INFLUENCE DE LA TEMPERATURE ET DE L'HUMIDITE SUR LES ACTIVITES BIOLOGIQUES DE QUELQUES SOLS OUEST-AFRICAINS

par

C. MOUREAUX *

Collaboration Technique de A. SAMB et du Personnel du Laboratoire de Microbiologie des Sols de HANN-DAKAR

RESUME

L'influence des facteurs température et humidité sur le dégagement de gaz carbonique, la glycolyse, l'ammonification et la nitrification a été étudiée dans divers sols ouest-africains, prélevés au Sénégal, vertisols, bruns subarides, ferrugineux tropicaux et ferrallitiques faiblement désaturés appauvris.

Les courbes d'activité respiratoire, glycolytique et ammonifiante, en fonction de la température, présentent presque toujours deux maximum, le premier au-dessus de 35° et le second, correspondant à une microflore thermophile, entre 55° et 65°; les sols bruns subarides - exposés dans les conditions naturelles, aux plus forts échauffements de surface - accusent souvent le premier maximum à la température la plus élevée et les sols faiblement ferrallitiques, prélevés sous forêt, à la température la plus faible.

Les courbes de nitrification ne présentent aucun maximum au-dessus de 40°.

A 8°, l'activité est partout très faible.

Les humidités ont été conventionnellement exprimées par rapport à l'humidité équivalente (HE) à pF 3, valeur très inférieure à la capacité au champ des sols étudiés, à l'exception des vertisols, plus argileux.

Les humidités optimales pour le dégagement de gaz carbonique et la nitrification sont voisines de 1,3 HE dans les vertisols, 2,0 HE dans les sols bruns subarides et les sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris et supérieures à 5 HE dans les ferrugineux tropicaux.

La glycolyse et l'ammonification accusent relativement peu les variations d'humidité, conséquence probable du large spectre microbien assurant ces fonctions banales dont les activités peuvent se relayer selon les conditions écologiques.

La nitrification étant plus inhibée que l'ammonification aux fortes humidités, l'azote ammoniacal peut s'accumuler dans le sol comme aux faibles humidités.

Les fortes minéralisations au-dessus de 35° - 40° favorisent la "fertilité spontanée", mais contribuent à la disparition rapide du stock organique des sols tropicaux.

⁽¹⁾ Directeur de Recherches O.R.S.T.O.M.

SUMMARY

The influence of temperature and moisture content on CO₂ evolution, glycolysis, ammonification and nitrification has been studied in west african soils from Sénégal: vertisols, brown subarid, tropical ferruginous and weakly ferrallitic soils. The curves, except those of nitrification, at varying temperatures, show two peaks, the first above 35°C and the second, bound to a thermophilic microflora, between 55° and 65°C.

Microbial activity is very low at 8°C.

The moisture contents of soils are expressed here by their ratio to equivalent humidity (HE) at pF 3, this value being much lower than the field capacity of the studied soils, except in the more clayous vertisols.

Optimum humidities for CO₂ evolution and nitrification are next to 1,3 HE in the vertisols, 2 HE in the brown subarid, 2 HE in the weakly ferrallitic and 5 HE in the tropical ferruginous soils.

Glycolysis and ammonification are less sensitive to the variations of moisture content and this may result from the broad microbial spectrum capable of those common metabolisms.

Nitrification being more inhibited than ammonification at high moisture content, ammonium nitrogen may accumulate in soil as in the case of low humidity.

High rates of mineralization above 35° - 40° allow a relatively good "spontaneous fertility", but are largely responsible of a quick disappearance of organic matter in tropical soils.

PLAN

Introduction

- 1 Matériels et méthodes
- 2 Résultats
 - 21 Facteur température
 - 211 Influence de la température sur le dégagement de gaz carbonique (CO2)
 - 212 Influence de la température sur la glycolyse (IDG)
 - 213 Influence de la température sur le pouvoir ammonifiant (N-NH4)
 - 214 Influence de la température sur le pouvoir nitrificateur (N-NO3)
 - 22 Facteur humidité
 - 221 Influence de l'humidité sur le dégagement de gaz carbonique (CO2)
 - 222 Influence de l'humidité sur la alycolyse (IDG)
 - 223 Influence de l'humidité sur le pouvoir ammonifiant (N-NH4)
 - 224 Influence de l'humidité sur le pouvoir nitrificateur (N-NO3)
- 3 Interprétations et conclusions
 - 31 Facteur température
 - 32 Facteur humidité

Bibliographie

INTRODUCTION

L'influence de la température et de l'humidité sur les activités microbiennes du sol a été soulignée par de nombreux chercheurs et, en particulier, par DOMMERGUES (1962) dans les sols tropicaux ouest-africains. Ces facteurs, par leur action sur l'intensité des processus minéralisateurs, déterminent la rapidité des cycles des éléments nutritifs, mis à la disposition des végétaux, et la fertilité en dépend d'autant plus étroitement que les réserves des sols tropicaux sont plus faibles.

D'autres facteurs interviennent, certes, dans la fixation des niveaux d'activité biologique (nature des résidus végétaux, présence de calcium, types d'argiles ...), mais on peut considérer que les conditions de température et d'humidité restent prédominantes (DOMMERGUES 1962, HILGER 1963).

Quatre fonctions biologiques importantes : dégagement de gaz carbonique, glycolyse, ammonification et nitrification sont étudiées dans cette note selon les variations de température, d'abord (à humidité constante), et d'humidité, ensuite (à température constante).

1 - MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les sols étudiés proviennent de l'horizon de surface (0-7 cm) des quatre groupes, largement représentés en Afrique de l'Ouest :

- Vertisols lithomorphes non grumosoliques (Presqu'île du Cap Vert)
- Sols bruns subarides (région d'Ouarak, Sénégal Nord)
- Sols ferrugineux tropicaux non ou peu lessivés Diors (Presqu'île du Cap Vert)
- Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris (forêt de Bignona, Casamance, Sénégal)

La composition granulaire moyenne et la teneur en matière organique de ces sols sont les suivantes :

	Argile %	Limon <50 μ%	Sable fin %	Sable grossier %	Matière organique %	рΗ
Vertisols	35	21	29	12	2,5	7,6
Sols bruns subarides	7	9	60	23	1,0	7,4
Sols ferrugineux tropicaux	3	5	69	22	0,65	5,8
Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris	10	12	55	19	3,2	5,7

Les analyses mises en œuvre sont les mêmes que dans un travail précédent (MOUREAUX et VAN DEN DRIESSCHE 1967), avec les différences que les températures d'incubation et l'humidité des sols sont variables.

- le dégagement de gaz carbonique (CO2) est dosé selon la technique décrite par DOMMERGUES (1960); il est exprimé en mg de CO2 dégagé par 100 g de sol, en 7 jours d'incubation (l'équipement scientifique disponible n'a pas permis d'y ajouter les mesures d'intensité respiratoire par absorption d'oxygène). Les sols étudiés ne sont pas calcaires.
- la glycolyse (IDG) résulte de la quantité de glucose consommé par la microflore en 24 h d'incubation (mg de glucose consommé sur 100 mg ajouté à 20 g de sol).
- le pouvoir ammonifiant (N-NH4) exprime la quantité d'azote ammoniacal apparu en 24 h d'incubation après addition au sol de 3 ‰ d'urée (mg N-NH4 pour 100 g de sol).

Une modification est, cependant, introduite, lors de l'étude des variations d'humidité, afin d'éviter les phénomènes de toxicité aux faibles humidifications (COURT et al. 1964): l'enrichissement en urée est uniformément diminué à 1,25%.

- le pouvoir nitrificateur (N-NO3) est exprimé par l'azote nitrique accumulé dans le sol après incubation de 28 jours (en mg par kg de sol).

L'humidité équivalente est déterminée, pour l'ensemble des sols, par extraction de l'eau sous pression de 1 kg/cm2, soit à pF 3,0 (1). La capacité au champ serait, certes, la valeur la plus intéressante à connaître. Malheureusement, sa détermination est difficile, car elle se situe à un pF assez mal défini, variable en fonction de la texture (COMBEAU et QUANTIN 1963, FEODOROFF 1965); ainsi, dans les sols ferrugineux tropicaux, très sableux (taux d'argile 3 %), elle se situerait à moins de pF 2,0 c'est-à-dire qu'il faudrait déterminer l'humidité équivalente à moins de 1/10 d'atmosphère au lieu de 1 atm.; dans les sols argileux, vertisols, par contre, l'humidité équivalente à pF 3,0 paraît voisine de la capacité au champ.

Les divers niveaux d'humidité auxquels on a étudié les quatre fonctions, sont exprimés par leur rapport à l'humidité équivalente à pF 3. Ce mode d'expression de l'humidité, soit H2O/HE, figurant dans les graphiques et dans les tableaux V à VIII, a pour but de permettre une meilleure comparaison des exigences en eau de la microflore dans les sols de texture aussi différente que les vertisols et les ferrugineux tropicaux (35 % et 3 % d'argile respectivement).

Aucune conclusion ne saurait, en effet, être tirée de la comparaison des valeurs absolues de l'humidité quand le point de flétrissement varie de 1 %, dans les ferrugineux tropicaux, à 12 %, environ, dans les vertisols (DOMMERGUES 1962).

L'humidité et l'hygroscopicité sont exprimées par rapport au sol séché à l'étuve à 105°.

2 - RÉSULTATS

Plusieurs sols ont été étudiés dans chaque groupe, mais, afin d'alléger la présentation, une seule variation type est donnée par fonction dans chacun des quatre groupes.

Tous les résultats sont exposés dans les tableaux I à VIII. Tandis que les tableaux groupent les variations de chaque fonction selon la température (tableaux I à IV) et l'humidité (tableaux V à VIII), les figures 1 à 8 concernent successivement les différents groupes de sols, les quatre premières pour l'influence de la température et les quatre autres pour celle de l'humidité.

⁽¹⁾ Laboratoire de Chimie des Sols, Hann, sous la Direction de Mlle THOMANN

2.1 - Facteur température

2.1.1 - INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LE DÉGAGEMENT DE GAZ CARBONIQUE (CO 2)

La respiration, très faible dans tous les sols à 8°C, augmente fortement, tandis que la température croît, jusqu'à un ler maximum, toujours situé au-dessus de 35°. Un 2e maximum (à peine marqué, cependant, dans les sols ferrugineux tropicaux), se produit entre 55° et 65°. La chute d'activité est générale à 70°.

Tableau! - Influence de la température sur le dégagement de gaz carbonique (CO2)

	8°	27°	30°	35°	40°	45°	50°	55°	65°	70°
Vertisols	14,3	117	128	170	198	196	194	214	216	179
Sols bruns subarides	23,8	129	139	169	194	212	206	160	202	178
Sols ferrugineux tropicaux	6,6	52,2	62,9	73,4	87,2	94,2	67,1	54,9	50, 1	32,6
Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris	2,2	110	134	169	174	176	145	167	180	163

Vertisols

: ler maximum à 40°; 2e maximum à 65° (fia. 1)

Bruns subarides

: ler maximum à 45°; 2e maximum à 65° (fig. 2)

Ferrugineux tropicaux

: ler maximum à 45°; puis chute d'activité jusqu'à 70° (avec un

ressaut à 65°) (fig. 3)

désaturés appauvris

Sols ferrallitiques faiblement : Montée intense entre 8° et 35°, ralentie de 35 à 45° (1er maximum

à 45°); chute de 45° à 50° ; 2e maximum à 65° (fig. 4).

2.1.2 - INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA GLYCOLYSE (IDG)

La glycolyse peut, de même que le dégagement de gaz carbonique, être considérée comme un indice de l'activité microbiologique globale du sol (MOUREAUX 1965).

Dans tous les sols, elle reste pratiquement nulle à 8° et présente deux maximum plus ou moins marqués à température presque toujours plus basse que dans le cas de la respiration.

Tableau II - Influence de la température sur la glycolyse (IDG)

	8°	20°	25°	30°	35°	40°	45°	50°	55°	60°	65°	75°
Vertisols	0	26,4	32,5	74,6	86,5	84,9	67,0	63,5	76,3	78,7	78,2	26, 1
Sols bruns subarides	1,0	16,5	16,9	44,8	51,7	54,7	46,5	43,3	46,2	41,4	38,7	1,4
Sols ferrugineux tropicaux	0,2	8,2	10,8	27,4	32,8	32,8	15, 1	18,9	16,9	14,7	10,4	0,4
Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris	0	17,4	24,2	60,6	72,4	63,2	36,2	38,1	48,8	36,7	32,0	0

Vertisols

La valeur maximale se produit à 35°. Après le minimum à 50°, le 2e sommet se situe à 60-65° (fig. 1).

Sols bruns subarides

Le premier maximum, assez étalé, a lieu à 40°, le 2e se situe à 55° (fig. 2).

Sols ferrugineux tropicaux

Les valeurs maximales ont lieu entre 35° et 40°. Comme on l'a déjà observé dans le cas de la respiration, le 2e maximum est à peine marqué (fig. 3).

Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris

Le 1er maximum, plus accentué que dans les sols précédents, se situe à 35° et le 2e à 55° (fig. 4).

2.1.3 - INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LE POUVOIR AMMONIFIANT (N-NH 4)

La variation du pouvoir ammonifiant en fonction de la température présente des aspects variés selon les sols étudiés :

Vertisols

Dans une zone optimale étalée entre 40 et 60°, le maximum se produit à 45° (fig. 1).

Sols bruns subarides

Le maximum, très marqué, est situé à température élevée : 50°. L'augmentation rapide de l'ammonification avec la température n'a lieu qu'au-delà de 30° (fig.2).

Sols ferrugineux tropicaux

Il existe 2 zones maximales à peine distinctes, situées vers 35° et vers 50-60° (fig.3).

Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris

On note un premier maximum à 25°5 et un second à 40° (fig.4).

Au-dessus de 40°, la chute d'activité est beaucoup plus intense dans les faiblement ferrallitiques que dans les autres sols.

Tableau III ~ Influence de la température sur le pouvoir ammonifiant (N-NH4)

	8°	25°5	30°	35°	40°	45°	50°	60°	70°
Vertisols	60,4	74,0	78,5	95,2	107	113	112	111	100
Sols bruns subarides	15,9	33,8	38,1	65,7	79,2	108	110	102	73,9
Sols ferrugineux tropicaux	9,2	48,8	60,6	81,1	77,7	76,6	78,1	78,4	41,1
Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris	14,2	53,9	44,4	90,9	101	80,7	71,8	62,5	57,2

2.1.4 - INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LE POUVOIR NITRIFICATEUR (N-N 03)

Le pouvoir nitrificateur présente une allure générale commune dans les divers sols ; il se distingue des fonctions précédentes par des températures optimales plus faibles et une forte inhibition au-dessus de 40°.

Vertisols

Le pouvoir nitrificateur, faible jusqu'à 25°-30°, augmente ensuite, très vite jusqu'au maximum très marqué à 40° (fig. 1).

Sols bruns subarides

Le maximum a également lieu à 40°, mais la nitrification est relativement plus active que dans les vertisols aux températures plus basses (fig.2).

Sols ferrugineux tropicaux

Un 1er maximum se produit à 30°, avant celui de 40° (fig.3).

Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris

Ces sols ont une microflore nitrifiante moins thermophile, avec un maximum à 30° (fig.4).

Tableau IV - Influence de la température sur le pouvoir nitrificateur (N-NO3)

	8°	25°	30°	35°	40°	55°
Vertisols	1,3	9,9	13,6	22,5	58,2	9,9
Sols bruns subarides	2,6	15,1	18,9	22,9	30,9	6,1
Sols ferrugineux tropicaux	2,3	12,8	23,9	21,2	30,5	8,4
Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris	9,2	54,3	65,9	65,5	46,6	23,2

2.2 - Facteur humidité

2.2.1 - INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ SUR LE DÉGAGEMENT DE GAZ CARBONIQUE (CO 2)

Les résultats du tableau V expriment l'intensité du dégagement de gaz carbonique en fonction de l'humidité exprimée par rapport à l'humidité équivalente.

Vertisols

La respiration maximale (fig.5) se produit pour une humidité un peu plus forte que l'humidité équivalente (1,34 HE).

Sols bruns subarides

Le maximum (fig.6) a lieu pour une humidité supérieure à 2 HE (2,39 HE).

Sols ferrugineux tropicaux

Il existe, dans ces sols très sableux, une large zone maximale de la respiration au-dessus de l'humidité 3 HE (fig.7); un maximum relatif se produit à 13,50 HE.

Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris

Le maximum se produit pour une valeur très voisine de 2 HE (fig.8).

Tableau V - Influence de l'humidité sur le dégagement de gaz carbonique (CO2)

Veri	isols	Sols bruns	Sols bruns subarides		ugineux caux	Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris		
H ₂ O HE	CO2	H ₂ O HE	CO2	H ₂ O HE	CO2	H ₂ O HE	CO2	
0,34	31,4	0,63	68,2	1,45	31,9	0,32	41,3	
0,42	42,9	0,98	108	2,78	40,7	0,50	75,9	
0,57	77,0	1,68	146	5,45	41,8	0,87	171	
0,73	109	2,39	153	8,11	42,9	1,23	204	
0,88	123	3,09	150	10,80	44,0	1,60	213	
1,04	134	3,79	146	13,50	49,5	1,97	246	
1,34	150	5,19	134	18,80	41,8	2,70	238	
1,96	135	8,00	131	29,50	39,6	4,17	195	
2,58	103	10,80	129	40,10	35,2	5,64	193	
3,35	96,8	14,30	125	53,50	36,3	7,47	178	
HE =	24,30	HE =	5 <i>,7</i> 3	HE =	2,45	HE =	9,69	

2.2.2 - INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ SUR LA GLYCOLYSE (IDG)

La glycolyse est très peu inhibée par l'excès d'eau dans l'ensemble des sols étudiés. Elle est importante, relativement aux autres fonctions, dès la plus faible humidité expérimentée et, dans tous les cas, les maximum sont très étalés. Cette fonction se révèle, donc, assez peu sensible aux variations d'humidité. Les variations sont consignées dans le tableau VI.

TABLEAU VI - Influence de l'humidité sur la glycolyse (IDG)

Ver	tisols	Sols bruns subarides		Sols ferr tropica	-	Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris		
H ₂ O HE	IDG	H ₂ O HE	IDG	H ₂ O HE	IDG	H ₂ O HE	IDG	
0,27	29,4	0,31	40,4	0,24	18,3	0,19	41,6	
0,46	46,2	1,03	49,8	1,61	20,6	0,57	60,3	
0,66	52,4	1,84	50,9	3,12	23,8	0,99	61,5	
1,26	58,1	4,26	47,1	7,67	26,7	2,26	60,5	
2,27	77,5	8,29	51,9	15,2	20,2	4,38	71,4	
3,28	81,0	12,30	52,5	22,8	25,1	6,50	78,5	
5,29	79,3	20,40	51,5	38,0	28,4	10,7	82,6	
10,3	71,7	40,60	51,5	75,9	25,7	21 ,3	78,9	
HE =	24,30	HE =	5,73	HE =	2,45	HE = 9	,69	

Dans les vertisols, un maximum s'observe pour une humidité dépassant un peu 3 HE (fig.5). On note que l'accroissement le plus intense de la glycolyse en fonction de l'humidité a lieu au-dessous de 0,6 HE.

Dans les bruns subarides (fig.6), un premier maximum se produit un peu au-dessous de 2 HE, une deuxième zone maximale se situe à une très forte humidité, au-dessus de 8 HE.

Dans les sols ferrugineux tropicaux (fig.7), sols encore plus sableux que les bruns subarides, la glycolyse est également élevée dès la 1re humidité de 0,24 HE; un maximum très étalé s'observe à 7,7 HE.

Dans les sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris (fig.8), un premier maximum a lieu à l'humidité équivalente. La glycolyse atteint un palier avec l'accroissement d'humidité, sans effet néfaste bien marqué (maximum flou à la forte humidité de 7 HE).

2.2.3 - INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ SUR LE POUVOIR AMMONIFIANT (N-NH 4)

Rappelons que le sol reçoit moins d'urée (1,25 ‰) que dans les expériences à température variable. Les résultats figurent dans le tableau VII.

TABLEAU VII - Influence de l'humidité sur le pouvoir ammonifiant (N-NH4)

Ver	Vertisols Sols bruns subario		subarides	Sols ferr tropice	-	Sols ferra faibler désaturés	
H ₂ O HE	N-NH4	H ₂ O HE	N-NH4	H ₂ O HE	N-NH4	H ₂ O HE	N-NH4
0,37	8,7	0,69	26,1	1,30	18,9	0,44	9,4
0,48	40,1	1,16	41,8	2,49	30,5	0,75	29,9
0,59	54,7	1,63	40,8	3,68	30,1	1,06	31,7
0,70	57,8	2,10	38,9	4,87	31 ,2	1,38	32,8
0,81	54,4	2,58	36,1	6,06	29,8	1,69	42,6
1,14	57,8	3,99	34,0	9,63	29,1	2,62	42,3
1 ,57	58,2	5,88	33,1	14,40	26,8	3,88	27,5
2,66	59,4	10,60	29,6	26,30	21,5	7,00	21,7
HE = 2	24,30	HE = 5,73		HE = 2,45		HE = 9,69	

Vertisols

La fonction présente un premier maximum (fig.5) très inférieur à l'humidité équivalente (0,70 HE); les humidités plus fortes, après une faible action inhibitrice, un peu au-dessous de l'humidité équivalente, sont favorables jusqu'à l'humidification la plus forte de l'expérience.

Sols bruns subrides

L'ammonification présente un maximum bien marqué (fig.6), situé à faible humidité par rapport aux fonctions envisagées précédemment (1,16 HE).

L'excès d'eau n'amène qu'une légère baisse.

Sols ferrugineux tropicaux

La microflore ammonifiante se révèle plus hygrophile (fig.7), dans ces sols sableux, avec une zone de valeurs maximales au-dessus de 2,5 HE culminant à 4,9 HE. L'inhibition reste faible vers les humidités plus fortes.

Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris

Après une très forte stimulation (fig.8) par les apports d'eau jusqu'à 0,75 HE, l'ammonification présente un maximum à 1,7 HE, puis s'abaisse sensiblement pour les humidités supérieures à 2,6 HE.

2.2.4 - INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ SUR LA NITRIFICATION

Cette fonction se révèle fortement affectée par l'excès d'eau qui se manifeste à des niveaux très variables selon les sols. Les résultats montrent (tableau VIII) une augmentation rapide dès que l'humidité dépasse 1/3 HE dans les sols argileux (vertisols), environ 0,25 HE dans les sols ferrallitiques (10 % d'argile) et, dans les sols sableux (bruns et ferrugineux), une valeur inférieure à la première humidité essayée.

TABLEAU VIII - Influence de l'humidité sur le pouvoir nitrificateur (N-NO3)

Veri	tisols	Sols bruns subarides		Sols ferrugineux tropicaux		Sols ferra faiblen désaturés	nent .
H ₂ O/HE	N-NO3	H ₂ O/HE	N-NO3	H ₂ Q/HE	N-NO3	H ₂ Q/HE	N-NO3
0,26	7,5	0,26	2,8	0,28	2,1	0,19	9,4
0,34	6,0	0,53	10,1	0,72	9,2	0,37	11,2
0,44	17,7	0,97	14,3	1,59	16,8	0,70	41,8
0,61	22,1	1,67	18,5	2,90	21 ,0	1,17	52,3
0,95	27,4	3,00	14,9	5,69	21,8	2,13	61,9
1,21	35,7	4,07	1,3	7,93	16,8	2,81	57,3
1,57	15,6	5,46	0,9	10,60	1,3	3,83	18,4
2,26	0,53	8,33	0	16,10	0,8	5,90	3,8
HE = 2	4,30	HE = 3	5,73	HE = 2	2,45	HE = 9	7,69

Vertisols

Le maximum est situé (fig.5) à l'humidité de 1,21 HE.

La nitrification tombe à un niveau très bas, dès que l'humidité devient à peu près double de l'humidité équivalente. On remarque la grande différence avec l'ammonification, très peu sensible à l'excès d'eau, dans ces sols. A une valeur voisine de 0,25 HE, un très faible accroissement d'humidité se révèle légèrement dépressif.

Sols bruns subarides

Le maximum, très accentué, ayant lieu à 1,67 HE, l'activité nitrificatrice se poursuit à des humidités nettement plus fortes que dans les cas des vertisols (fig.6).

Sols ferrugineux tropicaux

Le maximum (fig.7) se produit à une humidité particulièrement forte par rapport à l'humidité équivalente, à 5,69 HE, et le pouvoir nitrificateur ne tombe à un niveau très bas qu'au-dessus de 10 HE.

Sols ferrallitiques

Quoique plus argileux que les sols bruns subarides, les sols ferrallitiques présentent l'humidité optimale à la nitrification (fig.8) à un niveau un peu plus élevé (2,13 HE).

3 - INTERPRÉTATIONS ET CONCLUSIONS

Les variations d'activité des fonctions étudiées présentent des caractères communs dans les divers sols : l'activité, inhibée aux faibles humidités et températures, passe par un ou deux maximum, puis retombe très généralement plus ou moins vite, lorsque l'humidité ou la chaleur continuent à croître.

Cependant, la nature des sols, d'une part, et les fonctions physiologiques étudiées, d'autre part (respiration, glycolyse, ammonification, nitrification), impriment aux courbes d'activité de nettes particularités.

3.1 - Facteur température

En ce qui concerne le facteur température, on a vu dans l'exposé des résultats, la fréquence des courbes en double cloche. Le tableau IX regroupe, pour les divers sols, les températures optimales trouvées, celles indiquées dans les première et deuxième colonnes correspondant respectivement aux premier et deuxième maximum de chaque fonction étudiée.

Sols Fonctions	Respiration		Glycolyse		Ammon	ification	Nitrification	
Vertisols	40°	65°	35°	60-65°	45°	60°	40°	
Sols bruns subarides	45°	65°	40°	55°	50°		40°	
Sols ferrugineux tropicaux	45°		35-40°	55°	35°	50-60°	30°	40°
Sols ferrallitiques	45°	65°	35°	55°	25°	40°	30°	

TABLEAU IX - Températures optimales

L'attention se porte, en premier lieu, sur le niveau général fort élevé de ces températures optimales. D'après la classification des Bactéries en fonction de leur optimum de croissance (BISSET 1962):

- 1°) germes psychrophiles = optimum inférieur à 20°C
- 2°) " mésophiles = " de 20° à 40°
- 3°) " thermophiles = " supérieur à 40°

aucun des sols étudiés ne comporte donc de microflore du 1er groupe, mais seulement des germes des 2e groupe et 3e groupes.

Le ler optimum de température est dû à une microflore soit mésophile, soit même fréquemment thermophile dans le cas de la respiration et de l'ammonification, tandis que le 2e optimum correspond toujours à l'activité de germes thermophiles. La nitrification se différencie très nettement des autres fonctions par sa chute, dans tous les sols étudiés, au-dessus de 40°. Le rapprochement des maximum mésophile et thermophile peut amener un certain palier au-dessus de 40° dans le cas de l'ammonification des vertisols et ferrugineux tropicaux.

Les valeurs élevées des températures optimales trouvées ici sont à rapprocher de celles mentionnées par KILLIAN et FEHER (1939), situées entre 40° et 60°, en sols sahariens, ou des observations d'HILGER (1963), au Congo, sur les variations diurnes du dégagement de gaz carbonique in situ (optimum égal ou supérieur à 40°).

Elles s'opposent aux températures optimales de 15° à 25°, parfois signalées dans les sols tempérés (GEHU 1963), qui semblent, toutefois, exceptionnelles ; POCHON et de BARJAC (1958) admettent, en effet que, pour la majorité des micro-organismes telluriques, les températures optimales sont de l'ordre de 35° et que l'existence de deux optimum reflète les associations d'organismes dont les activités se relaient.

L'opinion que la température optimale pour la microflore se situe bien au-dessus de celle des sols, même en été, nous paraît surtout valable en climat tempéré, car, en zone tropicale, les températures du sol peuvent facilement dépasser 60° en surface.

On voit également (tableau IX), que les températures optimales se trouvent fréquemment à un niveau plus élevé dans les sols bruns subarides (et parfois aussi dans les vertisols), tandis qu'elles sont plus faibles dans les sols forestiers ferrallitiques faiblement désaturés pour la glycolyse, l'ammonification (avec un ler optimum de 25°) et la nitrification.

Ceci peut refléter une adaptation de la microflore aux conditions écologiques, les sols bruns subarides (et, dans une moindre mesure, les vertisols) étant plus sujets aux échauffements de surface par leur faible couvert végétal et leur teinte foncée.

DEGAGEMENT DE GAZ CARBONIQUE

Les courbes d'activité en fonction de la température (fig.1 à 4) présentent d'assez grandes ressemblances dans les sols étudiés (premiers maximum à 40° ou 45°, deuxièmes maximum à 65°), leur différenciation provenant surtout de l'intensité relative de chacun des deux maximum. Le 2e maximum est particulièrement bien marqué dans les vertisols (fig.1) et les sols ferrallitiques (fig.4), alors qu'il est seulement esquissé par un ressaut dans les ferrugineux tropicaux (fig.3).

La succession de pics successifs de la respiration a déjà été signalée par BUNT et ROVIRA (1955) qui les interprètent, au-dessous de 44°, par les réponses successives de divers groupes de germes. Au-dessus de cette température, l'augmentation de la respiration leur paraît difficile à expliquer en fonction de l'activité microbienne, dans leurs expériences de trop faible durée (24 h contre 7 jours ici), pour permettre l'apparition des germes thermophiles ; aussi l'intervention de processus chimiques d'oxydation et de décarboxylation de la matière organique leur semble-t-elle probable.

Cependant, leurs essais n'ayant comporté que des températures inférieures à 60°, ils n'ont pas obtenu de chute à température plus élevée, comme on l'observe régulièrement, ici, à 75°. Cette chute paraît plutôt liée à une baisse d'activité biologique qu'à des processus chimiques qui devraient s'intensifier avec la température ; elle appuie les résultats selon lesquels le dégagement de gaz carbonique, bien qu'il soit la résultante de nombreux processus, reflète principalement l'activité biologique (LUNDEGARDH) 1927). Des expériences déjà anciennes (DEHERAIN et DEMOUSSY 1896) avaient, d'ailleurs, permis d'établir que les phénomènes d'oxydation chimique ne deviennent importants qu'au-dessus de 80°.

Le fait que les sols ferrallitiques, les plus riches en matière organique (1,86 %°C), présentent leur 2e maximum (à 65°) à un niveau plus bas que les vertisols (1,44 %) et les bruns subarides (0,6 %), incite également à ne pas accorder aux interférences des processus chimiques une trop forte action perturbatrice, mais, tout au plus, un rehaussement anormal des courbes aux températures élevées.

GLYCOLYSE

Dans tous les sols, le premier maximum de la glycolyse (fig.1 à 4) se produit à température plus faible (35°-40°) que celui de la respiration (40°-45°). C'est aussi le cas du deuxième maximum, dû aux germes thermophiles, qui est toujours moins accentué que le 1er; il est surtout marqué dans les vertisols et, comme dans le cas du dégagement de gaz carbonique, peu net dans les sols ferrugineux tropicaux.

L'activité glycolytique devient nulle à 75° dans tous les sols, à l'exception des vertisols, et on note son niveau extrêmement faible à 8°.

Le maintien d'un dégagement de gaz carbonique encore élevé à 70°, tandis que l'activité glycolytique est très abaissée, peut résulter partiellement des processus chimiques d'oxydation et de décarboxylation évoqués plus haut, tandis que l'annulation de l'activité glycolytique à 75° est à rapprocher des résultats de numération, obtenus par BUNT et ROVIRA (1955), accusant des densités très faibles au-dessus de 50° et nulles dès 85°.

AMMONIFICATION

La température optimale la plus élevée (50°) du premier maximum (fig.2 et tableau IX) s'observe dans les sols bruns subarides qui, par leur teinte foncée et leur position géographique au nord des autres sols, donc plus près du tropique, sont soumis aux plus grands échauffements de surface.

On remarque, aussi, dans les sols ferrallitiques, sous forêt, (fig.4) et, par conséquent, protégés contre les échauffements de surface, la chute d'activité la plus intense entre 45° et 50°.

On peut voir dans ces différences de comportement une adaptation au milieu, une relation ayant déjà été notée (WAKSMAN 1952) entre les températures moyennes annuelles et les températures optimales au développement bactérien.

L'hypothèse d'une sélection naturelle de germes adaptés au pédoclimat a été récemment reprise par MAHENDRAPPA, SMITH et CHRISTIANSEN (1966) pour expliquer un accroissement des températures optimales de la nitrification du nord au sud des Etats-Unis d'Amérique.

L'abaissement des températures optimales entre les sols bruns subarides au nord et les sols ferrallitiques, au sud, peut, aussi, refléter une activité plus grande des Champignons inférieurs, favorisés par le climat plus humide, un peu moins chaud et le pH plus faible de ces derniers sols (pluviométrie annuelle de 1555 mm, température de 26°,8 et pH de 5,7 contre, respectivement, en sols bruns subarides, 530 mm, 28°2 et 7,4).

On sait que l'optimum de température des Champignons inférieurs, généralement compris entre 20° et 30°, est parfois signalé vers 26°.

L'existence d'un deuxième maximum, attribuable à la microflore thermophile, est peu nette en ce qui concerne l'ammonification et ne s'observe bien que dans le cas des sols ferrugineux tropicaux (fig.3); tout au plus, la chute d'activité est-elle faible entre 50° et 60°, dans les vertisols (fig.1) et les sols bruns subarides (fig.2), pour s'intensifier au-dessus de 60°.

On a vérifié que l'hydrolyse chimique de l'urée, entre 55° et 70°, reste négligeable dans les conditions d'incubation de 24 h.

L'ammonification présente un caractère thermophile marqué dans les vertisols (fig.1) et les sols bruns subarides (fig.2), avec un premier maximum dépassant de 5° à 10° celui des autres fonctions.

Notons, d'ailleurs, que la température optimale des ferments de l'urée en sols tempérés est signalée vers 30°-40° (POCHON et TCHAN 1948) et celle d'(Uro) bacillus pasteurii vers 30°, pour la croissance, et 50°, pour l'activité uréasique (BREED et al. 1948).

Cependant, l'activité est déjà relativement élevée dès 8° (particulièrement dans les vertisols). Ces caractères traduisent vraisemblablement la grande diversité de la microflore ammonifiante.

NITRIFICATION

La nitrification présente un maximum unique, soit à 40° dans les vertisols et bruns subarides (fig.1 et 2), soit à 30° dans les sols ferrallitiques et les ferrugineux tropicaux (fig.3 et 4), ces derniers présentant, cependant, un 2e maximum à 40°.

Il s'agit donc, ici, de la fonction la moins thermophile, quoique à un niveau de température plus élevé que celui signalé par ailleurs.

En effet, dans les sols tempérés, JUSTICE et SMITH (1962) observent une nitrification plus forte à 25° qu'à 35°C, tandis que FREDERICK (1956) trouve l'optimum entre 27° et 35°. En Ouganda, MEIKLEJOHN (1953) n'obtient plus aucune nitrification au-dessus de 40°.

Les thermophiles étant relativement fréquents parmi les bacilles, le niveau général élevé des températures optimales (tableau IX) peut correspondre à une forte proportion de ces germes dans la microflore, surtout dans les sols bruns et les ferrugineux tropicaux.

On y trouve, en effet, de très abondants bacilles à grosses capsules mucilagineuses (MOUREAUX et VAN DEN DRIESSCHE 1967) que nous avons rapprochés de Bacillus circulans. Ceci serait en accord avec les résultats de MICHOUSTINE (1953) concernant les densités croissantes (en Russie) vers le sud, donc vers les régions les plus chaudes, des germes sporulés ("quelques dizaines de mille dans le nord, contre des millions par g de sol dans le sud"), bien que cet auteur les interprète en fonction de l'âge des sols.

D'autre part, les Actinomycètes, relativement favorisés dans les sols secs, non acides (BISSET 1962), et, probablement, à humus bien évolué, sont souvent capables de maintenir leurs activités à des températures élevées. Ils sont, de fait, trouvés avec les densités maximales dans les sols ferrugineux et bruns subarides (MOUREAUX et VAN DEN DRIESSCHE 1967).

3.2 - Facteur humidité

En ce qui concerne les variations d'activité en fonction de l'humidité, on peut d'abord remarquer que les sols tropicaux étudiés se comportent différemment des sols tempérés vis-à-vis du facteur eau. En effet, si l'on calcule le rapport de l'humidité équivalente (pF3) à l'hygroscopicité (humidité du sol séché à l'air), on trouve, selon les groupes de sols, les valeurs portées au tableau X.

	Hygroscopicité H %	Humidité équivalente HE %	HE/H
Vertisols	6,10	24,3	3,98
Sols bruns subarides	1,34	5,73	4,28
Sols ferrugineux tropicaux	0,25	2,45	9,80
Sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris	1,34	9,69	7,23

TABLEAU X

Ces rapports HE/H sont élevés, surtout pour les sols ferrugineux tropicaux et les sols ferrallitiques (plus ou moins rubéfiés), si on les compare aux normes admises pour les sols tempérés (DEMOLON 1948) dans lesquels : HE (pF3) = H x valeur moyenne de 2,7 (extrême 5).

La mesure de l'humidité équivalente à pF 2,0 accentuerait encore cette particularité des sols que l'on peut attribuer à une faible hygroscopicité des hydroxydes colloïdaux.

Les principaux optimum d'humidité, obtenus dans nos conditions d'expérience et exprimés par rapport à l'humidité équivalente (HE à pF3), sont regroupés dans le tableau XI.

TABLEAU XI

	Dégagement de gaz carbonique	Glycolyse	Ammonification	Nitrification
Vertisols	1,3 HE	3,3 HE	0,7 et > 1,1 HE	1,2 HE
Sols bruns subarides	2,4 HE	1,8 et > 8,0 HE	1,2 HE	1,7 HE
Sols ferrugineux tropicaux	13,5 HE	7,7 et > 20 HE	4,9 HE	5,7 HE
Sols ferrallitiques	2,0 HE	1,0 et > 5,0 HE	1,7 HE	2,1 HE

Ce mode d'expression des humidités optimales qui revient à prendre l'humidité équivalente à pF 3 pour valeur unitaire, fait donc apparaître la microflore des vertisols argileux comme la plus xérophile (à la seule exception de la glycolyse) et celle des sols ferrugineux tropicaux, comme la plus hygrophile. Le rapport humidité optimale/humidité équivalente varie en fonction inverse de la teneur en argile, passant, par exemple, dans le cas de la nitrification de 1,2 HE, en présence de 35 % d'argile (vertisols), à 5,7 HE (ferrugineux tropicaux = 3 % d'argile).

Le remplacement de l'humidité équivalente à pF 3 par la valeur réelle de la capacité au champ pourrait certes affaiblir ces écarts (Cf 1 - méthodes -, puisqu'en sols sableux la capacité au champ devrait être déterminée vers un pF de 2), mais n'en modifierait pas le sens : ainsi, la capacité au champ des sols ferrugineux tropicaux étant de l'ordre de 5 %, c'est-à-dire à peu près le double de l'humidité à pF 3, cette dernière restant voisine de la capacité au champ des vertisols, les conclusions précédentes ne sergient pas infirmées.

Au contraire, la prise en considération des seules humidités absolues inverserait les caractéristiques de la microflore par rapport au facteur eau, puisque la nitrification, pour garder le même exemple, est maximale dans les vertisols à $1,2 \times 24,3 = 29,2 \%$ d'humidité et, dans les ferrugineux tropicaux, à $5,7 \times 2,45 = 14,0 \%$.

Malgré une relative indifférence de la glycolyse et de l'ammonification aux variations d'humidité, ce qui peut s'expliquer par le large spectre de germes assurant ces fonctions banales et se relayant selon les conditions écologiques, on note, dans tous les sols, le caractère nettement xérophile du ler maximum de l'ammonification (tableau XI) et le caractère hygrophile de la glycolyse. Les sols bruns subarides se signalent par une courbe d'ammonification à un seul maximum situé à humidité relativement faible.

Quant à la nitrification qui exige une bonne aération, elle se révèle très affectée par l'excès d'eau qui chasse l'air du sol (HULPOI et al. 1966). Dans les sols ferrugineux tropicaux, cependant, l'humidité optimale de la nitrification est extrêmement élevée, puisque supérieure à 5 HE. Par rapport aux autres fonctions, la nitrification est extrêmement sensible aux variations d'humidité, ses valeurs étant faibles ou nulles dans les conditions extrêmes; sa zone d'humidité optimale est peu étendue, particulièrement dans les sols sableux bruns subarides et ferrugineux tropicaux.

On peut être surpris que les humidités optimales puissent être aussi élevées, puisque, théoriquement, le sol présente des caractères d'engorgement, néfastes aux activités surtout aérobies de la microflore tellurique, au-dessus de l'humidité équivalente. C'est pourquoi, il faut rappeler la réserve faite dans l'introduction sur la valeur de l'humidité équivalente mesurée dans tous les sols à pF 3 : les chiffres trouvés sont trop faibles pour les sols sableux d'où une élévation anormale des optimum exprimés par rapport à ces chiffres.

Cependant, la position des humidités optimales, très au-dessus de l'humidité équivalente, a déjà été signalée par PARKER et LARSON (1962), notamment, (optimum de nitrification, dans un limon, vers 40-50 cm de tension, soit vers pF 1,7).

Les optimum élevés ont comme conséquence pratique, dans les sols très sableux, ferrugineux et subarides, de compenser, dans une certaine mesure, la faiblesse de la capacité en eau dite utile, c'est-à-dire comprise entre l'humidité équivalente et le point de flétrissement.

En réalité, la capacité de rétention pour l'eau (mesurée au laboratoire, sur sol tamisé à 2 mm, après 24 h d'égouttage) étant de l'ordre de 20 % pour les sols ferrugineux tropicaux, le calcul montre que des humidités de 5 à 7 HE correspondent à respectivement 60 et 85 % de cette capacité, chiffres souvent indiqués comme humidité optimale au développement de la microflore.

Dans les vertisols, l'humidité équivalente (24,3 %) correspond à seulement la moitié de cette capacité de rétention, ce qui situe les humidités optimales de 1,2 et 1,3 HE vers 60-65 %. En sols ferrallitiques, l'humidité optimale de 2,0 - 2,1 HE équivaut à 64 %, tandis qu'en sols bruns subarides, l'humidité optimale de 1,7 HE ne représente que 45 % de la capacité de rétention. de rétention.

La contradiction apparente entre la capacité au champ de 5 % dans les ferrugineux tropicaux, par exemple, et leur capacité de rétention supérieure à 20 % semble provenir, en partie, d'un certain foisonnement du sol in vitro par rapport à sa structure in situ. Ce phénomène pose, d'ailleurs, le problème général d'un risque de distorsion entre les résultats biologiques in vitro et les processus in situ.

Dans les vertisols, une zone d'humidité s'étendant approximativement de 1/5 à 1/3 HE favorise la disparition des nitrates préexistants dans le sol. Cette faible humidité suffit aux germes qui réutilisent les nitrates, sans permettre le développement des nitrificateurs. Ce phénomène, en accord avec les résultats de DOMMERGUES (1962) situant le seuil d'immobilisation de l'azote à très faible humidité dans les vertisols (pF 5,5), n'a pas été observé dans les autres groupes de sols. La dénitrification ne paraît pas intervenir aux faibles humidités (DOMMERGUES 1962).

Comme la nitrification est beaucoup plus affectée que l'ammonification par les fortes humidités, il peut en résulter une accumulation relative d'ammoniaque dans le sol de même qu'aux faibles humidités (DOMMERGUES 1962).

* *

*

Le niveau élevé de l'ensemble des activités biologiques au voisinage ou au-dessus des températures de 35°-40°, lorsque l'humidité est favorable, ce qui a lieu en saison des pluies, apparaît comme la principale cause de la disparition généralement très rapide des matières organiques dans les sols tropicaux exposés au soleil. Nous avons noté (MOUREAUX 1959) des températures supérieures à 50° en surface et de 38°5 à 3 cm de profondeur ; des températures bien supérieures (jusqu'à 80°) ont, d'ailleurs, été signalées en surface.

La minéralisation rapide des éléments nutritifs liés au stock organique, tout en favorisant la "fertilité spontanée", (MAIGNIEN 1959), a le très grave inconvénient de rendre les sols tropicaux extrêmement fragiles, au point que cette fragilité devient une de leurs caractéristiques essentielles aux yeux de maints observateurs : à partir du moment où le sol est privé des apports de résidus végétaux, à la suite de brûlis ou de défrichement, par exemple, les éléments nutritifs, trop rapidement libérés, peuvent disparaître presque complètement en deux ou trois ans, même sans l'intervention de l'érosion. Le risque est aggravé, à la fois, par les fortes intensités de précipitations (averses orageuses généralement) et la nature souvent kaolinique de l'argile à faible pouvoir de rétention. Dans beaucoup de sols ouest-africains ferrugineux tropicaux, les taux d'argile sont, eux-mêmes, très bas (de l'ordre de 3 % en sols Diors, occupant une grande surface au Sénégal où ils sont surtout cultivés en arachides); quant au pouvoir fixateur dû à la matière organique, sa nature est aussi fragile que la matière organique elle-même sous climat tropical.

Les activités biologiques apparaissent, ainsi, responsables d'un rôle plus décisif dans les sols tropicaux que dans les sols tempérés et c'est dans cette optique que DOMMERGUES (1956) écrivait que "le défrichement des forêts tropicales sèches pour l'installation de cultures semble affecter d'autant plus profondément l'équilibre biologique des sols que ceux-ci sont situés sous un climat plus humide".

Un aspect non abordé ici, mais qui pourrait faire l'objet d'une autre étude, serait de rechercher les décalages d'optimum de température en fonction des niveaux d'humidité. En effet, les Champignons, à l'inverse des Bactéries, semblent plus xérophiles, mais sont moins adaptés aux températures élevées. Ainsi, des niveaux différents d'humidité pourraient amener la prédominance de microflore fongique ou bactérienne avec, toutefois, l'exception probable de métabolismes très spécialisés comme la nitrification.

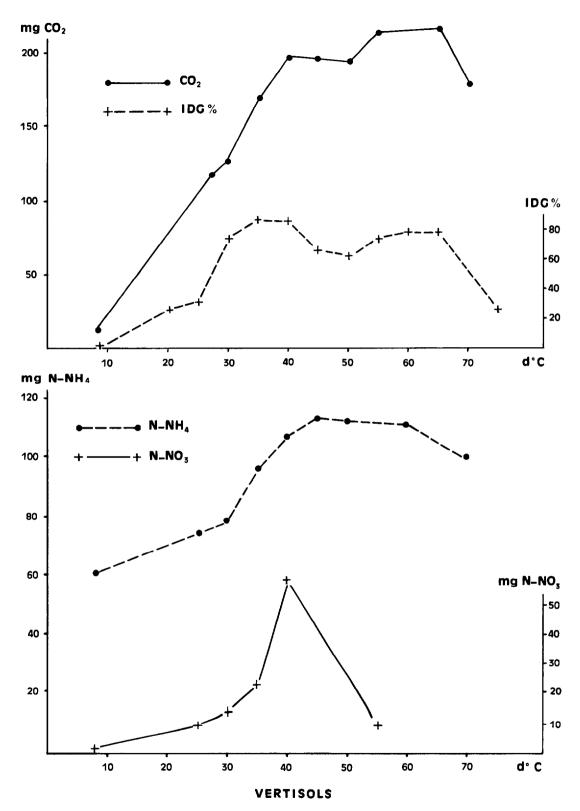


Figure 1 - Influence de la température sur le dégagement de gaz carbonique, la glycolyse, le pouvoir ammonifiant et le pouvoir nitrificateur dans les vertisols

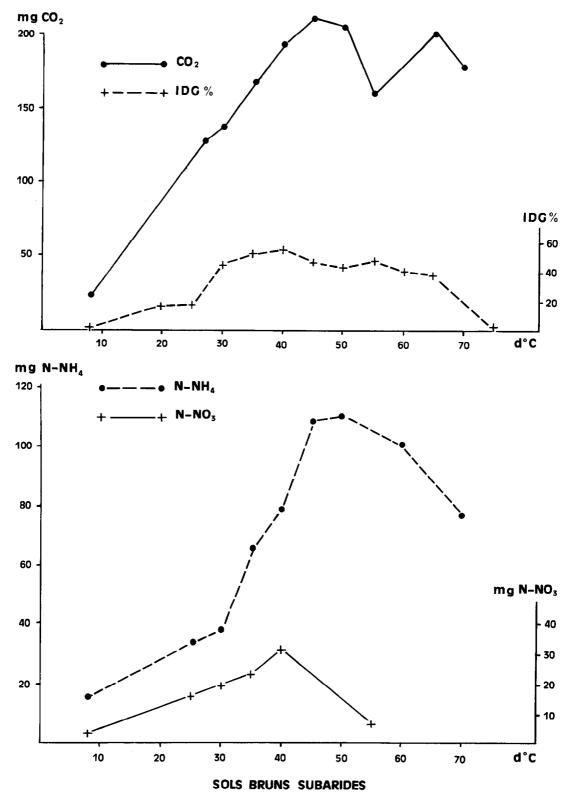
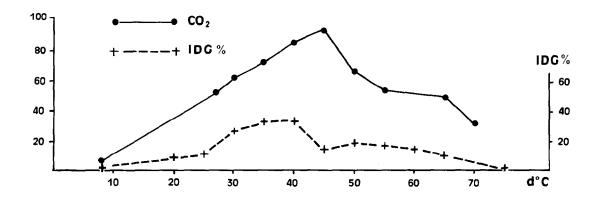
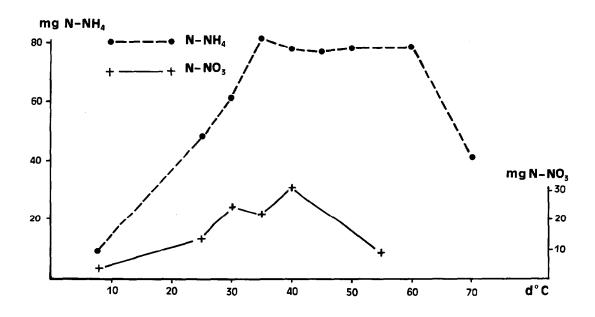


Figure 2 – Influence de la température sur le dégagement de gaz carbonique, la glycolyse, le pouvoir ammonifiant et le pouvoir nitrificateur dans les sols bruns subarides

mg CO₂





SOLS FERRUGINEUX TROPICAUX

Figure 3 - Influence de la température sur le dégagement de gaz carbonique, la glycolyse, le pouvoir ammonifiant et le pouvoir nitrificateur dans les sols ferrugineux tropicaux

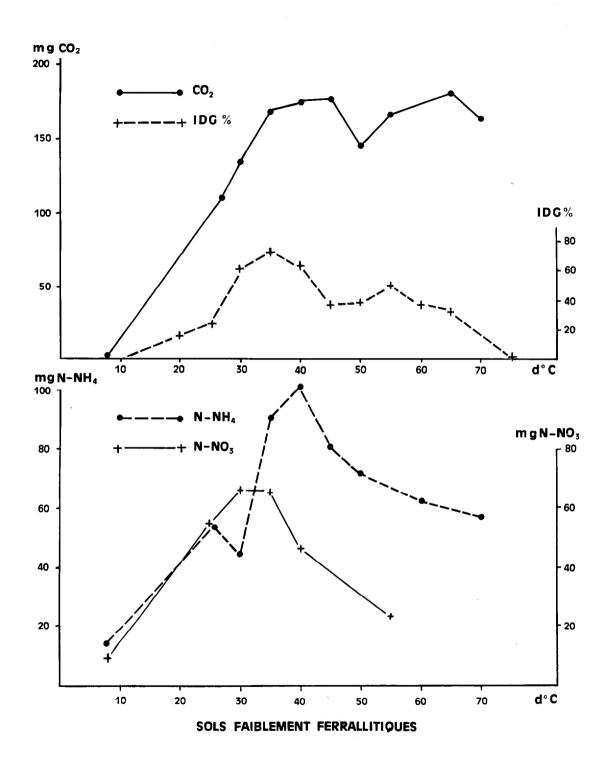


Figure 4 – Influence de la température sur le dégagement de gaz carbonique, la glycolyse, le pouvoir ammonifiant et le pouvoir nitrificateur dans les sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris

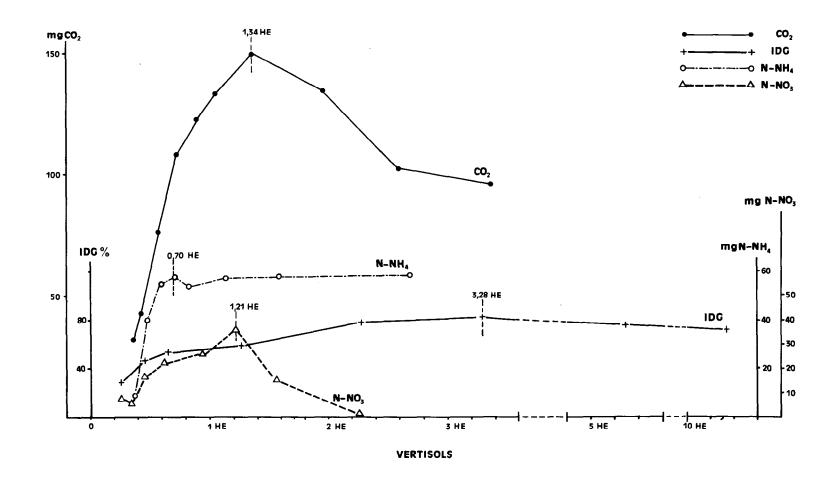


Figure 5 - Influence de l'humidité sur le dégagement de gaz carbonique, la glycolyse, le pouvoir ammonifiant et le pouvoir nitrificateur dans les vertisols

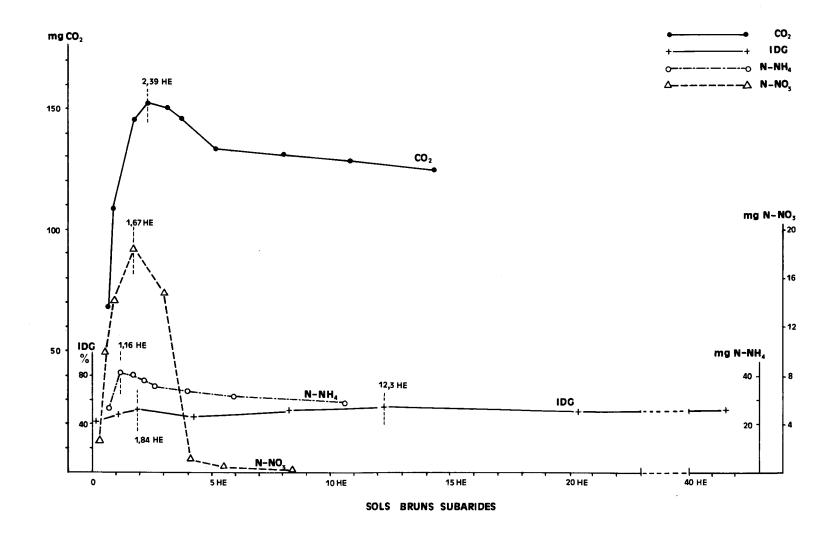


Figure 6 - Influence de l'humidité sur le dégagement de gaz carbonique, la glycolyse, le pouvoir ammonifiant et le pouvoir nitrificateur dans les sols bruns subarides

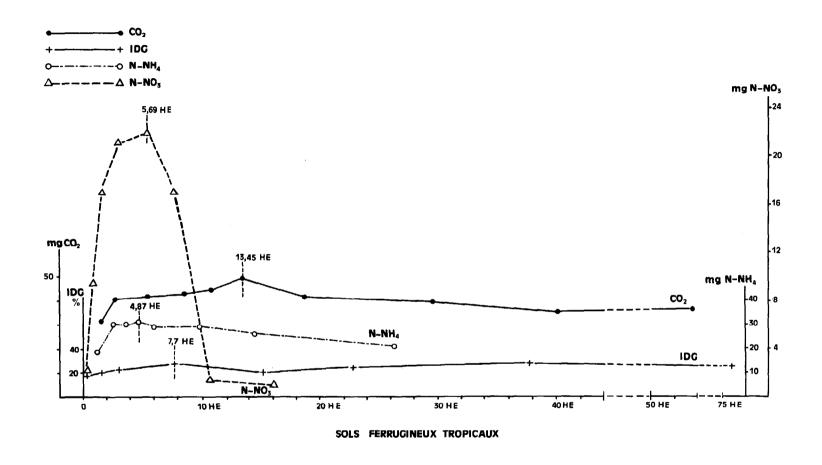


Figure 7 – Influence de l'humidité sur le dégagement de gaz carbonique, la glycolyse, le pouvoir ammonifiant et le pouvoir nitrificateur dans les sols ferrugineux tropicaux

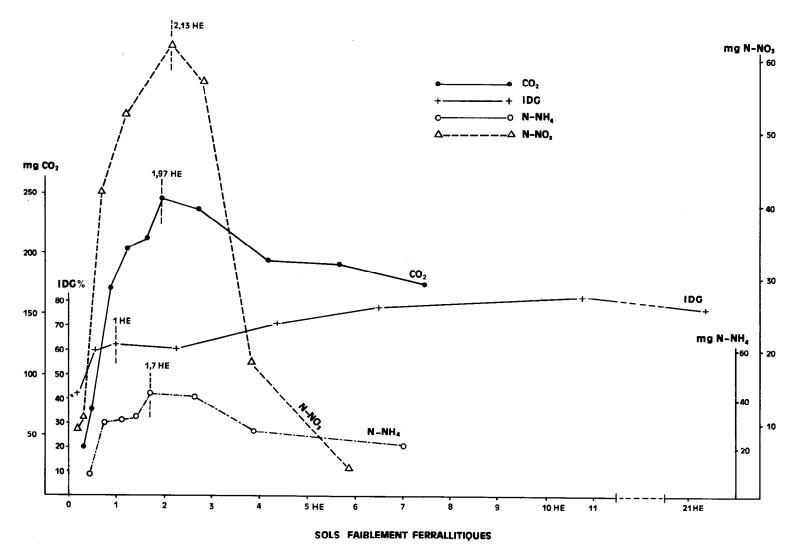


Figure 8 - Influence de l'humidité sur le dégagement de gaz carbonique, la glycolyse, le pouvoir ammonifiant et le pouvoir nitrificateur dans les sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris

BIBLIOGRAPHIE

- BISSET (K.A.) 1962 Bacteria, Livingstone LTD, London, 123 p.
- BREED (R.S.), MURRAY (E.G.) and HITCHENS (A.P.) 1948 Bergey's manual of determinative bacterology, Baltimore 1529 p.
- BUNT (J.S.) and ROVIRA (A.D.) 1955 The effect of temperature and heat treatment on soil metabolism.

 J. Soil Sci., 6, 1 p. 129-136,
- COMBEAU (A.) et QUANTIN (P.) 1963 Observations sur la capacité au champ de quelques sols ferrallitiques. Rapprochement avec les courbes pF-humidité, Science du sol, I, p. 1-7.
- COURT (M.N.), STEPHEN (R.C.) and WAID (J.S.) 1964 Toxicity as a cause of the inefficiency of urea as a fertilizer. J. Soil Sci., 15, I, p. 42-48.
- DEHERAIN (M. P.P.) et DEMOUSSY (M.E.) 1896 Sur l'oxydation de la matière organique du sol. Ann. Agron. XXII, p. 305-337.
- DEMOLON (A.) 1948 Dynamique du sol, Dunod, Paris, 414 p.
- DOMMERGUES (Y.) 1956 Etude de la biologie des sols des forêts tropicales sèches et de leur évolution après défrichement. VIe Congr. Intern. Sci. Sol, Paris V, 98, p. 605-610.
- DOMMERGUES (Y.) 1960 La notion de coefficient de minéralisation du carbone dans les sols. Agron. Trop., 15, p. 54-60.
- DOMMERGUES (Y.) 1962 Contribution à l'étude de la dynamique microbienne des sols en zone semiaride et en zone tropicale sèche. Ann. Agron., 13 (4), p. 265-324.
- FEODOROFF (A.) 1965 Comportement de l'éau dans le sol. Bull. techn. Ing. Serv. Agric. 201, Juillet-Août 1965, p. 1-8.
- FREDERICK (L.R.) 1956 Formation of nitrate from ammonium nitrogen in soils. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 20, 4, p. 496-500.
- GEHU (J.M.) 1963 Importance de certains facteurs dans la microbiologie des sables de dunes. Rapidité d'analyse, profondeur de prélèvement, température d'étuve, Ann. Inst. Pasteur, Paris, 105, n°2, p. 209-217.
- HILGER (F.) 1963 Activité respiratoire de sols équatoriaux. Application de la méthode respirométrique in situ. Bull. Inst. Agr. Gembloux, 31, 2, p. 154-182.
- HULPOI (N.) et al Beziehungen zwischen der Durchlüftung und der Nitrifikationfähigkeit des Bodens. Z. Pflanzenernähr., Dung, Bodenkunde, Bd 113, p. 45-55.
- JUSTICE (J.K.) and SMITH (R.L.) 1962 Nitrification of ammonium sulfate in a calcareous soil as influenced by combinations of moisture, temperature and levels of added nitrogen. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 26, 3, p. 246-250.
- KILLIAN (C.) et FEHER (D.) 1939 Recherches sur la microbiologie des sols désertiques. Ed. Lechevalier, Paris, 127 p.
- LUNDEGÅRDH (H.) 1927 Carbon dioxide evolution of soil and crop growth. Soil. Sci., 23, p. 417-450.
- MAHENDRAPPA (M.K.), SMITH (R.L.) and CHRISTIANSEN (A.T.) 1966 Nitrifying organisms affected by climatic region in Western United States. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 30, I, p. 60-62.
- MAIGNIEN (R.) 1959 Les sols de la Presqu'île du Cap-Vert. Rapp. multigr. Hann-Dakar. Centre ORSTOM, 163 p.
- MEIKLEJOHN (J.) 1953 The nitrifying bacteria: a review, J. Soil Sci. 4, p. 59-68.
- MICHOUSTINE (E.N.) 1953 La loi de zonalité et la microflore du sol. At. Vle Congr. Int. Microb., 6, 17, p. 335-343.

- MOUREAUX (C.) 1959 L'activité microbiologique et ses variations dans l'année en divers sols des Hauts-Plateaux malgaches, Mem. Inst. Sci. Madagascar, Sér. D, IX, p. 121-199,
- MOUREAUX (C.) 1965 Glycolyse et activité microbiologique globale en divers sols ouest-africains. Cah. ORSTOM, Sér. Pédol. III, 1, p. 43-78.
- MOUREAUX (C.) et VAN DEN DRIESSCHE (R.) 1967 Essai de caractérisation microbiologique de quatre groupes de sols ouest-africains. Cah. ORSTOM, Sér. Pédol. en préparation.
- PARKER (D.T.) and LARSON (W.E.) 1962 Nitrification as affected by temperature and moisture content of mulched soils. Soil Sci. Amer. Proc., 26, 3, p. 238-242.
- POCHON (J.) et TCHAN (Y.T.) 1948 Précis de microbiologie des sols. Masson, Paris, 222 p.
- POCHON (J.) et DE BARJAC (H.) 1958 Traité de microbiologie des sols. Dunod, Paris, 685 p.
- WAKSMAN (S.A.) 1952 Soil microbiology. Wiley, New-York, 356 p.