, all expressed per gram of soil carbon.

de AF6 à	de AS6 à	de BF6 à	de BP6 à "	de CF6 à	de CE6 à	de DF3 à	de DE3 à	de DF5 à	de DE5 à	de DF7 à	de DE7 à
BF6 55	BP6 10	AF6 55	AS6 10	DE5 84	AF6 71	DF7 10	DE5 17	DF7 28	DE7 12	DF3 10	DE5 12
CE6 71	CE6 105	DE3 65	CE6 113	DF7 122	AS6 105	DF5 36	DE7 20	DF3 36	DE3 17	DF5 28	DE3 20
DE7 82	AF6 140	DE5 72	AF6 140	BF6 126	BP6 113	DE5 61	BF6 65	DE5 111	DF7 46	DE5 46	DF7 82
DE5 93	DE7 313	DE7 98	BF6 308	DF3 129	CF6 143	DE3 86	DF7 80	CF6 137	DF3 61	DE3 80	AF6 82
DE3 98	BF6 326	CF6 126	DE7 323	DE7 132	DE5 157	DE7 98	DF3 86	DE3 156	BF6 72	DE7 82	BF6 98
CF6 133	DE3 352	DF3 149	DE3 339	AF6 133	DE7 159	CF6 129	AF6 98	DE7 182	CF6 84	CF6 122	DF3 98
AS6 140	DE5 370	DF7 158	DE5 376	DF5 137	BF6 167	BF6 149	CF6 144	BF6 191	AF6 93	BF6 158	CF6 132
BP6 140	CF6 435	CE6 167	CF6 439	CE6 143	DE3 176	AF6 239	DF5 156	AF6 336	DF5 111	AF6 242	CE6 159
DF3 239	DF7 671	DF5 191	DF7 676	DE3 144	DF7 346	CE6 363	CE6 176	CE6 440	CE6 157	CE6 346	DF5 182
DF7 242	DF3 687	BP6 308	DF3 678	AS6 435	DF3 363	BP6 678	BP6 339	BP6 844	AS6 370	AS6 671	AS6 313
DF5 336	DF5 846	AS6 326	DF5 844	BP6 439	DF5 440	AS6 687	AS6 352	AS6 846	BP6 376	BP6 676	BP6 323

La première constellation est ainsi agrandie jusqu'au moment où la condition n'est plus remplie.

Parmi les autres distances qui ne relient pas les horizons de la première constellation, la plus faible constitue l'ébauche de la deuxième constellation si sa distance moyenne intra-constellation est inférieure à la nouvelle distance moyenne interconstellations. Si tel est bien le cas, on ajoute à la deuxième constellation l'horizon au plus faible accroissement de distance, cette fois aux deux conditions :

$$\bar{\Delta}g \text{ intra-constellation} < \bar{\Delta}g \text{ interconstellations}$$

$$\bar{\Delta}g \text{ intra-constellation} < \Delta g \text{ intra-extra-constellation.}$$

L'adjonction d'horizons est interrompue dès que l'une des conditions n'est plus remplie.

Pour les constellations suivantes, c'est le Δg minimal entre les horizons non encore réunis en constellations qui sert de point de départ et les deux conditions susmentionnées restent d'application jusqu'à épuisement de tous les horizons. Les distances moyennes interconstellations sont calculées, par conséquent, lors de chaque tentative d'adjonction de nouveaux horizons.

Les distances moyennes intra- et interconstellations sont présentées sous forme matricielle, comme dans les tableaux III, IV et VII.

TABLEAU III

Constellations et distances moyennes intra- et interconstellations (divisées par 10) obtenues avec le premier ensemble de variables : rapport C/N, pH, coefficient de minéralisation du carbone ; activité déshydrogénasique, saccharase et amylase exprimées en fonction du carbone.

Clusters, intra- and interclusters mean distances (divided by 10) with the first set of variates : C/N ratio, pH, carbon mineralisation index (respiration activity expressed per gram of soil carbon), dehydrogenase activity, saccharase and amylase, all expressed per gram of soil carbon.

		AS6 BP6	DF3 DF5 DF7	AF6 BF6 DE3 DE5 DE7	CF6	CE6
A sapin juin	AS6	10	733	299	437	109
B pin juin	BP6					
D feuillus mars	DF3	733	255	148	129	383
D feuillus mai	DF5					
D feuillus juillet	DF7					
A feuillus juin	AF6	299	148	61	124	146
B feuillus juin	BF6					
D épicéa mars	DE3					
D épicéa mai	DE5					
D épicéa juillet	DE7					
C feuillus juin	CF6	437	129	124	0	143
C épicéa juin	CE6	109	383	146	143	0

3. LES CORRÉLATIONS.

Le test de la corrélation est un test d'interdépendance entre deux variables. Lorsque les fonctions de répartition des variables ne sont pas connues, on fait le test de la corrélation des rangs. Entre v variables il y a $\binom{v}{2}$ tests de corrélation à faire. Sont illusoire les corrélations entre les différentes variables exprimées en fonction du carbone. Peuvent être faits, par contre, les tests entre le pH et le rapport C/N, entre le pH et le coefficient de minéralisation du carbone, entre le pH et chacune des autres variables exprimées en fonction du carbone.

TABLEAU IV

Constellations et distances moyennes intra- et interconstellations (divisées par 10) obtenues avec le deuxième ensemble de variables : coefficient de minéralisation du carbone, activité déshydrogénasique exprimée en fonction du carbone, saccharase et amylase exprimées en fonction du carbone.

Clusters, intra- and interclusters mean distances (divided by 10) with the second set of variates : carbon mineralisation index (respiration activity expressed per gram of soil carbon), dehydrogenase activity, saccharase and amylase, all expressed per gram of soil carbon.

	AS6 BP6 CE6	DF3 DF5 DF7	AF6 BF6 CF6 DE3 DE5 DE7
A sapin juin AS6	53	653	299
B pin juin BP6			
C épicéa juin CE6			
D feuillus mars DF3	653	31	136
D feuillus mai DF5			
D feuillus juillet DF7			
A feuillus juin AF6	299	136	90
B feuillus juin BF6			
C feuillus juin CF6			
D épicéa mars DE3			
D épicéa mai DE5			
D épicéa juillet DE7			

Plusieurs étapes marquent le test de la corrélation des rangs entre deux variables i et j d'effectif commun m :

Etape 1. — Les données de i et j prises avec leurs décimales sont remplacées, séparément, par les rangs 1 à m . Le rang 1 est attribué à la donnée i la plus faible, le rang 2 à la donnée immédiatement supérieure, etc., jusqu'au rang m qui va à la donnée i maximale. Des rangs sont ensuite attribués aux données j de la même façon. Les données ex-aequo d'une même variable reçoivent comme rang la moyenne des rangs.

Etape 2. — Le calcul de I et J fait intervenir les symboles suivants :

e_i nombre de lots d'ex aequo de la variable i

e_j nombre de lots d'ex aequo de la variable j

t_{qi} nombre de données identiques dans le lot q des ex aequo de i

t_{qj} nombre de données identiques dans le lot q des ex aequo de j

$$I = \frac{m^3 - m}{12} - \sum_{q=1}^{e_j} \frac{t_{qi}^3 - t_{qi}}{12}$$

$$J = \frac{m^3 - m}{12} - \sum_{q=1}^{e_j} \frac{t_{qj}^3 - t_{qj}}{12}$$

Le coefficient de corrélation r_s fait, en plus, appel aux différences en valeur absolue d entre rangs homologues des variables i et j

$$r_s = \frac{I + J - \sum_{i=1}^m d^2}{2\sqrt{IJ}}$$

En l'absence d'ex-aequo, tant dans les données i que dans les données j , le calcul du coefficient de corrélation ne fait plus intervenir les corrections I et J

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum_{i=1}^m d^2}{m^3 - m}$$

Etape 3. — Pour le test de la corrélation, au risque 5 % par exemple, on compare r_s à la valeur critique tabulée en regard de l'effectif :

6 0,886	11 0,623	16 0,507	21 0,438	26 0,392
7 0,786	12 0,591	17 0,490	22 0,428	27 0,385
8 0,738	13 0,566	18 0,476	23 0,418	28 0,377
9 0,683	14 0,545	19 0,462	24 0,409	29 0,370
10 0,648	15 0,525	20 0,450	25 0,400	30 0,364

La corrélation est significative quand r_s dépasse, en valeur absolue, la valeur critique.

Il nous semble inutile de présenter les coefficients calculés. Un tableau ne renfermant que les résultats du test nous paraît suffisant : N y tient la place d'un coefficient significatif et négatif ; P celle d'une coefficient significatif et positif ; A marque l'absence de corrélation décelée par la non-signification du test.

Exemple :

Entre les deux variables pH et saccharase en fonction du carbone, représentées par les données extraites du tableau I :

3,8	3,2	3,9	3,3	5,0	4,4	5,5	4,6	5,4	4,7	5,3	4,5
4047	1347	6480	1813	2930	1789	6876	6089	6999	5217	6378	4935

que nous remplaçons par les rangs :

3	1	4	2	9	5	12	7	11	8	10	6
5	1	10	3	4	2	11	8	12	7	9	6

et leurs différences d en valeur absolue :

2	0	6	1	5	3	1	1	1	1	1	0
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

le coefficient de corrélation :

$$r_s = 1 - \frac{6 \times (2^2 + \dots + 1^2)}{12^3 - 12} = 0,720$$

Pour un effectif de 12 horizons, la valeur critique est 0,591 ; la corrélation est donc significative et positive. Nous introduisons la lettre P dans le tableau VI.

IV. — RÉSULTATS

Divers essais nous ont montré que les densités microbiennes présentent des variations dans le temps d'une amplitude et d'une irrégularité si grande qu'il a été impossible d'utiliser ces données pour atteindre les objectifs définis au paragraphe précédent.

Nous avons donc fondé cette étude uniquement sur des variables respirométriques ou enzymatiques exprimées en fonction du carbone accompagnées ou non des variables C/N et pH. D'autre part, il est apparu indispensable de faire appel simultanément au maximum de variables disponibles, contrairement à ce que certains auteurs ont parfois admis. Les deux ensembles de variables retenus ont été les suivants :

- premier ensemble de variables : C/N, pH, coefficient de minéralisation du carbone, activité déshydrogénasique exprimée en fonction du carbone, saccharase exprimée en fonction du carbone, amylase exprimée en fonction du carbone ;
- deuxième ensemble de variables : les mêmes que dans le premier ensemble à l'exception du rapport C/N et du pH.

1. REGROUPEMENT DES HORIZONS DE SURFACE EN CONSTELLATIONS.

Le regroupement fondé sur le premier ensemble de variables (tableau III) met en évidence trois constellations :

- constellation des horizons de surface sous conifères en A et B ;
- constellations des horizons de surface sous feuillus en D ;
- constellations des horizons de surface sous conifères en D, comprenant en outre les horizons de surface sous feuillus en A et B.

Restent en dehors du regroupement les horizons de surface sous feuillus en C et sous conifères en C.

Le deuxième regroupement fondé sur le deuxième ensemble de variables (tableau IV) est sensiblement le même ; le système de constellations obtenu diffère seulement du précédent par le fait :

- qu'à la première constellation s'adjoint l'horizon de surface sous conifères en C ;
- qu'à la troisième constellation s'adjoint l'horizon de surface sous feuillus en C.

L'examen des tableaux III et IV révèle, d'autre part, qu'il n'y a jamais regroupement dans une même constellation d'horizons de surface correspondant à deux couverts différents dans une même station. Il en résulte que, dans le cadre de chacune des stations A, B, C, D considérées, la végétation exerce par sa litière un effet significatif sur l'ensemble des variables respirométriques, enzymatiques et éventuellement non biologiques (C/N, pH).

2. DISTANCES ENTRE LES HORIZONS DE SURFACE SOUS FEUILLUS ET LES HORIZONS CORRESPONDANTS SOUS CONIFÈRES DANS CHACUNE DES 4 STATIONS.

Ces distances figurent au tableau V.

3. CORRÉLATIONS DES RANGS ENTRE LE pH, LE RAPPORT C/N ET LES VARIABLES RESPIROMÉTRIQUES ET ENZYMATIQUES EXPRIMÉES EN FONCTION DU CARBONE.

L'examen du tableau VI montre l'existence d'une corrélation négative entre le pH et le rapport C/N et d'une corrélation positive entre le pH et l'activité biologique du sol mesurée par les méthodes respirométriques ou enzymatiques.

TABLEAU V

Distances (divisées par 10) entre les horizons de surface sous feuillus et les horizons correspondants sous conifères dans chacune des 4 stations (calculs effectués à partir des deux ensembles de variables).

Distances (divided by 10) between surface horizons under hardwood and the same horizons under conifers, in each of 4 locations A, B, C, D, for both sets of variates.

	Stat. A	Stat. B	Stat. C	Station D		
	de AF6 à AS6	de BF6 à BP6	de CF6 à CE6	de DF3 à DE3	de DF5 à DE5	de DF7 à DE7
<i>Premier ensemble de variables</i>						
C/N	140	308	143	86	111	82
pH						
Coefficient de minéralisation du carbone						
Activité déshydrogénasique en fonction du carbone						
Saccharase en fonction du carbone						
Amylase en fonction du carbone						
<i>Deuxième ensemble de variables</i>						
Coefficient de minéralisation du carbone	187	407	191	84	138	87
Activité déshydrogénasique en fonction du carbone						
Saccharase en fonction du carbone						
Amylase en fonction du carbone						

TABLEAU VI

Résultat du test de corrélation des rangs de Spearman : corrélation positive (P) ; corrélation négative (N) ; absence de corrélation (A).

Test of the Spearman's rank correlation coefficient : P for positive correlation ; N for negative correlation ; A for non-significant correlation (.05 level of significance).

	C/N	Coefficient de minéralisation du carbone	Activité déshydrogénasique en fonction du carbone	Saccharase en fonction du carbone	Amylase en fonction du carbone
pH	N	P	P	P	P

V. — DISCUSSION

1. VARIATIONS SAISONNIÈRES DES CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ÉTUDIÉES.

Les prélèvements à la Sivrite ont débuté le 21 mars et se sont terminés le 4 juillet 1967 ; ils se sont donc échelonnés sur trois mois et demi. Dans ces conditions, la question se posait de savoir si les caractéristiques biologiques étudiées présentaient des variations saisonnières perturbatrices. Il faut distinguer deux cas :

a. Caractéristiques respirométriques et enzymatiques.

Des observations préliminaires nous ont montré que les variations saisonnières de ces caractéristiques sont de faible amplitude comparativement aux variations liées à l'hétérogénéité du sol. Les résultats obtenus ici (tableau IV) confirment ces observations préliminaires : les horizons de surface des sols de la station D sous feuillus pour lesquels on a fait des prélèvements à 3 époques différentes (21 mars, 24 mai, 4 juillet) se regroupent tous dans une seule constellation ; quelle que soit la date de prélèvement, les sols de la station D sous conifères se regroupent également dans une seule constellation (différente, bien entendu, de la constellation des stations D sous feuillus).

La constance relative des caractéristiques respirométriques peut surprendre au premier abord : en fait, il n'en est rien, si l'on se souvient que les méthodes respirométriques utilisées ici reflètent non pas l'activité respiratoire *in situ* (qui est

effectivement très sensible aux facteurs climatiques, température notamment), mais la teneur du sol en substrats métabolisables, teneur qui, comme la teneur en enzymes, présente des variations dont l'amplitude est très amortie.

b. Densités microbiennes.

Les densités microbiennes présentent des variations d'une amplitude considérable ; ainsi sous feuillus la densité de la microflore ammonifiante exprimée en fonction du carbone passe de $0,260 \times 10^{11}$ au mois de mars à 144×10^{11} en mai, pour retomber à $0,010 \times 10^{11}$ en juillet. On a déjà souligné que ces variations sont telles que tous les essais de regroupements fondés sur l'utilisation de ces caractéristiques biologiques ont été vains.

2. VARIATION DE L'INTENSITÉ DE L'EFFET-LITIÈRE EN FONCTION DES STATIONS ; NOTION D'INERTIE BIOLOGIQUE DES SOLS.

Le tableau V montre clairement que les distances entre les horizons de surface sous feuillus et les horizons de surface sous conifères sont élevées ou très élevées dans les stations A, B, C et s'abaissent nettement dans la station D. En d'autres termes, l'intensité de l'effet litière varie suivant la station considérée.

Pour expliquer les variations de l'intensité de l'effet litière, on peut faire appel aux hypothèses suivantes :

- certaines espèces (*Pinus sylvestris*, station B) exerceraient par leur litière un pouvoir inhibiteur plus énergique que d'autres ;
- certains facteurs de l'environnement pourraient interférer avec l'effet litière, par exemple : facteurs climatiques, pH, teneur et nature des argiles du sol.

Si l'on compare les distances entre feuillus et *Picea abies* (tableau V) dans les stations C et D situées à la même altitude, sous un climat identique, portant des végétations du même type et différant seulement par la nature du sol, on constate que, dans la station C, les distances sont plus élevées (143, 191) que dans la station D (86, 111, 82, 84, 138, 87). En d'autres termes, l'effet litière de *Picea abies* est plus marqué en C qu'en D, cette dernière station étant moins sensible à l'effet litière. L'un de nous (DOMMERGUES, 1954) avait déjà pressenti l'intérêt de l'étude de l'inertie biologique du sol, mais n'avait pu matérialiser cette notion comme cela a effectivement été réalisé ici grâce à l'emploi d'un outil statistique approprié.

On peut émettre l'hypothèse — qu'il conviendra de vérifier ultérieurement — que les sols riches en colloïdes argileux et en réserves minérales sont caractérisés par une grande inertie biologique et, en particulier, sont peu sensibles aux variations de la composition botanique du couvert végétal. Au contraire, les sols à texture légère — tels que les sols dunaires — seraient caractérisés par une faible inertie biologique.

TABLEAU VII

Regroupement des seules stations A, B, C faisant appel à l'ensemble de variables déjà mentionné dans le tableau IV.

Clusters of locations A, B, C only, as obtained with the set of variates mentioned in table IV.

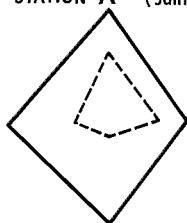
		AS6 BP6 CE6	AF6 BF6 CF6
A sapin juin	AS6	73	445
B pin juin	BP6		
C épicéa juin	CE6		
A feuillus juin	AF6	445	156
B feuillus juin	BF6		
C feuillus juin	CF6		

Il nous a paru intéressant de reprendre le regroupement des horizons de surface en constellations en utilisant non plus l'ensemble des stations A, B, C, D, mais uniquement les stations sensibles à l'effet litière (A, B, C). Le tableau VII, établi sur la base du deuxième ensemble de variables, met en évidence une répartition des horizons de surface en deux constellations seulement : celle des horizons sous feuillus d'une part, celle des horizons sous conifères d'autre part. L'obtention de cet excellent regroupement est certainement dû à l'élimination des horizons de la station D, qui réagissent faiblement ou irrégulièrement à l'effet litière.

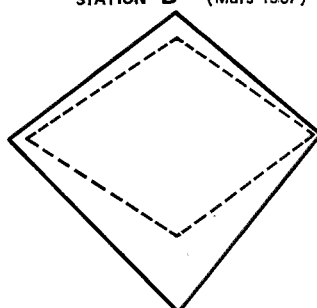
3. COMPARAISON DE L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE DES SOLS SOUS FEUILLUS ET SOUS CONIFÈRES.

Quelle que soit la station considérée, les caractéristiques biologiques exprimées en fonction du carbone présentent toujours des valeurs plus faibles dans le sol sous conifères que dans le sol sous feuillus (tableau I). La figure 1 schématise

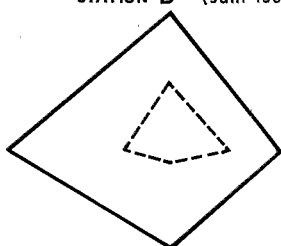
STATION A (Juin 1967)



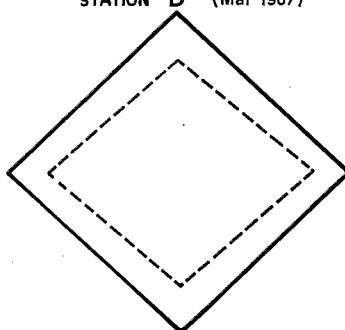
STATION D (Mars 1967)



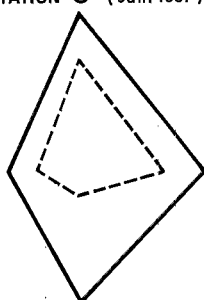
STATION B (Juin 1967)



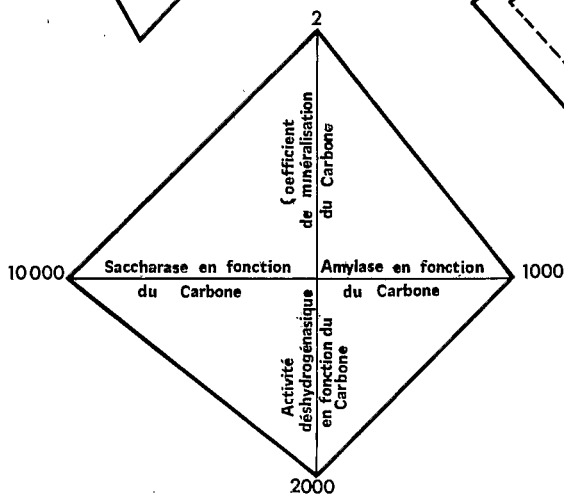
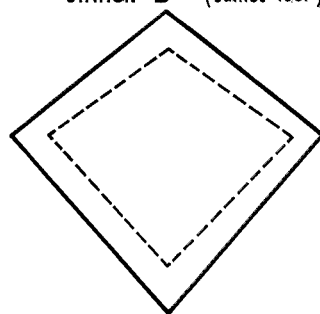
STATION D (Mai 1967)



STATION C (Juin 1967)



STATION D (Juillet 1967)



clairement cette situation : les quadrilatères d'activité biologique des sols sous feuillus enveloppent toujours les quadrilatères homologues des sols sous conifères.

La diminution d'activité respiratoire exprimée en fonction du carbone est due à une diminution de la teneur du sol en substrats facilement métabolisables.

La diminution des teneurs en saccharase et amylase exprimées en fonction du carbone peut être attribuée à l'une et/ou à l'autre des causes suivantes :

- ralentissement des synthèses microbiennes d'amylase et de saccharase à la suite d'une inhibition des microorganismes par des substances toxiques libérées par les litières ou de la stabilisation (par complexation par exemple) de certaines fractions carbonées sous des formes non métabolisables ;
- inhibition de l'activité de l'amylase et de la saccharase, quelle que soit l'origine de ces enzymes (végétale ou microbienne), par des composés d'origine végétale ou microbienne.

L'existence d'une corrélation positive entre le pH et les tests d'activité respiratoire et enzymatique vient à l'appui de la thèse suivant laquelle l'acidité favorise l'effet inhibiteur. Cette observation faite à partir de prélèvements effectués *in situ* et portant essentiellement sur des chaînons de dégradation des carbohydrates, doit être rapprochée de l'étude expérimentale de DAVIES *et al.* (1964), d'où il résulte que la protection des protéines par les polyphénols est d'autant plus efficace que le milieu est acide ; cette observation peut aussi être rapprochée des résultats de l'expérience de BENOIT *et al.* (1968) montrant que l'inhibition, par les tannins, de la décomposition de la gélatine est plus marquée au pH 4,0 qu'au pH 7,0.

On a vu plus haut que les variables de densités microbiennes sont pratiquement inutilisables en raison de leur étendue excessive ; on notera toutefois que la comparaison des densités microbiennes sous feuillus et sous conifères (tableau I) suggère la possibilité d'une limitation des densités microbiennes sous l'effet des litières de conifères.

FIG. 1. — Comparaison entre l'activité biologique du sol sous feuillus et sous conifères. Les caractéristiques biologiques étudiées ont été portées sur des axes orthogonaux conformément aux indications figurant sur la légende. Les quadrilatères obtenus en joignant les points caractéristiques portés sur ces axes ont été dessinés en traits pleins dans le cas du sol sous feuillus et en traits interrompus dans le cas du sol sous conifères. Pour chacune des stations, le quadrilatère correspondant au premier type de végétation enveloppe toujours le quadrilatère correspondant au deuxième type.

Soil biological activity under hardwood versus conifers. Data are plotted on rectangular coordinates representing the four variates, using the same units as in scale underneath. Continuous lines are used for data under hardwood, interrupted lines for conifers. Greater biological activity under hardwood is thus clearly expressed for each location.

CONCLUSIONS

1. EFFET INHIBITEUR DES LITIÈRES DE CONIFÈRES.

De l'étude statistique que nous avons effectuée sur des sols qui, sous forêt de feuillus, donnent naissance à des horizons de surface de type mull, il ressort que la substitution de la forêt de conifères à la forêt de feuillus entraîne un ralentissement souvent important de l'activité biologique. Pour expliquer ce phénomène, on peut faire appel à diverses hypothèses dont les suivantes :

- complexation des protéines ou d'autres composés constituant les résidus végétaux par certains composés organiques tels que lignine, composés phénoliques, composés humiques ;
- toxicité de l'environnement vis-à-vis des microorganismes ou inhibition de certains complexes enzymatiques telluriques. C'est cette deuxième hypothèse que nous testons actuellement par une étude expérimentale dont nous rendrons compte prochainement (BECK *et al.*, 1969).

2. INFLUENCE DE FACTEURS ÉDAPHIQUES DIVERS SUR L'INTENSITÉ DE L'EFFET INHIBITEUR DES LITIÈRES DE CONIFÈRES.

L'inhibition de l'activité biologique par la litière de conifères ne présente pas la même intensité suivant les sols considérés. Cette constatation attire l'attention sur l'existence d'interactions beaucoup plus importantes qu'on ne le supposait jusqu'à présent entre la nature des litières (conifères ou feuillus) et les caractéristiques physiques ou chimiques du sol, telles que le pH, l'humidité, la texture, la structure. Des recherches expérimentales ont été entreprises par ailleurs pour élucider le rôle de ces facteurs édaphiques.

REMERCIEMENTS

Notre gratitude va au Centre (C.I.R.C.E.) de calcul du C.N.R.S. pour l'accès à son ordinateur CDC 3600.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUZON D., VAN DEN DRIESSCHE R., DOMMERGUES Y., 1968. — Caractérisation respirométrique et enzymatique des horizons de surface des sols forestiers. *Sc. Sol*, **2**, 55-78.
- BECK G., DOMMERGUES Y., VAN DEN DRIESSCHE R., 1969. — L'effet litière. II. Etude expérimentale du pouvoir inhibiteur des composés hydrosolubles des feuilles et des litières forestières vis-à-vis de la microflore tellurique. *Œcol. Plânt.* (sous presse).
- BENOIT R.E., STARKEY R.L., BASARABA J., 1968. — Effect of purified plant tannin on decomposition of some organic compounds and plant materials. *Soil Sci.*, **105** (3), 153-158.
- CASIDA L.E., KLEIN D.A., SANTORO T., 1964. — Soil dehydrogenase activity. *Soil Sci.*, **98** (6), 371-376.
- DAVIES R.I., COULSON C.B., LEWIS A.D., 1964. — Polyphenols in plant, humus, and soil. *J. Soil Sci.*, **15** (2), 299-309.
- DOMMERGUES Y., 1954. — Aperçu sur l'application des méthodes biologiques à l'étude des sols africains. *Bois et Forêts des Tropiques*, **38**, 13-21.
- DOMMERGUES Y., 1960. — La notion de coefficient de minéralisation du carbone dans les sols. *Agron. trop.*, **15** (1), 54-60.
- DOMMERGUES Y., DUCHAUFOR Ph., 1965. — Etude comparative de la dégradation biologique des complexes organo-ferriques dans quelques types de sols. *Sc. Sol*, **1**, 43-59.
- DOMMERGUES Y., DUCHAUFOR Ph., 1966. — Caractérisations pédologiques et microbiologiques des stations lorraines, R.C.P. 40. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **3** (4), 533-547.
- HIERNAUX J., 1965. — Une nouvelle mesure de distance anthropologique entre populations utilisant simultanément des fréquences géniques, des pourcentages de traits descriptifs et des moyennes métriques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **260**, 1748-1750.
- HOFMANN E., SEEGERER A., 1951. — Ueber das Enzymsystem unserer Kultur-böden (Saccharase). *Biochem. Z.*, **322**, 174-179.
- LEMÉE G., LOSSAINT P., METTAUER H., WEISSBECKER R., 1958. — Recherches préliminaires sur les caractères biochimiques de l'humus dans quelques groupements forestiers de la plaine d'Alsace. *Internationales Symposium Pflanzensoziologie-Bodenkunde. Angew. Pflanzensoziol.*, **15**, 93-101.
- LOSSAINT P., RAPP M., 1960. — Sur la minéralisation de l'azote organique d'un humus brut forestier à la suite d'un labour. *C.R. Acad. Sci.*, **251**, 3034-3036.
- MEIKLEJOHN J., 1953. — Iron and the nitrifying bacteria. *J. Gen. Microbiol.*, **8**, 58-65.
- MEIKLEJOHN J., 1965. — Microbiological studies on large termite mounds. *Rhod. Zamb. Mal. J. agric. res.*, **3**, 67-79.
- MEYER F.H., 1960. — Comparison of the microbial decomposition of spruce and beech litter on different soil types. *Arch. Mikrobiol.*, **35**, 340-360.
- MINDERMAN G., DANIELS L., 1967. — Colonization of newly fallen leaves by microorganisms. In « *Progress in soil biology* », Vieweg, Braunschweig, 3-9.

- POCHON J., TARDIEUX P., 1962. — Techniques d'analyse en microbiologie du sol. *Editions de la Tourelle*, Saint-Mandé.
- RAGUOTIS A.D., 1967. — Biological activity of sod-podzolic forest soils of the lithuanian SSR. *Soviet Soil Sc.*, **6**, 751-756.
- ROSS D.J., 1965. — A seasonal study of oxygen uptake of some pasture soils and activities of enzymes hydrolysing sucrose and starch. *J. Soil Sci.*, **16** (1), 73-85.
- RUNOV E.V., SOKOLOV D.F., 1958. — Changes in the composition of organic matter and microflora of leached chernozems under the influence of forest plantations. *Byull. Moskov. Obslich. Ispytat.*, **63**, 51-54. (d'après le résumé *Soils Fertil*, **22** (6), 490).
- SPEARMAN C., 1904. — The proof and measurement of association between two things. *Ann. J. Psych.*, **15**, 72-101.
- VAN DEN DRIESSCHE R., 1965. — La recherche des constellations de groupes à partir des distances généralisées D^2 de Mahalanobis. *Biom. Prax.*, **6**, 36-47.
- WITKAMP M., DODSON G. J., 1962. — Microbiology of forest litter. *Health physics division annual progress report*, Juillet, ORNL 3347, 64.