

## L'azote du sol et sa participation au cycle biogéochimique en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire

PAR

France BERNHARD-REVERSAT

Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, Abidjan, Côte-d'Ivoire

### INTRODUCTION

L'importance de l'azote du sol en régions tropicales a été mise en évidence particulièrement par JENNY (1950, 1960), et récemment étudiée en Côte d'Ivoire par de RHAM (1971). Dans une étude générale consacrée aux cycles des éléments minéraux en forêt dense il a paru utile de faire une place spéciale à cet élément. On exposera ici les résultats concernant l'azote du sol, sa minéralisation et l'on tentera de replacer la phase édaphique du cycle dans son contexte, l'écosystème forestier.

### I. — SITES ET MÉTHODES

#### A. Les forêts étudiées.

Le présent travail a été fait dans deux forêts sempervirentes : la forêt du Banco, sur les sables tertiaires qui forment le Sud de la Côte-d'Ivoire, et la forêt de Yapo sur schistes, située 40 km plus au Nord.

La végétation et le climat de ces forêts, étudiés par différents auteurs, ont été rapidement décrits dans une précédente publication (BERNHARD-REVERSAT, HUTTEL et LEMÉE, 1972). Rappelons qu'il s'agit de forêts ombrophiles sempervirentes recevant annuellement en moyenne 2 100 mm (au Banco) et 1 800 mm (à Yapo) de précipitations.

Dans la forêt du Banco les 2 sites choisis sont situés l'un sur le plateau (Banco I) et l'autre dans un talweg bien drainé se trouvant à 50 m plus bas environ (Banco II). La végétation diffère peu entre les deux stations. A Yapo un seul site est étudié, situé sur le plateau dont le sol est gravillonnaire.

## B. Les sols.

### 1. Généralités.

La litière et sa décomposition ont déjà été décrites ainsi que quelques caractères des sols (BERNHARD-REVERSAT, 1972). Il s'agit dans les deux forêts de sols ferrallitiques fortement lessivés. Les sols du Banco sont très pauvres en éléments minéraux, la pauvreté en cations étant nettement plus accentuée au Banco I (plateau) qu'au Banco II (talweg). Le sol de Yapo est sensiblement plus riche, si l'on considère la terre fine, mais il contient 60 à 80 % de graviers.

L'humidité de ces sols est rarement très basse. La figure 6 montre les fréquences d'humidités obtenues par des mesures mensuelles. Les valeurs extrêmes observées, sont exprimées en pourcentage de l'humidité équivalente : 40 et 120 % au Banco I et au Banco II, 35 et 90 % à Yapo.

### 2. Le carbone du sol.

Les teneurs en carbone ont été analysées à plusieurs reprises. La variabilité est grande dans l'horizon 0-10 cm, et on a utilisé pour cet horizon les valeurs moyennes de mesures faites mensuellement pendant 2 ans. En profondeur les variations sont moins importantes. La figure 1 montre la répartition obtenue.

La teneur en carbone est faible sur tout le profil au Banco II, alors qu'elle est élevée en surface au Banco I et à Yapo. Vers 50 cm on trouve des valeurs proches pour les trois sols.

La teneur moyenne de l'horizon supérieur est de 32,5 %  $\pm$  2,5 au Banco I, 13,2  $\pm$  1,3 au Banco II et 40,7  $\pm$  2,5 à Yapo (avec l'intervalle de confiance pour un risque de 5 %). Les variations saisonnières suivent celles de l'azote et seront discutées plus loin.

Le stock ainsi constitué dans les 50 premiers cm du sol est d'environ 100 t/ha au Banco I, 60 t/ha au Banco II et 40 t/ha à Yapo, ce qui représente respectivement 170, 100 et 70 t/ha de matière organique. Par rapport à ces valeurs la litière sur le sol représente une quantité de matière organique négligeable avec 2,5 t/ha au Banco I, 1,9 t/ha au Banco II et 2,0 t/ha à Yapo.

Les mesures de la minéralisation du carbone ont été faites par incubation du sol en étuve 7 jours à 30°, selon la méthode décrite par DOMMERGUES (1960). Les taux de minéralisation par g de sol sont donnés à la figure 2. Le sol de Yapo se distingue par une minéralisation qui reste appréciable dans les horizons inférieurs.

L'activité biologique des horizons 0-10 cm a été mesurée en fonction de l'humidité du sol par la même méthode. Les sols sableux montrent une zone assez large, allant de 40 à 100 % de l'humidité équivalente, où l'humidité du sol n'a pas beaucoup d'influence sur l'activité biologique globale. Pendant la plus grande partie de l'année on se trouve dans ces conditions sur le terrain, et on n'a pas observé de valeurs de l'humidité inférieures à 40 %.

## C. Généralités sur les méthodes employées.

Les méthodes particulières seront décrites par la suite mais quelques données générales sont valables pour l'ensemble.

Les analyses du carbone organique et de l'azote total ont été faites par le laboratoire central d'analyse des sols et eaux à l'ORSTOM, à Adiopodoumé, sur des sols séchés à l'air.

Les autres analyses et toutes les expériences ont été faites sur le sol frais, et dont l'humidité était mesurée sur un échantillon séché à 100°<sup>1</sup>. Le sol humide ne pouvant être tamisé, on s'est contenté de retirer à la main les racines et débris végétaux. Pour les sols de Yapo, qui sont gravillonneux, on a déterminé après analyse la quantité de graviers présents dans l'échantillon utilisé par lavage sur un tamis (2 mm); ceci a permis de rapporter les résultats à la terre fine.

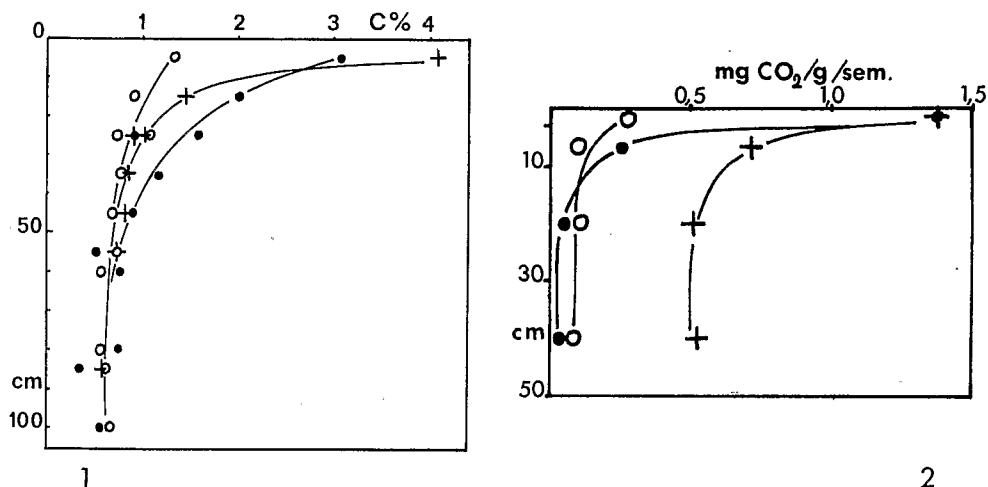


FIG. 1. — Répartition verticale du carbone organique du sol (plusieurs séries de mesures sont représentées) :

Cercles noirs : Banco I  
Cercles blancs : Banco II  
Croix : Yapo

FIG. 2. — Minéralisation du carbone en étuve en fonction de la profondeur du sol par g de sol :

Cercles noirs : Banco I  
Cercles blancs : Banco II  
Croix : Yapo

Le calcul des quantités par hectare a été fait à l'aide des densités apparentes du sol mesurées par HUTTEL (1970) au densitomètre à membrane (Banco) ou au cylindre (Yapo). Pour les sols de Yapo on a tenu compte des graviers en utilisant les pourcentages pondéraux moyens mesurés sur 40 échantillons pour chaque horizon.

L'azote minéral a été extrait par agitation du sol 30 minutes avec une solution de NaCl à pH 2,5 pour l'azote ammoniacal, et de Ag SO<sub>4</sub> et CuSO<sub>4</sub> pour l'azote nitrique; dans ce dernier cas on précipite ensuite les sels par addition de chaux et de MgCO<sub>3</sub>. Après centrifugation les dosages ont été faits par colorimétrie : réactif de Nessler pour l'ammoniaque, et acide phénol disulfonique pour les nitrates.

La méthode d'extraction est adaptée à la litière, celle-ci étant broyée au broyeur à lames dans la solution d'extraction. Les extraits obtenus sont souvent colorés; il est possible de décolorer les extraits contenant l'azote ammoniacal avec du

(1) Par la suite l'eau du sol est toujours exprimée en % du sol humide.

charbon actif. Néanmoins le plus souvent les dosages ont été faits non pas par colorimétrie, mais par microdiffusion dans les boîtes de Conway, selon la méthode décrite par BREMNER (1965).

## II. — L'AZOTE DU SOL

### A. Azote total.

La répartition de l'azote total (figure 3) ressemble à la répartition du carbone : teneur élevée en surface au Banco I et à Yapo, et diminution rapide dans les horizons inférieurs ; teneur plus faible au Banco II dans l'horizon 0-10 cm ; vers 30-40 cm les valeurs sont peu différentes dans les trois sols.

Dans l'horizon 0-10 cm les teneurs ont été mesurées toutes les 4 semaines sur un mélange de 10 prélèvements pendant environ 2 ans. Les moyennes figurent au tableau 1.

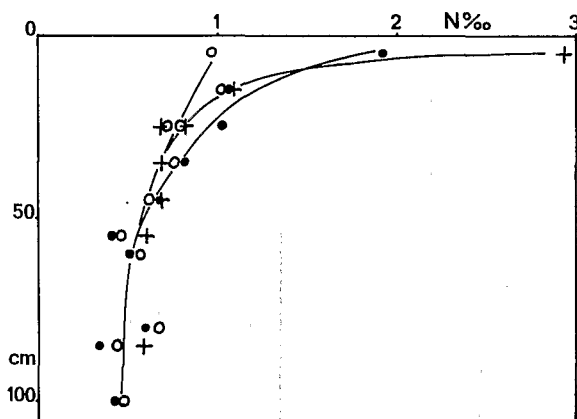


FIG. 3. — Répartition de l'azote total du sol (plusieurs séries de mesures sont représentées) :  
Cercles noirs : Banco I  
Cercles blancs : Banco II  
Croix : Yapo

TABLEAU 1

Azote total du sol et rapport C/N

Station	Nombre de mesures	Teneur <sup>(1)</sup> ‰ 0-10 cm	Quantité 0-10 cm kg/ha	Quantité 0-50 cm kg/ha	C/N 0-10 cm	Corrélation C et N
Banco I.....	28	1,91 ± 0,17	1720	6500	17,0	0,89
Banco II.....	28	0,96 ± 0,11	1220	5800	13,8	0,89
Yapo.....	19	2,94 ± 0,23	1560	2600	13,8	0,57

(1) et intervalle de confiance pour un risque de 5%.

La teneur de l'horizon superficiel varie beaucoup au cours de l'année sans qu'il soit possible de mettre en évidence une influence saisonnière, comme le montre la figure 4. Il semble cependant exister un pic en août-septembre au Banco I.

La corrélation entre les teneurs en carbone et azote dans ce même horizon est bonne et le rapport C/N est relativement peu variable au Banco (tableau 1). Par son C/N plus élevé, le sol du Banco I est le moins favorable à la décomposition de la matière organique.

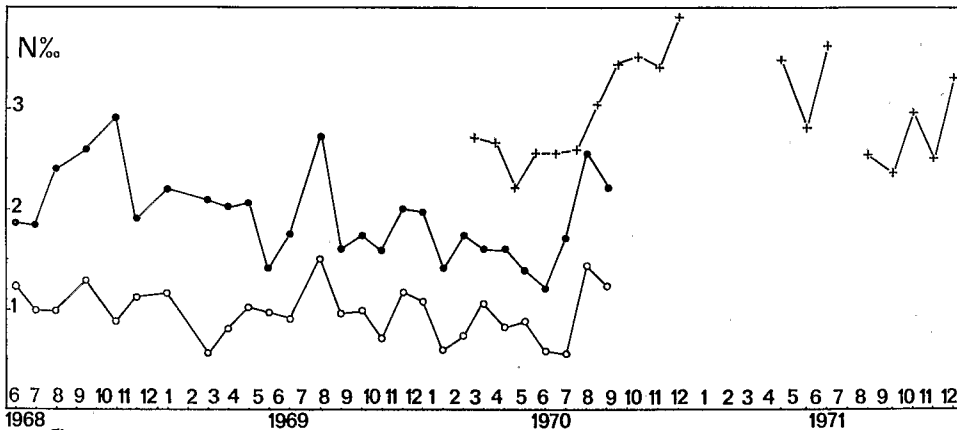


Fig. 4. — Variations de la teneur en azote total au cours de l'année entre 0 et 10 cm :

Cercles noirs : Banco I  
Cercles blancs : Banco II  
Croix : Yapo

Le stock d'azote ainsi constitué dans les 50 premiers cm a été calculé (tableau 1). Il est beaucoup plus faible à Yapo, où l'horizon 0-10 cm participe pour plus de la moitié, qu'au Banco où les horizons inférieurs ont une part relativement importante. La litière sur le sol représente en moyenne, 30 à 50 kg/ha.

Le tableau 1 montre que la teneur seule, ou la quantité par unité de surface ne suffisent pas comme information. Aussi est-il difficile d'établir des comparaisons.

Pour JENNY (1950, 1960) il y a 4 à 5 fois plus d'azote dans les sols tropicaux que dans les tempérés, et les valeurs qu'il donne de la quantité d'azote dans un sol forestier de Colombie, 30.000 kg/ha pour l'horizon 0-110 cm, dépasse de beaucoup ce que nous obtiendrions sur la même profondeur. D'autres auteurs donnent des valeurs du même ordre que celles du tableau 1, pour des forêts ombrophiles : 1.500-2.500 kg/ha pour l'horizon 0-15 cm (BARTHOLOMEW et al., 1953, au Zaïre), 1.500-3.600 kg/ha pour l'horizon 0-8 cm (CORNFORTH, 1970, à Trinidad).

Les teneurs indiquées pour les horizons superficiels de forêts ombrophiles

sont souvent plus élevées qu'au Banco et comparables au sol de Yapo : 2,84 ‰ à 5 cm (SINGH, 1968, en Inde), 2,9 ‰ pour l'horizon 0-5 cm (BATES, 1960, Nigeria). Les sols forestiers de l'Amazonie semblent avoir des teneurs comparables à celles du Banco : 1,58 ‰ pour l'horizon 0-3 cm (STARK, 1970), 1,1 ‰ pour l'horizon 0-15 cm (WILLIAMS et al., 1972).

BIRCH et FRIEND (1956) dans l'Est Africain ont observé une corrélation positive entre la pluviosité et la teneur en azote du sol, indépendamment du type de sol. Pour JENNY (1960) la pluviosité présente une corrélation avec l'azote du sol, les autres facteurs étant constants, mais le substratum et la température ont aussi une influence. Les résultats obtenus au Banco montrent que sur un même substratum (sables tertiaires) et avec un même climat la teneur en azote passe du simple au double avec un C/N différent. D'autre part le substrat a une influence plus grande que la pluviosité puisqu'à Yapo, malgré une pluviosité plus faible, la teneur en azote est plus élevée qu'au Banco.

### B. Azote minéral.

La litière sur le sol a été analysée tous les 3 mois sur un échantillon fait de 10 prélèvements. Les quantités d'azote nitrique sont négligeables, mais les quantités d'azote ammoniacal sont plus importantes et représentent 0,5 kg/ha au Banco I et à Yapo, et 1 kg/ha au Banco II.

Dans l'horizon 0-10 cm du sol les analyses ont été faites régulièrement, et les teneurs en azote minéral sont très variables au cours de l'année. Les valeurs moyennes figurent au tableau 2.

TABLEAU 2

#### Azote minéral dans l'horizon 0-10 cm

Station	N-NH <sub>4</sub>		N-NO <sub>3</sub>	
	ppm	kg/ha	ppm	kg/ha
Banco I.....	8,7±1,9	7,8	4,6±1,0	4,1
Banco II.....	5,9±1,1	7,5	3,0±0,9	3,8
Yapo.....	10,9±2,5	5,8	7,3±3,1	3,9

Ces sols ont une teneur très faible en azote minéral. Sa répartition en profondeur varie selon la saison, et en particulier les valeurs sont faibles en saison pluvieuse dans les horizons profonds. Les différents résultats obtenus montrent que l'azote ammoniacal se trouve principalement dans les 3 premiers centimètres du sol; l'azote nitrique, moins abondant dans l'horizon 0-3 cm que l'azote ammoniacal, diminue également dans les horizons inférieurs, mais relativement moins rapidement (fig. 5).

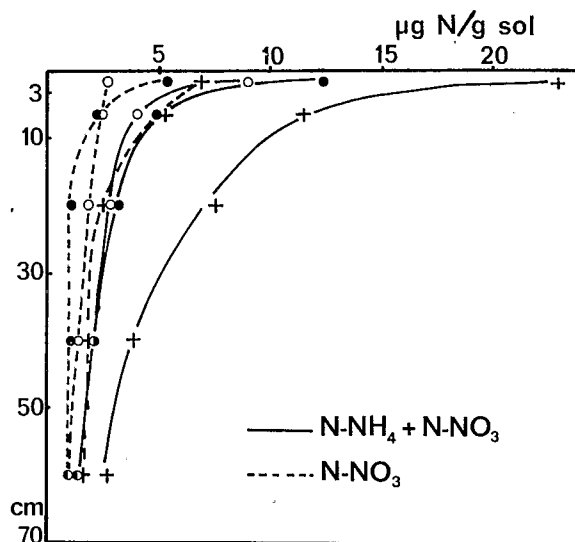


FIG. 5. — Exemple de répartition verticale de l'azote minéral du sol (juillet 1970) :

Cercles noirs : Banco I  
Cercles blancs : Banco II  
Croix : Yapo

## II. — MINÉRALISATION NETTE DE L'AZOTE DU SOL

### A. Étude en laboratoire.

L'étude *in vitro* est nécessaire pour déterminer le rôle de divers facteurs. Les incubations ont été faites en étuve à 30°, l'humidité des sols étant réajustée régulièrement.

#### 1. Taux de minéralisation en fonction de l'horizon.

Des échantillons de différentes profondeurs ont été prélevés et mis en incubation pendant 2 semaines. On a observé des variations importantes du taux de minéralisation lors de répétitions faites à différentes périodes, et de nombreuses mesures auraient été nécessaires pour donner une valeur absolue. Néanmoins la tendance générale reste la même : l'ammonification est encore appréciable dans le sol de l'horizon profond, bien que plus faible que dans le sol superficiel. La nitrification n'est importante que dans les horizons supérieurs (tableau 3).

Les mesures faites par CUNNINGHAM (1962) au laboratoire et par de RHAM (1971) sur le terrain confirment la faible minéralisation de l'azote en profondeur. Aussi avons-nous principalement étudié, dans ce qui suit, l'horizon 0-10 cm.

#### 2. Taux de minéralisation en fonction de l'humidité du sol.

Pour chaque station des incubations de 2 semaines ont été faites avec le sol de l'horizon 0-10 cm, ajusté à des humidités variées.

TABLEAU 3

Gain en N minéral en 2 semaines (p.p.m.)

Horizon cm	Banco I		Banco II		Yapo	
	N-NO <sub>3</sub>	N-NH <sub>4</sub>	N-NO <sub>3</sub>	N-NH <sub>4</sub>	N-NO <sub>3</sub>	N-NH <sub>4</sub>
0-3	15,9	18,6	5,9	19,2	37,0	—
3-10	4,3	14,8	2,3	17,2	5,5	—
30-50	2,1	11,7	0	11,5	0	—

Les résultats (fig. 6) montrent une grande sensibilité de la minéralisation à l'humidité du sol, le taux maximum étant obtenu pour des teneurs en eau différentes selon la station : de 15 à 18 % au Banco I, de 8 à 12 % au Banco II, de 30 à 35 % à Yapo. Ces valeurs sont nettement inférieures à la capacité de rétention moyenne de ces sols et représentent 65 à 75 % de celle-ci pour les sols du Banco I et du Yapo, 50 à 65 % pour le sol du Banco II. La figure 6 montre que ces humidités correspondent approximativement aux humidités les plus fréquentes sur le terrain (d'après les mesures faites toutes les 4 semaines pendant 2 ans ou plus). Pour les humidités faibles et élevées, il n'y a pratiquement pas de nitrification.

Des résultats similaires ont été obtenus par MOUREAUX (1967) avec un sol forestier de Casamance (Sénégal), où la nitrification maximale est obtenue à 17 % d'humidité, la zone optimale est peu étendue, la nitrification est très faible aux faibles et fortes humidités.

Dans les zones tempérées, l'influence de l'humidité a été également observée (HULPOI et al., 1970 ; SABEY, 1971).

### 3. Dénitrification.

La courbe de minéralisation en fonction de l'humidité du sol montre, dans le cas du Banco I, une diminution de la quantité d'azote minéral par rapport au sol initial. Des humidités de cet ordre pouvant s'observer sur le terrain pendant de courtes périodes on a mesuré la rapidité du phénomène de disparition de l'azote minéral par des incubations de 24 h et 48 h, avec du sol humidifié et enrichi en KNO<sub>3</sub> à raison de 10 µg de N-NO<sub>3</sub> par g de sol frais. La perte d'azote nitrique après 24 heures est de 85 à 90 %, et en 2 jours elle est presque totale dans les sols les plus humides (tableau 4).

La rapidité de la perte de nitrate a été observée sur d'autres sols : VANCLEEMPUT (1971) note qu'elle peut se faire en 40 heures dans les conditions expérimentales qu'il utilise.

Le tableau 4 montre, parallèlement à la diminution des nitrates, une augmentation importante de l'azote ammoniacal. D'après TUSNEEM et PATRICK (1971), l'accumulation d'ammonium n'est pas due à une réduction des nitrates, qui ne se fait qu'en quantité insignifiante dans les sols saturés, mais à l'absence de nitrification. De plus la libération d'NH<sub>4</sub> se ferait plus rapidement en



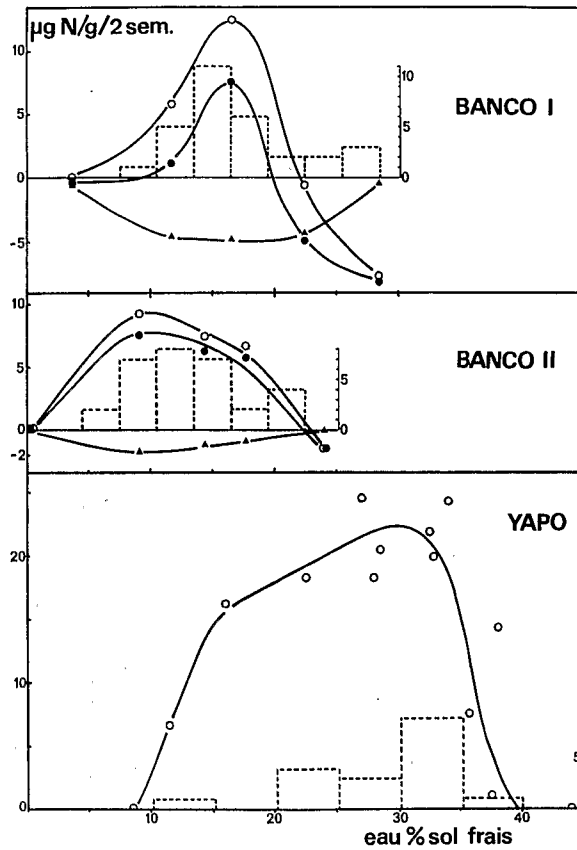


FIG. 6. — Influence de l'humidité du sol sur la minéralisation de l'azote en 2 semaines d'incubation en étuve :

Cercles noirs :  $N\text{-NO}_3 + N\text{-NH}_4$   
 Cercles blancs :  $N\text{-NO}_3$   
 Triangles :  $N\text{-NH}_4$

Histogramme et échelle de droite : fréquence des humidités du sol en forêt d'après des mesures faites toutes les 4 semaines.

conditions anaérobies, du fait de la diminution des besoins des micro-organismes.

Dans la mesure où l'azote ammoniacal s'accumule et n'est pas transformé en nitrates, les pertes occasionnées par une période de saturation du sol sont faibles, le sol ne pouvant perdre que la très petite quantité de nitrates présente. Néanmoins ces sols étant bien drainés se trouvent rapidement à une humidité favorable à la nitrification, et c'est dans la mesure où la saison des pluies est faite d'alternances de journées pluvieuses et de journées sèches que la dénitrification peut représenter une perte sensible.

TABLEAU 4

Évolution de l'azote minéral après 2 jours d'incubation de sol enrichi en  $\text{KNO}_3$  et porté à une humidité élevée. Teneurs en  $\mu\text{g/g}$  sol sec

	Banco I			Banco II			Yapo		
	h %*	N- $\text{NO}_3$	N- $\text{NH}_4$	h %*	N- $\text{NO}_3$	N- $\text{NH}_4$	h %*	N- $\text{NO}_3$	N- $\text{NH}_4$
Sol initial.....	17	22	6	17	19	5	25	27	12
Sol après incubation.....	24	29	7	19	23	5	31	35	10
	27	18	14	24	4	13	34	36	9
	33	0	18	29	0	24	38	1	27

\* Eau du sol en % du sol humide. Les humidités équivalentes moyennes sont de 24 %, 18 % et 45 % respectivement.

#### 4. Mesure de la minéralisation potentielle.

Des mesures de deux types ont été faites : mesure de l'activité uréase, et mesure de la minéralisation dans des sols enrichis en urée.

La mesure de l'activité uréase a été faite selon la méthode de MAC LAREN et al. (1957), en dosant l'ammoniac dégagé dans une boîte de Conway. Cette méthode a l'inconvénient de ne pas tenir compte de l'absorption de l'ion  $\text{NH}_4$  par le complexe absorbant du sol, ni de la nitrification. On considère que ces valeurs sont négligeables étant donnée la faible capacité d'échange des sols, et l'absence de nitrification en conditions saturées.

Les répétitions ont été faites sur 8 ou 9 prélèvements de l'horizon 0-10 cm. Les résultats sont donnés au tableau 5. La différence entre les deux stations du Banco est assez faible (significative avec 10 % de risques) ; par contre l'activité uréase est nettement plus élevée dans le sol de Yapo que dans celui du Banco. A Yapo et au Banco I elle est significativement liée à l'humidité du sol au moment du prélèvement. La comparaison des stations montre une absence de relation avec la teneur en matière organique, déjà notée par certains auteurs (PANCHOLY et RICE, 1973) contrairement à ce qui est souvent admis (SKUJINS, 1967).

TABLEAU 5

Activité uréase en  $\mu\text{g N}$  libéré/g sol sec/heure

	Banco I	Banco II	Yapo
Nombre.....	9	9	8
Moyenne.....	10,2	13,2	25,7
Écart type de la moyenne.....	0,8	1,3	2,7
Corrélation avec humidité.....	0,67 S. 5 %	0,43 n.s.	0,77 S. 1 %

Quelques mesures faites avec le sol de l'horizon 20-30 cm montrent que l'activité uréase y est du même ordre que dans l'horizon 0-10 au Banco (rapportée au poids de sol sec) ; la faible minéralisation en profondeur serait donc principalement due à l'absence d'azote utilisable par les microorganismes. Par contre à Yapó l'activité uréase est plus faible dans le sol de l'horizon 20-30 cm.

La minéralisation de l'azote a été mesurée sur les sols de l'horizon 0-10 cm enrichis en urée à raison d'environ 0,7 mg d'urée par g de sol frais, et ajustés à une humidité située dans la zone optimum pour la minéralisation. Celle-ci est très rapide et un palier est atteint en 1 semaine ; cependant pour observer l'influence sur la nitrification on a prolongé l'incubation jusqu'à 2 semaines. Les résultats figurent au tableau 6. Le gain en azote minéral montre la même tendance que l'activité uréase, et diminue dans le sens Yapó - Banco II - Banco I. La nitrification est plus influencée par un apport (indirect) en  $\text{NH}_4$  dans le sol du Banco II dont la teneur en azote organique est plus faible que dans le sol des deux autres stations.

Ces résultats seront discutés en relation avec la minéralisation sur le terrain.

TABLEAU 6

Minéralisation de l'azote dans des sols enrichis en urée - en  $\mu\text{g N/g sol sec}$   
E : sol enrichi, T : témoins

		Banco I		Banco II		Yapó	
		E	T	E	T	E	T
N minéral total	teneur initiale..	15	15	8	8	10	10
	gain.....	206	17	214	14	286	28
N- $\text{NO}_3$	teneur initiale..	8	8	3	3	4	4
	gain.....	49	17	79	15	94	29

##### 5. Minéralisation de l'azote dans la litière.

La minéralisation a été mesurée sur de la litière prélevée sur le sol. On obtient en 10-12 jours une minéralisation de 1,7 à 2,0 mg d'azote par g de feuilles, ce qui représente un taux de 10 % de l'azote total de la litière. Dans les mêmes conditions expérimentales et après un même temps le sol superficiel montre une minéralisation de l'ordre de 1 % de l'azote total ; la litière est donc un milieu très favorable à une minéralisation active.

#### B. Minéralisation de l'azote en forêt.

##### 1. Méthode.

La méthode utilisée est maintenant classique. Une description critique en a été faite par LEMÉE (1967). On mélange 10 prélèvements de sol de l'horizon

zon 0-10 cm. L'échantillon ainsi constitué est utilisé pour remplir des boîtes cylindriques ouvertes qui sont ensuite placées dans le sol, l'ouverture vers le bas à 10 cm de la surface. Cette méthode a été utilisée de préférence à celle qui consiste à enfoncer les boîtes vides dans le sol afin de les remplir de sol non perturbé (LEMÉE, 1967). En effet la variabilité, très grande en forêt tropicale, est diminuée par le mélange des prélèvements qui permet également d'obtenir un échantillon initial représentatif. On a fait 4 répétitions par stations et les boîtes sont laissées sur place pendant 4 semaines avant d'analyser leur teneur en azote minéral.

Un essai a été fait pour comparer la minéralisation dans les sols perturbés (mélange de plusieurs prélèvements) et dans les sols non perturbés (boîtes enfoncées dans le sol). On a fait 8 répétitions de chaque traitement, les prélèvements étant intercalés sur 0,25 m<sup>2</sup> avec les boîtes contenant le sol non perturbé. Après 4 semaines on a mesuré la teneur en azote minéral du contenu des 16 boîtes. Les résultats ont montré une variabilité beaucoup plus grande dans les sols en place, et 2 résultats anormalement élevés ont dû être supprimés pour rendre la comparaison possible (l'un était dû à du bois peu décomposé, l'autre à la présence de nombreuses galeries de termites). Cette correction faite, on obtient les résultats du tableau 7.

TABLEAU 7

Comparaison des variances et moyennes des sols en place (P) et des sols mélangés (M)

	Humidité %		N-NO <sub>3</sub> ppm		N-NH <sub>4</sub> ppm		N minéral total ppm	
	P	M	P	M	P	M	P	M
Moyenne.....	19,6	22,0	27,6	33,4	9,3	4,2	35,7	37,6
Variance.....	9,1	5,4	25,2	9,2	17,8	0,19	52,1	10,4
Test F..... entre variances...	1,69 N.S.		2,75 N.S.		93,7 S***		5,03 S*	
Test t..... entre moyennes...	1,74 N.S.		0,82 N.S.		—		0,69 N.S.	

N.S. : Non significatif.

S\* : Significatif à un seuil de 5 %.

S\*\*\* : Significatif à un seuil de 1‰.

La comparaison des variances montre encore un coefficient « F » trop élevé pour qu'on puisse comparer les moyennes d'azote ammoniacal. On considère comme valables les autres comparaisons de moyennes (malgré un F légèrement trop élevé pour l'azote minéral total). On peut donc conclure du tableau 4 qu'on n'a mis en évidence aucune influence significative de la perturbation du sol sur la minéralisation contraire à ce qui a été observé par LEMÉE (1967) sur un sol forestier en France. D'autre part on a montré l'exis-

tence d'une variabilité importante et la nécessité de prélèvements nombreux pour former un échantillon.

La moyenne des 23 mesures effectuées au Banco et échelonnées sur plus de deux ans a été faite. Cette valeur, donnant la minéralisation moyenne par 4 semaines, a été multipliée par 13 pour avoir la minéralisation annuelle. A Yapo les mesures ont été faites moins régulièrement et la moyenne est calculée sur 13 valeurs de la minéralisation échelonnées sur 20 mois ; les chiffres sont donc plus approximatifs.

Les mesures sur la litière ont également été faites 4 fois en un an à partir de 10 prélèvements de la litière sur toute son épaisseur. Une partie de l'échantillon sert à la mesure des teneurs initiales, et le reste est réparti en 4 répétitions : la litière est posée dans un cadre sur le sol nu, recouvert d'un toit en plastique ; elle est analysée après 4 semaines.

## 2. Le sol superficiel.

Les mesures faites toutes les 4 semaines (fig. 7) ne mettent en évidence aucune influence saisonnière importante ; un maximum en septembre-octobre au Banco I est peu marqué ; la comparaison avec les résultats de de RHAM (1971) qui trouve un maximum en avril-mai, fait penser que ni l'un ni l'autre de ces maxima n'est significatif, ce que suggère également l'allure en dent de scie des courbes. Cette absence de variation saisonnière peut s'expliquer par l'absence de longue période sèche, la saison dite sèche étant caractérisée par une pluviosité qui reste appréciable ; d'autre part nous avons vu que l'influence bénéfique de la saison des pluies peut être diminuée par des phases de dénitrification.

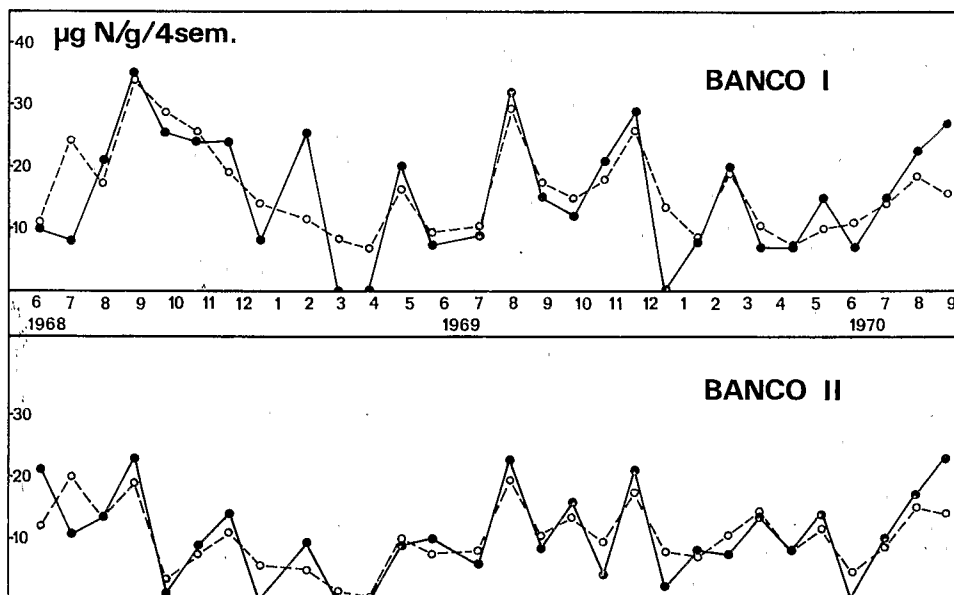


FIG. 7. — Variations de la minéralisation de l'azote *in situ* au cours de l'année :  
Cercles noirs :  $N-NO_3 + N-NH_4$   
Cercles blancs :  $N-NO_3$

Les valeurs moyennes et annuelles du taux de minéralisation sont données au tableau 6.

TABLEAU 8

## Production d'azote minéral en forêt dans l'horizon 0-10 cm

Station	Nombre de mesures	N-NO <sub>3</sub> µg/g sol/4 sem.	N-NO <sub>3</sub> kg/ha/an	N-NH <sub>4</sub> + N-NO <sub>3</sub> kg/ha/an	Taux annuel % de N total
Banco I.....	23	14,4	168	167	9,8
Banco II.....	23	9,2	152	156	12,5
Yapo.....	13	18,0	123	125	8,0

Les valeurs de la production d'azote minéral à l'hectare au Banco ne sont pas très éloignées de celles qui ont été trouvées par de RHAM (1971) dans cette forêt (142 et 125 kg/ha/an), compte tenu du fait qu'il considère l'horizon 0-5 cm. Les valeurs qu'il trouve à Yapo nous semblent trop élevées : en effet les valeurs que nous trouvons au tableau 8 correspondent approximativement, pour les trois sites, à l'apport annuel d'azote par la litière.

Nos résultats montrent que tout l'azote minéralisé est nitrifié contrairement à ce qui se passe dans les forêts tempérées à sols acides (LEMÉE, 1967 ; VLASSAK, 1970 ; ELLENBERG, 1971), et de RHAM (1971) fait remarquer que ces sols de forêts tropicales humides ressemblent à des mulls de climat tempéré, malgré un pH bas. Cette nitrification active va à l'encontre des résultats obtenus par des méthodes bactériologiques par JACQUEMIN et BERLIER (1956) qui montrent un pouvoir nitrifiant très faible dans une forêt secondaire sur sables tertiaires de Côte d'Ivoire. En forêt tropicale sèche (Casamance), DOMMERGUES (1956) trouve également un pouvoir nitrifiant élevé, et d'après de RHAM (1973) la présence d'arbres, opposée au milieu herbacé, est plus importante que le facteur pluviosité pour une bonne minéralisation de l'azote.

Les taux de minéralisation annuelle exprimés par rapport à l'azote total (tableau 6) montrent la valeur la plus élevée au Banco II et la plus faible à Yapo malgré un rapport C/N identique dans ces deux stations. Les mesures faites au laboratoire montrant une minéralisation plus active dans le sol de Yapo en présence d'urée, on peut penser qu'en forêt de Yapo l'azote organique se trouve sous une forme difficilement décomposable (il pourrait s'agir d'une protection par les colloïdes argileux). Ceci correspond également au fait que la quantité d'azote total dans l'horizon 0-10 cm est peu différente au Banco et à Yapo alors que l'apport annuel d'azote par la litière est plus faible à Yapo (BERNHARD, 1970). On peut donc conclure soit que le turn-over de l'azote du sol est plus long à Yapo, soit qu'à côté d'une masse d'azote qui participe au cycle édaphique, il existe un stock d'azote immobilisé à long terme. La présence en forêt tropicale d'un humus « inactif » ne participant pas au cycle de la matière organique a été suggérée par certains auteurs (de BOISSEZON, 1973). La proportion en serait plus élevée à Yapo, en relation vrai-

semblablement avec la présence d'argile. CUNNINGHAM (1962) suppose que c'est la matière organique fraîche qui produit l'azote minéral en forêt tropicale.

La différence de taux de minéralisation par rapport à l'azote total observée entre les deux stations du Banco correspond bien, d'après les mesures en laboratoire, à une capacité de minéralisation plus faible sur le plateau, en relation avec un pH plus bas et un C/N plus élevé. Ce dernier facteur a en effet une influence sur l'immobilisation de l'azote par la microflore (ALLISON, 1957).

En considérant à chaque prélèvement le rapport entre l'azote nitrifié et l'azote total du sol, on observe une corrélation très significative au Banco :  $r = 0,61$  au Banco I et  $0,79$  au Banco II. La teneur en azote total semble donc être un des facteurs déterminant l'importance de la minéralisation. CORNFORTH (1971) et CUNNINGHAM (1962) avec des sols de forêts tropicales trouvent une relation entre l'azote minéralisable et l'azote total. Les sols de Yapo, pour lesquels nous n'avons que 13 mesures, ne montrent pas de corrélation significative ( $r = 0,55$ ).

### 3. La litière.

Les mesures de la minéralisation ont été faites à 4 périodes de l'année, et extrapolées à 3 mois chacune, pour obtenir un ordre de grandeur de la quantité d'azote minéral produit dans la litière. Les valeurs des gains en 4 semaines varient de 200 à 700  $\mu\text{g/g}$  de litière au Banco II, de 230 à 270  $\mu\text{g/g}$  au

TABLEAU 9

Production d'azote minéral dans la litière  
Gain en kg/ha, et quantité moyenne de litière sur le sol, kg/ha

Station		Mai-Juil.	Août-Oct.	Nov.-Janv.	Fév.-Avril	Total annuel
Banco I.....	litière	2800	1550	2050	3100	
	N-NO <sub>3</sub>	1,08	0,29	0,46	0	1,8
	N-NO <sub>3</sub> +N-NH <sub>4</sub>	2,28	1,18	1,80	3,14	8,4
Banco II.....	litière	2050	950	1500	2700	
	N-NO <sub>3</sub>	4,02	1,73	1,11	3,44	10,3
	N-NO <sub>3</sub> +N-NH <sub>4</sub>	5,00	2,03	1,41	3,80	12,2
Yapo.....	litière	2160	1250	1850	3000	
	N-NO <sub>3</sub>	1,27	0,39	0,13	0	1,8
	N-NO <sub>3</sub> +N-NH <sub>4</sub>	1,21	0,16	1,37	0,46	3,2

Banco I et de 40 à 220  $\mu\text{g/g}$  à Yapo ; on retrouve, plus marquées les différences observées dans l'horizon 0-10 cm du sol.

Les valeurs annuelles (tableau 9) montrent qu'au Banco II la production d'azote minéral atteint 8 % de celle de l'horizon 0-10 cm du sol ; la proportion est plus faible dans les autres stations.

Ces valeurs, au moins au Banco II, ne sont pas négligeables du fait que de nombreuses racelles pénètrent dans la litière en décomposition, utilisant ainsi directement les éléments minéralisés. Ce phénomène a été décrit par WENT et STARK (1968) en Amazonie où il semble exclure une nutrition minérale par le sol ; sans être aussi exclusif dans les forêts que nous étudions, ce processus a sûrement son importance.

#### IV. — CONCLUSIONS

Afin de replacer le processus de minéralisation dans l'ensemble du cycle, le tableau 10 récapitule les différents apports (BERNHARD, 1970, BERNHARD-REVERSAT, 1972). La litière en constitue la plus grande partie. Les eaux de pluviollessivage contiennent les éléments lessivés sur la voûte forestière, et les éléments apportés de l'atmosphère par la pluie ; ces derniers correspondent, pour la région du Banco, à 21 kg/ha/an d'azote total, dont 6 kg d'azote minéral (ROOSE, 1974). Les quantités doivent être du même ordre à Yapo.

TABLEAU 10

Apports d'azote au sol, en kg/ha/an

Source d'N	Banco I	Banco II	Yapo
Litière (feuilles, fleurs et fruits, bois).....	170	158	113
Pluviollessivage <sup>1</sup> } N « organique ».....	56	56	13
	minéral.....	24	19
Minéralisation : horizon 0-10 cm + litière....	175	168	128

(1) La proportion d'azote minéral dans les eaux recueillies sous forêt a été mesurée sur une dizaine d'échantillons par station ; elle est de 30 % de l'azote total au Banco, et 60 % à Yapo.

En forêt du Banco les quantités d'azote apportées par la litière sont proches des quantités minéralisées. Par contre, la quantité totale d'azote organique (litière et eaux) est plus grande. Il est possible que, dans ces sols très sableux, les eaux de pluies qui pénètrent pour la plus grande part au-dessous de 10 cm entraînent l'azote en solution dans les horizons inférieurs où il est minéralisé ; la minéralisation dans l'horizon supérieur concernerait essentiellement l'azote de la litière.

En forêt de Yapo la minéralisation annuelle est du même ordre que l'apport total d'N organique ; l'azote organique en solution dans les eaux repré-



sente une part peu importante, et le sol argileux peut en retenir une plus grande fraction dans l'horizon supérieur.

En l'absence de mesures précises des pertes par drainage, certains faits permettent de penser qu'elles sont faibles. La pauvreté du sol en azote minéral en saison sèche aussi bien qu'en saison des pluies montre que l'azote minéralisé est réutilisé rapidement. D'autre part, de l'eau de source recueillie en aval de la station du Banco II et analysée à plusieurs reprises donne une teneur moyenne en azote total faible (1,3 ppm); le drainage annuel ayant été estimé par HUTTEL (1972) à 370 mm par an au Banco, cela représenterait une perte de 5 kg d'azote par hectare. Enfin l'eau de la nappe phréatique du Banco ne contient pas d'azote minéral (1).

La pauvreté en azote des petits cours d'eau en forêt tropicale humide a été observée également par MAC COLL (1970, Costa Rica) et EDMISTEN (1970, Porto Rico). Ce dernier auteur estime cependant les pertes par drainage à 30 kg/ha/an.

En forêt du Banco les pertes par cette voie n'excèdent vraisemblablement pas les 21 kg/ha apportés à l'écosystème par les pluies, apport remarquablement important. Dans ces conditions, si l'écosystème est considéré comme stable, la fixation symbiotique d'azote atmosphérique ne peut pas être importante, mais les informations à ce sujet sont insuffisantes (BALANDREAU et al., 1973, MOUREAUX et BOCQUEL, 1973).

La rétention de l'azote par l'écosystème forestier a été reconnue pour les forêts tempérées (HUSER, 1971; BORMANN et al., 1968), et LIKENS et al. (1969) ont montré de façon précise que la déforestation d'un bassin versant provoquait une grande perte de nitrates 2 ans plus tard. Il semble que la forêt tropicale agisse dans le même sens, les pertes d'azote par drainage sous sols insuffisamment couverts étant importante (ROOSE, 1974).

En conclusion il faut souligner les différences observées dans le cycle de l'azote au Banco et à Yapo. Les sols sur schistes sont considérés comme plus fertiles; cependant en ce qui concerne l'azote, les flux dans l'écosystème y sont plus faibles que dans la forêt sur sable.

#### RÉSUMÉ

Deux forêts de type tropical humide sempervirent sont étudiées, l'une sur sable, l'autre sur schistes.

L'azote total du sol représente 1 200 à 1 700 kg/ha dans l'horizon 0-10 cm. La quantité d'azote total dans l'horizon 0-50 cm est 2 à 2,5 fois plus élevée en forêt sur sables qu'en forêt sur schistes. Le rapport C/N est de 13,8 à 17,0 selon le site. La teneur du sol en azote minéral est faible dans les deux forêts.

En laboratoire on a montré que la minéralisation, et surtout la nitrification, se faisait essentiellement dans l'horizon supérieur. La minéralisation est très sensible à l'humidité du sol: il n'y a pas de nitrification aux faibles et fortes humidités. Dans le sol saturé on observe une dénitrification qui est totale en 48 heu-

(1) D'après les travaux de M. Abou, du Service des Mines de Côte d'Ivoire, que nous remercions pour cette information.

La minéralisation en présence d'urée est élevée; elle est plus grande dans le sol sur schistes que dans le sol sableux.

Sur le terrain la minéralisation a été mesurée dans des boîtes par périodes de 4 semaines. La minéralisation annuelle pour l'horizon 0-10 cm est de 156 et 167 kg/ha en forêt sur sable, et 125 kg/ha en forêt sur schistes. Le taux exprimé par rapport à l'azote total est plus faible dans cette dernière forêt. La minéralisation dans la litière représente 3 à 12 kg/ha/an.

La quantité d'azote annuellement minéralisée dans l'horizon supérieur correspond assez bien à l'apport annuel par la litière. Par contre l'azote organique apporté par les eaux de pluviolésivage est vraisemblablement minéralisé dans les horizons inférieurs où il est entraîné.

#### SUMMARY

Two sempervirent rain forests have been studied, the Banco forest on sands, the Yapo forest on schistes.

Total N in the soil amounts for 1200 to 1700 kg/ha in the 0-10 cm layer. In the 0-50 cm layer, the bulk of total N in the Banco forest is 2 to 2,5 times as great as in the Yapo forest. The C/N ratio is 13,8 or 17,0 according to the site. Mineral N content of the soil is low in the two forests.

In the laboratory, nitrogen net mineralization, and specially nitrification, has been shown to occur mainly in the top layer of soil. Mineralization is very sensitive to water content of soil; there is no nitrification at low and high moisture levels. In saturated soils complete denitrification is observed within 48 hours. In the presence of urea mineralization rate is high, and greater in Yapo soils than in Banco soils.

Mineralization rate in the field has been measured in boxes incubated for 4 weeks. Annual mineral N production in the 0-10 cm layer is of 156 and 167 kg/ha in the Banco forest, and 125 kg/ha in the Yapo forest. Expressed as per cent of total N, the rate is lower in the Yapo forest. N mineralization in the litter layer amounts for 3 to 12 kg/ha/year.

Amount of mineral N produced in the upper layer of soil is approximately equal to the annual amount of N added to the soil by litter fall. Organic N added by throughfall waters may be washed down and mineralized in lower layers.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALLISON (F. E.), 1957. — Nitrogen and soil fertility. *The year book of agriculture 1957. US dep. agric. Washington D.C.*
- BALANDREAU (J.), TOUTAIN (F.), HUTTEL (C.) et REVERSAT (F.), 1973. — Mesure de la fixation de l'azote moléculaire en forêt. *Nouveaux documents pour une étude intégrée en écologie du sol. C.N.R.S., Paris.*
- BARTHOLOMEW (W. V.), MEYER (J.) et LAUDELOUT (H.), 1953. — Mineral nutrient immobilisation under forest and grass fallow in the Yangambi region, with some preliminary results on the decomposition of plant material on the forest floor. *Publ. INEAC, ser. Sc., 57: 27 p.*

- BATES (J. A. R.), 1960. — Studies on a nigerian forest soil. I. The distribution of organic matter in the profile and in various soil fractions. *J. Soil Sci.*, 11: 246-256.
- BERNHARD (F.), 1970. — Étude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte-d'Ivoire. *Oecol. Plant.*, 5: 247-266.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1972. — Décomposition de la litière de feuille en forêt ombrophile de basse Côte-d'Ivoire. *Oecol. Plant.*, 7: 279-300.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1973. — Nutrients in throughfall and their quantitative importance in mineral cycles of the rain forest. *Tropical ecological systems*, F. B. Golley et E. Medina ed. Springer Verlag. New York.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), HUTTEL (Ch.) et LEMÉE, 1972. — Quelques aspects de la périodicité écologique et de l'activité végétale saisonnière en forêt ombrophile sempervirente de Côte-d'Ivoire. *Symp. on Tropical Ecology, New Delhi*, 1971, 217-233.
- BIRCH (H. F.) et FRIEND (M. T.) 1956. — The organic matter and nitrogen status of East African soils. *J. Soil Sci.*, 7: 156-167.
- BOISSEZON (P. de), 1973. — Les matières organiques des sols ferrallitiques. In Les sols ferrallitiques, t. IV, *Init. Doc. Techn.*, ORSTOM, Paris, 21: 9-66.
- BORMANN (F. H.), LIKENS (G. E.), FISCHER (D. W.) et PIERCE (R. S.), 1968. — Nutrient loss accelerated by clear cutting of a forest ecosystem. *Science*, 159: 882-884.
- BREMMER (J. M.), 1965. — Inorganic forms of nitrogen. In *Methods of soil analysis*, part 2. C.A. Black éditeur. Amer. Soc. Agron., Madison, USA, 1179-1237.
- CORNFORTH (I. S.), 1970. — Leaf fall in a tropical rain forest. *J. Appl. Ecol.*, 7: 603-608.
- CORNFORTH (I. S.), 1971. — Nitrogen mineralization in West Indian Soils. *Exp. Agric.*, 7: 345-349.
- CUNNINGHAM (R. K.), 1962. — Mineral nitrogen in tropical forest soils. *J. Agric. Sci.*, 59: 257-262.
- DOMMERGUES (Y.), 1956. — Étude de la biologie des sols des forêts tropicales sèches et de leur évolution après défrichement. *VI<sup>e</sup> Congrès Int. Sci. Sol.*, 1956, 5: 605-610.
- DOMMERGUES (Y.), 1960. — La notion de minéralisation du carbone dans les sols. *Agron. Trop.*, 15: 54-72.
- EDMISTEN (J.), 1970. — Preliminary studies of the nitrogen budget of a tropical rain forest. *A Tropical Rain Forest*, H. T. ODUM éditeur. Div. Techn. Inf. U.S. Atomic Energy Comm. H 211 - H 215.
- ELLENBERG (H.), 1971. — Nitrogen content, mineralization and cycling. Productivité des écosystèmes forestiers, actes du colloque de Bruxelles, 1969. UNESCO, 509-512.
- HULPOI (N.), DAKESIAN (S.), ELIADE (G. H.) et GHINEA (L.), 1970. — The effect of soil physical condition in the nitrification of  $NH_4$ . *Pl. Soil.*, 32: 468-477.
- HUTTEL (Ch.), 1972. — Estimation du bilan hydrique dans une forêt sempervirente de Côte-d'Ivoire. Coll. FAO/IAEA, Vienne, déc. 1971, 439-452.
- HUTTEL (Ch.), 1970. — Rapport d'activité. ORSTOM, multigr.
- HUSER (R.), 1971. — Stickstoffeinahmen von Völkösystem durch Niederschlag. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.*, 129: 42-50.
- JACQUEMIN (H.) et BERLIER (Y.), 1956. — Évolution du pouvoir nitrifiant des sols de basse Côte-d'Ivoire sous l'action du climat et de la végétation. *VI<sup>e</sup> Congrès Int. Sci. Sol.*, 3: 343-347.
- JENNY (H.), 1950. — Causes of the high nitrogen and organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.*, 69: 63-69.

- JENNY (H.), 1960. — Comparison of soil nitrogen and carbon in tropical and temperate regions as observed in India and the Americas. *Missouri Agr. Exp. St., Res. Bull.*, **765**: 5-31.
- LEMÉE (G.), 1967. — Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans des humus forestiers *in situ*. *Oecol. Plant.*, **2**: 285-324.
- LIKENS (G. E.), BORMANN (F. H.) et JOHNSON (N. M.), 1969. — Nitrification : importance to nutrient losses from a cut over forested ecosystem. *Science*, **163**: 1205-1206.
- MAC COLL (J. G.), 1970. — Properties of some natural waters in a tropical wet forest of Costa Rica. *BioScience*, **20**: 1096-1100.
- MAC LAREN (A. D.), RESHETKO (L.) et HUBER (W.), 1957. — Sterilization of soil by irradiation with an electron beam, and some observations in soil enzyme activity. *Soil Sci.*, **83**: 497-502.
- MOUREAUX (C.), 1967. — Influence de la température et de l'humidité sur les activités biologiques de quelques sols de l'Ouest Africain. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, **5**: 393-420.
- MOUREAUX (C.) et BOCQUEL (G.), 1973. — Microbiologie des sols ferrallitiques. In Les sols ferrallitiques t. IV. *Init. Doc. Techn., ORSTOM, Paris*, **21**: 67-106.
- PANCHOLY (K.) et RICE (E. L.), 1973. — Soil enzyme in relation to old field succession : Amylase, cellulase, invertase, deshydrogenase and urease. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **37**: 47-50.
- RHAM (P. de), 1971. — L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique tropicale humide. Thèse, Université de Lausanne. *Zurich*, 124 p.
- RHAM (P. de), 1973. — Recherches sur la minéralisation de l'azote dans les sols de savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **10**: 169-196.
- ROOSE (E. J.), 1974. — Influence du type de plante et du niveau de fertilisation sur la composition des eaux de drainage en climat tropical humide. Comm. XIII<sup>e</sup> journ. Hydraulique Paris, sept. 1974.
- SABEY (B. R.), 1969. — Influence of soil moisture tension on nitrate accumulation in soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **33**: 263-266.
- SINGH (K. P.), 1968. — Nutrient status of forest soils in humid tropical regions of Western Ghats. *Trop. Ecol.*, **9**: 119-130.
- SKUJINS (J. J.), 1967. — Enzymes in soil. *Soil Biochemistry. A. D. Mac Laren et G. H. Peterson, editeurs. M. Dekker, inc., New York* : 371-414.
- STARK (N.), 1970. — The nutrient content of plants and soils from Brazil and Surinam. *Biotropica*, **2**: 51-60.
- TUSNEEM (M. E.) et PATRICK (W. H. Jr.), 1971. — Nitrogen transformations in water logged soil. *Louisiana State Univ., Agric. exp. st. Bull*, **657**, 75 p.
- VAN CLEMPUT (O.), 1971. — Étude de la dénitrification dans le sol. *Pédologie*, **21**: 367-376.
- VLASSAK (K.), 1970. — Total soil nitrogen, and nitrogen mineralization. *Pl. Soil*, **32**: 27-32.
- WENT (F. W.) et STARK (N.), 1968. — Mycorrhiza. *BioScience*, **18**: 1035-1039.
- WILLIAMS (W. A.), LOOMIS (R. S.) et ALVIM (P. de T.), 1972. — Environments of evergreen rain forests on the lower Rio Negro, Brazil. *Trop. Ecol.*, **13**: 65-78.