

Contribution à la connaissance de la biologie des sols de la savane de Lamto, Côte d'Ivoire

PAR

Danièle BAUZON *, Anne-Marie AUBRY **
R. VAN DEN DRIESSCHE **, Y. DOMMERGUES *

* Centre de Pédologie Biologique du C.N.R.S., B.P. 5, F 54500 Vandœuvre-les-Nancy

** O.R.S.T.O.M., Banque de Données Pédologiques 70, route d'Aulnay, F 93140 Bondy

La région de Lamto est située dans la zone tropicale humide, en moyenne Côte d'Ivoire, à l'extrémité Sud du « V Baoulé » par 5° 02' de longitude Ouest et 6° 13' de latitude Nord. La végétation est essentiellement constituée par une savane à rôniers, entaillée par des forêts galeries (ROLAND et HEYDACKER, 1963). Sur la plus grande surface de la station, les sols sont de type ferrugineux tropical ou ferrallitique faiblement désaturé, remanié ou recouvert par des colluvions sableuses (DELMAS, 1967). La biologie de ces sols a déjà fait l'objet d'études publiées au cours des dernières années (POCHON et BACVAROV, 1973 ; RAMBELLI *et al.*, 1973 ; SCHAEFER, 1974 ; VILLECOURT, 1973 ; BALANDREAU et VILLEMINE, 1973).

La présente note a pour objectif de compléter ces informations par des données concernant des enzymes du sol impliquées dans la décomposition des résidus végétaux, litières ou racines : saccharase, amylase, betaglucosidase, uréase, asparaginase, phosphatase. Parallèlement, on a évalué la teneur du sol en substrats minéralisables par des méthodes indirectes (dégagement de CO₂, activité déshydrogénasique). On en a également déterminé certaines caractéristiques chimiques.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES ANALYTIQUES

Les analyses ont porté sur les horizons superficiels 0-10 cm des sols correspondant à trois écosystèmes constituant des séquences topographiques : la savane à *Hyparrhenia* (H) occupant le haut de

Reçu le 21-1-76.

15 NOV. 1977

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

Collection de Référence

n° B. 8886 Bio Sols

pente, la savane à *Loudetia simplex* (L) occupant le bas de pente, la forêt-galerie (F) occupant le fond du thalweg constitué par le lit d'affluents du Bandama. Pour chaque écosystème, quatre stations indexées A, B, C, D, ont été étudiées, à deux époques différentes, novembre 1969 et mai 1970. La liste des 24 prélèvements et des variables figure dans le tableau I. Les 16 variables étudiées sont énumérées ci-dessous avec indication entre parenthèses des sigles correspondant utilisés dans le tableau.

- le rapport C/N (C/N) a été déterminé par les méthodes usuelles ;
- le pH (PH) a été déterminé sur suspension de sol à l'eau 1/2,5 ;
- la teneur globale du sol en substrats métabolisables a été mesurée par le dégagement potentiel de CO₂ (CO₂) exprimé en mg CO₂ dégagé/g de sol sec*/7 jours et par l'activité déshydrogénasique (AD) déterminée suivant la méthode de CASIDA *et al.* (1964) et exprimée en μmoles de TPF (formazan, formé par réduction du TTC)/g de sol sec*/24 h (pour transformer des données exprimées parfois dans la littérature en mμmole TPF/g de sol/minute — comme l'ont fait ROSS et ROBERT (1970) — en données exprimées suivant les unités adoptées ici, on multiplie ces données originales par le coefficient 1,44).

Les teneurs des enzymes suivantes ont été déterminées :

- Saccharase (SAC) suivant HOFMANN et SEEGERER (1951), exprimée en μmoles de sucres réducteurs/g de sol sec*/24 h (pour transformer des données exprimées parfois dans la littérature en mμmoles de sucres réducteurs/g de sol sec*/minute en données exprimées suivant les unités adoptées ici, on multiplie ces données originales par le coefficient 1,44) ;
- Amylase (AMY) suivant ROSS (1965) exprimée en μmoles de sucres réducteurs/ g de sol sec*/96 h (pour transformer les données exprimées parfois dans la littérature en mμmoles de sucres réducteurs/g de sol sec*/minute en données exprimées suivant les unités adoptées ici, on multiplie ces données originales par le coefficient 5,76) ;
- Bétaglucosidase (GLU) suivant HOFMANN et SEEGERER (1951) exprimée en μmoles de sucres réducteurs/g de sol sec*/96 h ;
- Uréase (URE) suivant HOFFMANN et TEICHER (1961), exprimée en mg NH₃-N/g de sol sec*/3 h ;
- Asparaginase (ASP) suivant MOURARET (1965) et HOFFMANN et TEICHER (1961), exprimée en mg NH₃-N/g de sol sec*/21 h ;
- Phosphatase (PHO) suivant (HOFFMANN, 1967), exprimée en mg phénol/g de sol sec*/3 h.

En outre, on a déterminé le pourcentage d'argile (ARG) dans les sols.

Pour caractériser le complexe absorbant, on a effectué les dosages suivant les méthodes classiques (DUCHAUFOR, 1970), les teneurs étant exprimées en milliéquivalents pour 100 g de sol sec. On a déterminé :

- la capacité totale d'échange (T) ;
- la somme des bases échangeables (S) ;
- le K échangeable (KE) ;
- le Ca échangeable (CAE) ;
- le Mg échangeable (MGE).

II. — MÉTHODE STATISTIQUE

On utilise 5 programmes écrits en Fortran pour l'ordinateur Univac 1108 (AUBRY, 1975).

Capacité : La capacité maximale indiquée précédemment (AUBRY *et al.*, 1973) a été étendue à 100 échantillons et 400 variables (346 pour les corrélations).

Occupation mémoire : L'Univac 1108 de STAD a 107 K mots de mémoires disponibles pour les utilisateurs. Le programme de distances en utilise 72 K, celui de constellations 89 K et celui pour effectuer le test des corrélations de Spearman 60 K.

Données : La matrice des données a m lignes et v colonnes. Les entrées lignes sont les numéros d'échantillons, les entrées colonnes sont les variables biologiques ou chimiques. Les données sont perforées au format F 5.0, les données « manquantes » étant codées — 1. Comme une carte ne peut porter qu'un nombre limité de variables, il peut arriver qu'il faille plusieurs cartes à la suite l'une de l'autre

* Sol séché à l'étuve à 105° C.

pour chaque échantillon. Le programme peut traiter simultanément les variables ordonnées et/ ou quantitatives et/ ou binaires. Dans le cas présent on ne traite que des variables quantitatives.

Programme des distances : On fait un calcul des distances entre échantillons en utilisant une méthode de rangs indépendante de la fonction de répartition des variables (AUBRY *et al.*, 1973), (VAN DEN DRIESSCHE, 1974).

On remplace la matrice des données (x_{hi}) par une matrice de rangs (r_{hi}), les données de chaque variable i étant rangées indépendamment en ignorant les « données manquantes » auxquelles on laisse le code -1. On prend un coefficient de pondération I_i qui tient compte du nombre de données manquantes du nombre e_i de lots q_i de rangs égaux et de leur effectif t_{qi} :

$$I_i = [m_i^3 - m_i - \sum_{q_i=1}^{e_i} (t_{qi}^3 - t_{qi})] / 12 \quad (1)$$

où m_i est le nombre réel d'échantillons pour la variable i ($m_i = m$ - nombre de « données manquantes » de la variable i). I_i est égal à 0 et la variable i est abandonnée quand toutes ses données sont égales. La valeur de la distance entre les échantillons h et k est un nombre compris entre 0 et 2 :

$$D_{hk} = \frac{1}{v} \sum_{i=1}^v \frac{(r_{hi} - r_{ki})^2}{I_i} \quad (2)$$

Si pour un i donné, un au moins des deux rangs r_{hi} ou r_{ki} est « manquant » (code -1) car la donnée correspondante manque, la variable i n'est pas retenue dans le calcul de la distance en question. ($\frac{m}{2}$) distances sont ainsi calculées. En sorte toutes les distances sont enregistrées sur mémoire magnétique et imprimées en format F 9.4. On imprime aussi une matrice où les classes d'appartenance des distances inférieures à 0,34 sont représentées par un caractère alphanumérique (0, 1, 2, ... 9, A, B ... N, P ... Z).

Programme de constellations : L'entrée de ce programme est la moitié inférieure de la matrice des distances au format F 9.4 obtenue précédemment sur mémoire magnétique. L'algorithme de regroupement en constellations que l'on utilise tient compte des deux conditions suivantes :

- 1) distance moyenne entre deux constellations supérieures aux distances moyennes intraconstellations.
- 2) distances entre échantillons non regroupés et constellations supérieures à la distance moyenne intraconstellation.

Les distances moyennes interconstellations et intraconstellations sont imprimées avec quatre décimales sous forme matricielle. Chaque constellation apparaît en entrée ligne et entrée colonne.

Programme de calcul de moyennes des données de chaque constellation : On fait, pour chaque variable, la moyenne des données des échantillons constituant chaque constellation. La sortie est enregistrée sur mémoire magnétique d'une part et imprimée d'autre part.

Répétition du processus de regroupement : Dans une nouvelle étape on réutilise le programme des distances sur la sortie magnétique obtenue précédemment ; et on recommence le regroupement en constellations pour les moyennes. Le processus est répété une troisième fois. La constitution progressive des constellations à chaque étape figure dans les tableaux II, IV et V.

Programme de corrélation : On fait le test de corrélation de rangs de Spearman (1904) entre les variables. Les rangs sont obtenus de la même façon que dans le calcul des distances. Pour les variables i et j on utilise les coefficients de pondération I_i et I_j .

$$I_i = \frac{m_{ij}^3 - m_{ij}}{12} - \sum_{q_i=1}^{e_i} \frac{t_{qi}^3 - t_{qi}}{12} \quad (3)$$

$$I_j = \frac{m_{ij}^3 - m_{ij}}{12} - \sum_{q_j=1}^{e_j} \frac{t_{qj}^3 - t_{qj}}{12} \quad (4)$$

où m_{ij} est le nombre d'échantillons où i et j sont présentes en même temps. Les symboles e_j et t_{qj} sont homologues aux e_i et t_{qi} précédents. Le coefficient de corrélation :

$$R_{ij} = [I_i + I_j - \sum_{h=1}^m (r_{hi} - r_{hj})^2] / 2 \sqrt{I_i I_j} \quad (5)$$

TABLEAU I

Données des variables concernant les sols des écosystèmes de forêts galeries
et de savanes de Lamto

Échan- tillons n°	Écosystèmes	Sta- tions	Dates	Variables																
				C/N	PH	CO ₂	AD	SAC	AMY	GLU	URE	ASP	PHO	ARG	T	S	KE	CAE	MGE	
1	Forêt-galerie.....	FA	Nov. 69	14.5	6.3	1.08	0,44	24.61	57.67	31.50	.12	.78	1.02	3.2	11.50	12,54	.34	6.70	5.50	
2	Forêt-galerie.....	FB	Nov. 69	13.1	5.8	.93	0,33	25.78	56.23	37.69	.12	.47	1.02	3.8	9.90	8,68	.21	5.90	2.57	
3	Forêt-galerie.....	FC	Nov. 69	12.8	5.7	1.54	0,26	34.78	62.73	28.59	.20	.69	1.22	4.3	11.50	9,00	.20	6.20	2.60	
4	Forêt-galerie.....	FD	Nov. 69	11.0	5.3	1.07	0,17	34.84	40.73	31.49	.11	.44	1.03	4.2	8.80	5,93	.21	3.90	1.82	
5	Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HA	Nov. 69	15.5	6.8	.45	0,24	24.84	21.17	2.83	.05	.24	.21	5.1	5.30	6,38	.20	4.60	1.58	
6	Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HB	Nov. 69	17.7	6.8	.67	0,30	23.00	45.67	5.67	.07	.24	.19	m	5.30	5,60	.22	4.00	1.38	
7	Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HC	Nov. 69	14.7	6.4	1.04	0,19	19.17	24.56	3.93	.03	.24	.25	5.8	4.30	3,27	.15	2.08	1.04	
8	Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HD	Nov. 69	15.2	6.5	.75	0,24	23.00	29.45	4.53	.07	.20	.22	5.5	5.00	3,97	.15	2.70	1.12	
9	Savane à <i>Loudetia</i> ...	LA	Nov. 69	15.8	6.8	.60	0,29	22.11	27.67	2.27	.05	.24	.17	3.2	5.60	5,40	.22	3.90	1.28	
10	Savane à <i>Loudetia</i> ...	LB	Nov. 69	18.8	6.5	.30	0,27	22.34	26.00	5.15	.07	.25	.22	5.3	5.60	5,58	.20	3.90	1.48	
11	Savane à <i>Loudetia</i> ...	LC	Nov. 69	14.6	6.2	.31	0,18	15.28	48.95	5.83	.03	.24	.36	3.7	3.40	2,14	.12	1.40	.62	
12	Savane à <i>Loudetia</i> ...	LD	Nov. 69	18.2	6.8	.31	0,22	28.72	39.50	6.48	.05	.29	.29	6.3	6.00	4,94	.16	3.00	1.78	
13	Forêt-galerie.....	FA	Mai 70	12.7	6.4	1.36	0,47	25.07	53.74	29.33	.13	.59	1.09	4.4	12.50	13,08	1.18	6.10	5.80	
14	Forêt-galerie.....	FB	Mai 70	12.8	6.3	1.79	0,51	30.38	18.47	26.85	.14	.63	1.08	3.9	11.60	11,43	.33	5.90	5.20	
15	Forêt-galerie.....	FC	Mai 70	11.7	5.2	1.12	0,29	30.38	28.56	30.74	.15	.60	.81	4.3	7.70	6,25	.15	4.30	1.80	
16	Forêt-galerie.....	FD	Mai 70	12.8	5.1	.82	0,23	48.51	34.17	42.08	.15	.41	.80	5.0	7.30	5,25	.17	3.50	1.58	
17	Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HA	Mai 70	16.3	6.5	.74	0,40	25.48	46.13	5.19	.04	.22	.14	5.5	5.30	5,18	.21	3.60	1.37	
18	Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HB	Mai 70	16.1	6.3	.59	0,40	25.48	18.29	5.89	.04	.24	.21	5.8	5.40	5,23	.23	3.60	1.40	
19	Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HC	Mai 70	15.2	6.2	.44	0,45	25.58	20.09	7.01	.06	.26	.14	5.8	m	4,26	.22	2.80	1.24	
20	Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HD	Mai 70	15.2	6.4	.44	0,39	31.03	21.89	3.51	.07	.20	.19	6.0	4.30	4,37	.20	3.00	1.17	
21	Savane à <i>Loudetia</i> ...	LA	Mai 70	17.1	6.1	.37	0,29	18.29	16.50	3.79	.04	.17	.17	4.8	4.10	3,42	.18	2.30	.94	
22	Savane à <i>Loudetia</i> ...	LB	Mai 70	16.4	6.0	.44	0,31	21.89	17.40	4.21	.04	.21	.17	5.3	3.90	3,52	.21	2.40	.91	
23	Savane à <i>Loudetia</i> ...	LC	Mai 70	17.5	5.3	.22	0,22	21.89	26.49	6.59	.08	.21	.14	4.0	3.80	2,81	.16	2.00	.65	
24	Savane à <i>Loudetia</i> ...	LD	Mai 70	13.3	5.3	.67	0,26	26.49	30.08	6.31	.05	.17	.19	4.1	3.40	2,77	.15	2.00	.62	

m : données manquantes.

varie de -1 à 1 . Les tables des valeurs critiques au risque 1% et 5% pour des effectifs d'échantillons compris entre 6 et 100 sont incluses dans le programme. On obtient une sortie imprimée dédoublée avec successivement les corrélations non significatives, les positives, les négatives. Pour chaque couple de variables sont indiqués l'effectif réel et le niveau de probabilité du résultat du test.

Programme des médianes : Ce programme détermine les limites inférieure et supérieure de l'intervalle de confiance de la médiane de chaque variable, sur un nombre d'échantillon supérieur à 10 et inférieur à 100 , au risque 5% .

III. — RÉSULTATS

Les données correspondant à 24 échantillons de sols prélevés dans les stations A, B, C, D de chaque écosystème F, H, L à deux époques (novembre 1969, mai 1970) figurent au tableau I.

1. Regroupement en constellations.

a. Regroupement en constellations des sols des trois écosystèmes forêt-galeriers et savanes.

Deux études de trois étapes ont été effectuées, l'une en se fondant sur l'ensemble des variables (pH, C/N, ... MGE), l'autre en se fondant uniquement sur les variables enzymatiques (SAC, AMY, GLU, URE, ASP, PHO).

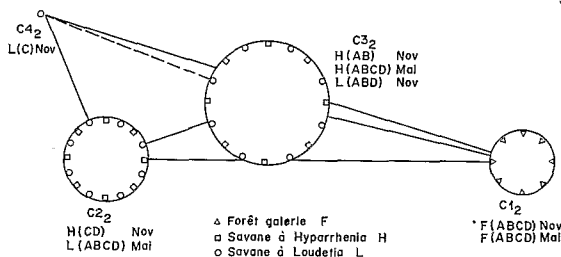


FIG. 1 a. — Représentation des distances moyennes entre les constellations représentées par des cercles, obtenues lors du regroupement à l'étape 2 de l'ensemble des 16 variables correspondant aux sols des écosystèmes de forêts-galeriers et de savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire).

La première étude fait l'objet des Fig. 1 a (étape 2) et 1 b (étape 3) et des Tableaux II, III a et III b. Il en ressort d'une part que les sols de forêts-galeriers se différencient très nettement de ceux des écosystèmes de savane, et d'autre part que les dates de prélèvements sont sans influence sur les variables étudiées. En effet, à l'étape 3 (Fig. 1 b, Tab. II et III b) tous les sols sont regroupés en deux constellations, la constellation des forêts-galeriers et la constellation des savanes. Il apparaît toutefois (Tab. III b) que la constellation des sols de savanes (dont la distance intraconstellation est peu différente de $0,70$) est moins homogène que celle des sols de forêts-galeriers qui ont été groupés dès

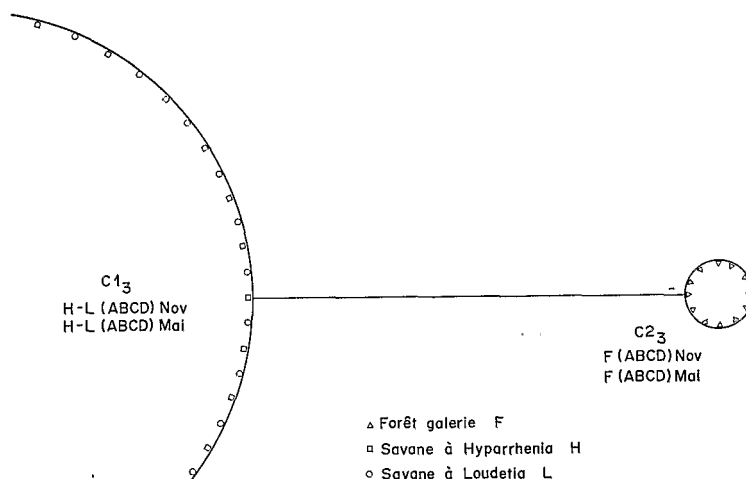


FIG. 1 b. — Représentation des distances moyennes entre les constellations représentées par des cercles, obtenues lors du regroupement à l'étape 3 de l'ensemble des 16 variables correspondant aux sols des écosystèmes de forêts-galeries et de savanes de Lamto (Côte d'Ivoire).

la 2^e étape de calcul (Fig. 1 a, Tab. II et III a) avec une distance intraconstellation de 0,08 seulement. Temps d'unité centrale 1108 : 6,74 secondes.

La deuxième étude, qui fait l'objet de la figure 2 et du Tableau IV, à l'étape 3, montre que toutes les forêts-galeries se trouvent regroupées indépendamment des saisons dans une constellation bien distincte des savanes, elles-mêmes regroupées pour la plupart, dans une même constellation. Cette étude, réalisée à partir des variables enzymatiques seules, diffère assez peu de l'étude fondée sur l'ensemble des variables. On obtient une bonne séparation des sols de forêts-galeries par rapport aux sols de savanes. En outre, il apparaît une différenciation dans les savanes (Tab. V). Malheureusement, il n'est pas possible d'expliquer l'origine de cette différenciation. Temps d'unité centrale 1108 : 7,88 secondes.

b. Regroupement en constellations des sols des écosystèmes de savanes seuls (faciès à Hyparrhenia, H ; faciès à Loudetia, L).

Dans ce cas, seule l'étude en trois étapes fondée sur l'ensemble des variables a été effectuée, à laquelle correspondent les figures 3 a, 3 b et les Tableaux VI, VII a et VII b. La figure 3 a et le Tableau 7 a montrent qu'à l'étape 2 des regroupements en constellations, les distances interconstellations (comprises entre 0,19 et 0,38) sont relativement faibles par rapport aux distances intraconstellations (comprises entre 0,06 et 0,17). Cette analyse se confirme à l'étape 3 (Fig. 3 b) où les savanes se trouvent regroupées en deux

TABLEAU II

Étapes 1, 2 et 3 du regroupement en constellations des sols des écosystèmes de forêts-galeries et de savanes de Lamto, fondé sur l'ensemble des 16 variables

Écosystèmes	Stations	Dates	Échantillons	Constellations		
				Étape 1	Étape 2	Étape 3
Forêt-galerie.....	FA	Nov. 69	1	C2 ₁	C1 ₂	C2 ₃
Forêt-galerie.....	FB	Nov. 69	2			
Forêt-galerie.....	FA	Mai 70	13	C4 ₁		
Forêt-galerie.....	FC	Nov. 69	3			
Forêt-galerie.....	FD	Nov. 69	4			
Forêt-galerie.....	FB	Mai 70	14			
Forêt-galerie.....	FC	Mai 70	15	C7 ₁		
Forêt-galerie.....	FD	Mai 70	16			
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HC	Nov. 69	7	C1 ₁	C2 ₂	C1 ₃
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HD	Nov. 69	8			
Savane à <i>Loudetia</i>	LD	Mai 70	24			
Savane à <i>Loudetia</i>	LA	Mai 70	21			
Savane à <i>Loudetia</i>	LB	Mai 70	22	C3 ₁		
Savane à <i>Loudetia</i>	LC	Mai 70	23			
Savane à <i>Loudetia</i>	LA	Nov. 69	9	C5 ₁	C3 ₂	
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HB	Nov. 69	6			
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HA	Mai 70	17	C6 ₁		
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HB	Mai 70	18			
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HC	Mai 70	19			
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HD	Mai 70	20			
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HA	Nov. 69	5	C5 ₁	C4 ₂	
Savane à <i>Loudetia</i>	LB	Nov. 69	10			
Savane à <i>Loudetia</i>	LD	Nov. 69	12			
Savane à <i>Loudetia</i>	LC	Nov. 69	11			

TABLEAU III a

Distances moyennes intra et interconstellations à l'étape 2 du regroupement en constellations des sols des écosystèmes de forêts-galeries et de savanes de Lamto fondé sur l'ensemble des 16 variables. Les distances intraconstellations sont en italiques

Constellations	C1 ₂	C2 ₂	C3 ₂	C4 ₂
C1 ₂	<i>0.08</i>	0.48	0.30	0.57
C2 ₂	0.48	<i>0.10</i>	0.20	0.18
C3 ₂	0.30	0.20	<i>0.14</i>	0.34
C4 ₂	0.57	0.18	0.34	<i>0.00</i>

TABLEAU III b

Distances moyennes intra et interconstellations à l'étape 3 du regroupement en constellations des sols des écosystèmes de forêts-galeries et de savanes de Lamto fondé sur l'ensemble des 16 variables. Les distances intraconstellations sont en italiques

Constellations	C1 ₃	C2 ₃
C1 ₃	<i>0.67</i>	0.87
C2 ₃	0.87	<i>0.08</i>

constellations dont la distance 0,87 (Tab. VII b) est relativement faible par rapport aux distances intraconstellations (comprises entre 0,17 et 0,67). Nous pouvons en déduire que les sols de savanes sont peu diversifiés. En outre, les

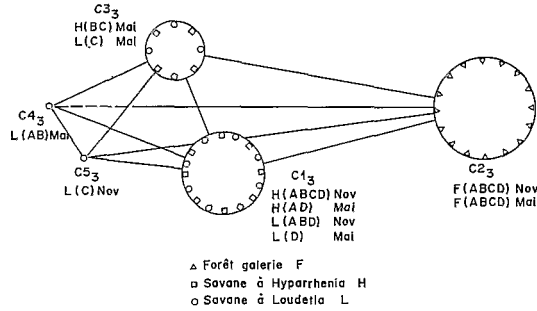


FIG. 2. — Représentation des distances moyennes entre les constellations représentées par des cercles, obtenues lors du regroupement à l'étape 3 des variables enzymatiques (SAC, AMY, GLU, URE, ASP, PHO) correspondant aux sols des écosystèmes de forêts-galeriers et de savanes de Lamto (Côte d'Ivoire).

TABEAU IV

Étapes 1, 2 et 3 du regroupement en constellations des sols des écosystèmes de forêts-galeriers et de savanes de Lamto, fondé uniquement sur les variables enzymatiques SAC, AMY, GLU, URE, ASP, PHO

Écosystèmes	Stations	Dates	Échantillons	Constellations		
				Étape 1	Étape 2	Étape 3
Forêt-galerie.....	FA	Nov. 69	1	C2 ₁	C2 ₂	C2 ₃
Forêt-galerie.....	FA	Mai 70	13			
Forêt-galerie.....	FB	Nov. 69	2	C8 ₁	C3 ₂	
Forêt-galerie.....	FC	Nov. 69	3			
Forêt-galerie.....	FD	Nov. 69	4	C3 ₁	C3 ₂	
Forêt-galerie.....	FD	Mai 70	16			
Forêt-galerie.....	FC	Mai 70	15	C12 ₁	C1 ₂	
Forêt-galerie.....	FB	Mai 70	14			
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HA	Nov. 69	5	C4 ₁	C1 ₂	C1 ₃
Savane à <i>Loudetia</i>	LA	Nov. 69	9			
Savane à <i>Loudetia</i>	LB	Nov. 69	10	C5 ₁	C5 ₂	
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HB	Nov. 69	6			
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HD	Nov. 69	8	C9 ₁	C5 ₂	
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HC	Nov. 69	7			
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HA	Mai 70	17	C6 ₁	C5 ₂	
Savane à <i>Loudetia</i>	LD	Mai 70	24			
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HD	Mai 70	20	C13 ₁	C8 ₂	
Savane à <i>Loudetia</i>	LD	Nov. 69	12			
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HB	Mai 70	18	C7 ₁	C4 ₂	C3 ⁸
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HC	Mai 70	19			
Savane à <i>Loudetia</i>	LC	Mai 70	23	C14 ₁	C6 ₂	
Savane à <i>Loudetia</i>	LA	Mai 70	21			
Savane à <i>Loudetia</i>	LB	Mai 70	22	C1 ₁	C7 ₂	C4 ₃
Savane à <i>Loudetia</i>	LC	Nov. 70	11			
				C10 ₁		C5 ₃

TABLEAU V

(1) Regroupement à partir des 16 variables
 (2) Regroupement à partir des variables enzymatiques
 (SAC, AMY, GLU, URE, ASP, PHO)
 Comparaison des étapes 1, 2 et 3 des regroupements en constellations des sols
 des écosystèmes de forêts galeries et de savanes de Lamto,
 fondé soit sur l'ensemble des 16 variables, soit sur les variables enzymatiques

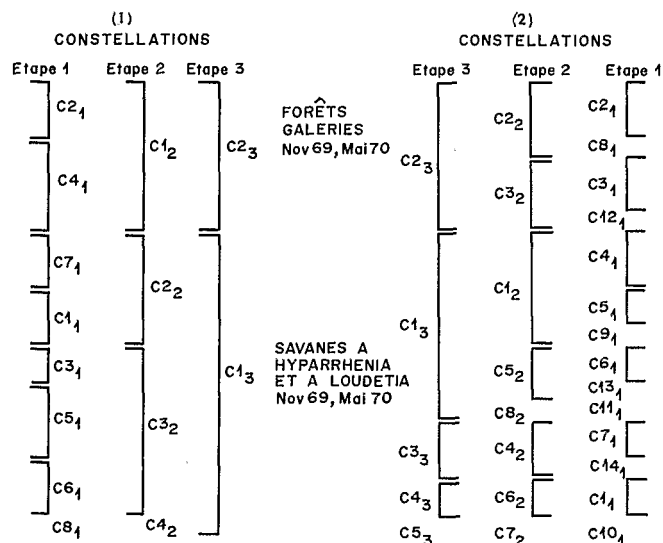


TABLEAU VI

Étapes 1, 2 et 3 du regroupement en constellations des sols des écosystèmes
 de savanes de Lamto, fondé sur l'ensemble des 16 variables

Écosystèmes	Stations	Dates	Échantillons n°	Constellations			
				Étape 1	Étape 2	Étape 3	
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HA	Nov. 69	1	C2 ₁	C1 ₂	C1	
Savane à <i>Loudetia</i>	LA	Nov. 69	5				
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HB	Nov. 69	2	C3 ₁	C1 ₂		
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HA	Mai 70	9				
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HB	Mai 70	10	C4 ₁	C3 ₂		
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HC	Mai 70	11				
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HD	Mai 70	12	C8 ₁	C4 ₂		
Savane à <i>Loudetia</i>	LA	Mai 70	13				
Savane à <i>Loudetia</i>	LB	Mai 70	14	C1 ₁	C2 ₂		C2 ₃
Savane à <i>Loudetia</i>	LC	Mai 70	15				
Savane à <i>Loudetia</i>	LB	Mai 69	6	C6 ₁	C4 ₂		
Savane à <i>Loudetia</i>	LD	Mai 69	8				
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HC	Nov. 69	3	C5 ₁	C2 ₂		
Savane à <i>Hyparrhenia</i> .	HD	Nov. 69	4				
Savane à <i>Loudetia</i>	LC	Nov. 69	7	C7 ₁	C2 ₂		
Savane à <i>Loudetia</i>	LD	Mai 70	16				
				C9 ₁			

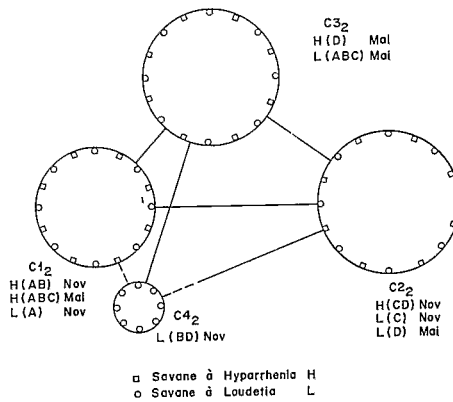


FIG. 3 a. — Représentation des distances moyennes entre les constellations représentées par des cercles, obtenues lors du regroupement à l'étape 2 de l'ensemble des variables correspondant aux sols des écosystèmes de savanes de Lamto (Côte d'Ivoire).

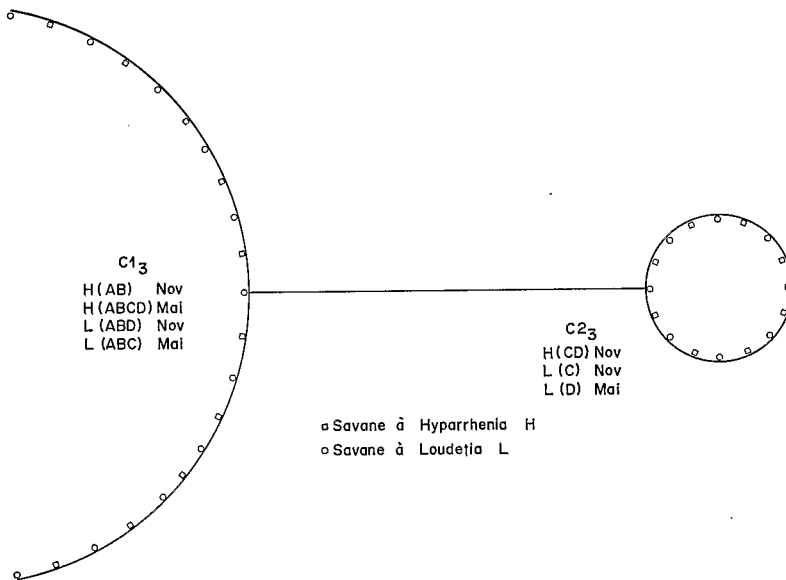


FIG. 3 b. — Représentation des distances moyennes entre les constellations représentées par des cercles, obtenues lors du regroupement à l'étape 3 de l'ensemble des variables correspondant aux sols des écosystèmes de savanes de Lamto (Côte d'Ivoire).

regroupements obtenus ne reflètent ni une particularité stationnelle A, B, C, D, ni l'emplacement dans la séquence topographique (haut de pente ou bas de pente), ni l'effet du type de graminées (*Hyparrhenia* sp. ou *Loudetia* sp.), ni la date de prélèvement (novembre 69 ou mai 70). En d'autres termes, tous les sols de savanes peuvent être considérés comme pratiquement identiques. Remarquons que ces conclusions relatives aux sols de savane ne sont pas différentes de celles que l'on aurait pu déduire des regroupements précédents qui portaient sur l'ensemble des sols de forêts-galeries et de savanes. Temps d'unité centrale 1108 : 5,61 secondes.

TABLEAU VII a

Distances moyennes intra et interconstellations à l'étape 2 du regroupement en constellations des sols de l'écosystème des savanes de Lamto, fondé sur l'ensemble des 16 variables. Les distances intraconstellations sont en italiques

Constellations	C1 ₂	C2 ₂	C3 ₂	C4 ₂
C1 ₂	<i>0.14</i>	0.33	0.20	0.19
C2 ₂	0.33	<i>0.17</i>	0.25	0.38
C3 ₂	0.20	0.25	<i>0.15</i>	0.27
C4 ₂	0.19	0.38	0.27	<i>0.06</i>

TABLEAU VII b

Distances moyennes intra et interconstellations à l'étape 3 du regroupement en constellations des sols de l'écosystème des savanes de Lamto, fondé sur l'ensemble des 16 variables. Les distances intraconstellations sont en italiques

Constellations	C1 ₃	C2 ₃
C1 ₃	<i>0.67</i>	0.87
C2 ₃	0.87	<i>0.17</i>

2. Corrélations.

Les corrélations dont il est fait état dans ce paragraphe correspondent au risque 1 %.

a. *Corrélations établies à partir des 16 variables correspondant à l'ensemble des sols des écosystèmes de forêts et de savanes (Tab. VIII).*

On peut distinguer les variables suivantes :

1) celles qui présentent peu ou pas de corrélations positives ou négatives avec les autres variables : cas de pH, AD, AMY, ARG ;

2) celles qui présentent fréquemment des corrélations positives avec les autres variables, cas de CO₂, GLU, URE, ASP, PHO, T, S, CAE, MGE.

On notera le cas particulier de l'argile qui ne présente aucune corrélation avec les autres variables, et celui de C/N qui présente d'assez nombreuses

TABLEAU VIII

Résultats des tests non paramétriques de corrélations au risque 1 %
entre les 16 variables analysées dans les sols des écosystèmes de forêts-galeries
et de savanes de Lamto

A : absence de corrélation ; P : corrélation positive ; N : corrélation négative ;
Blanc : corrélation incalculable ou abandonnée car illusoire. Effectif 24.

	C/N	PH	CO ₂	AD	SAC	AMY	GLU	URE	ASP	PHO	ARG	T	S	KE	CAE	MGE
C/N.....	\	P	N	A	N	A	N	N	N	N	A			A	A	
PH.....	P	\	A	A	A	A	N	A	A	A	A	A	A	A	A	A
CO ₂	N	A	\	A				P	P	P	A	P	P	A	P	P
AD.....	A	A	A	\	A	A	A	A	A	A	A	A		P		A
SAC.....	N	A		A	\	A	P	P			A	P		A		P
AMY.....	A	A		A	A	\	P	A			A		A	A	A	
GLU.....	N	N		A	P	P	\	P	P	P	A	P		A		P
URE.....	N	A	P	A	P	A	P	\	P	P	A	P	P	A	P	P
ASP.....	N	A	P	A			P	P	\	P	A	P	P	A	P	P
PHO.....	N	A	P	A			P	P	P	\	A	P	P	A	P	P
ARG.....	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	\	A	A	A	A	A
T.....		A	P	A	P		P	P	P	P	A	\	P	P	P	P
S.....		A	P			A		P	P	P	A	P	\	P	P	P
KE.....	A	A	A	P	A	A	A	A	A	A	A	P	P	\	P	P
CAE.....	A	A	P			A		P	P	P	A	P	P	P	\	P
MGE.....		A	P	A	P		P	P	P	P	A	P	P	P	P	\

corrélations négatives avec les autres variables. On peut admettre que plus le nombre de corrélations significatives, négatives ou positives, entre une variable donnée et les autres est faible, plus cette variable est importante pour caractériser le système considéré. Le cas de l'argile illustre bien ce point de vue. On sait, en effet, que dans le type de sol considéré, le facteur argile joue un rôle majeur aussi bien sur la microflore que sur la végétation. Des variations mêmes faibles de ce taux, entraînant des modifications importantes des composantes vivantes de l'écosystème. Temps d'unité centrale 1108 : 7,85 secondes.

b. *Corrélations établies à partir des 16 variables correspondant aux sols de savanes (Tab. IX).*

L'existence d'une corrélation entre pH, T, S, CAE, MGE indique que CAE et MGE jouent un rôle majeur dans la saturation du complexe absorbant. La corrélation entre AD et KE suggère que K constituerait un facteur limitant dans la minéralisation des composés organiques du sol. La corrélation positive entre la teneur en asparaginase et la capacité totale d'échange suggère que l'ammonification serait sous la dépendance du complexe absorbant du sol. Il existe un certain nombre de corrélations positives entre T, S, KE, CAE, MGE, corrélations qui apparaissent comme parfaitement conformes à nos connaissances en chimie du sol. Temps d'unité centrale 1108 : 4,21 secondes.

TABLEAU IX

Résultats des tests non paramétriques de corrélations au risque 1%
entre les 16 variables analysées dans les sols de l'écosystème de savanes de Lamto

A : absence de corrélation ; P : corrélation positive ; N : corrélation négative ;
Blanc : corrélation incalculable ou abandonnée car illusoire. Effectif 24.

	C/N	PH	CO ₂	AD	SAC	AMY	GLU	URE	ASP	PHO	ARG	T	S	KE	CAE	MGE
C/N.....	∖	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	
PH.....	A	∖	A	A	A	A	A	A		A	A	P	P	A	P	P
CO ₂	A	A	∖	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
AD.....	A	A	A	∖	A	A	A	A	A		A	A	A	P	A	A
SAC.....	A	A	A	A	∖	A	A	A	A	A		A	A	A	A	A
AMY.....	A	A	A	A	A	∖	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
GLU.....	A	A	A	A	A	A	∖	A	A	A	A	A	A	A	A	A
URE.....	A	A	A	A	A	A	A	∖	A	A	A	A	A	A	A	A
ASP.....	A		A	A	A	A	A	A	∖	A	A	P	A	A	A	
PHO.....	A	A	A		A	A	A	A	A	∖	A	A	A		A	A
ARG.....	A	A	A	A		A	A	A	A	A	∖	A	A	A	A	A
T.....	A	P	A	A	A	A	A	A	P	A	A	∖	P		P	P
S.....	A	P	A	A	A	A	A	A	A	A	A	P	∖	P	P	P
KE.....	A	A	A	P	A	A	A	A	A		A		P	∖	P	
CAE.....	A	P	A	A	A	A	A	A	A	A	A	P	P	P	∖	P
MGE.....		P	A	A	A	A	A	A		A	A	P	P		P	∖

3. Caractéristiques générales des sols des savanes de Lamto.

Étant donné que les sols de savanes à *Hyparrhenia* ne diffèrent pas significativement de ceux de savanes à *Loudetia*, on peut les considérer comme appartenant au même type. Les caractéristiques correspondantes figurent au Tableau X, sous forme de limites de confiance de médianes. Temps d'unité centrale 1108 : 1,84 secondes.

TABLEAU X

Caractéristiques générales des sols de l'écosystème de savanes de Lamto
Limites de confiance inférieure (I) et supérieure (S) de la médiane, calculées
au risque 5 % sur un effectif de 16 prélèvements

	C/N	PH	CO ₂	AD	SAC	AMY	GLU	URE	ASP	PHO	ARG	T	S	KE	CAE	MGE
I.....	15,20	6,10	0,31	0,22	21,89	20,09	3,79	0,04	0,20	0,17	4,80	4,10	3,27	0,15	2,08	0,91
S.....	17,50	6,80	0,67	0,39	25,58	39,50	6,31	0,07	0,24	0,22	5,80	5,30	5,40	0,22	3,90	1,40

DISCUSION ET CONCLUSIONS

Le regroupement en constellations (Fig. 1 b, 2, 3 a, 3 b) montre que la constellation des sols de forêts-galeries se distingue nettement des constellations des sols de savanes, ces dernières constellations étant assez proches les unes des autres.

Les sols de savane ne présentent aucune différence marquée en fonction du type des graminées (*Hyparrhenia* et *Loudetia*).

L'influence possible des variables chimiques sur les variables biologiques des sols de l'écosystème de savanes est suggérée par l'existence de corrélations observées d'une part entre l'activité déshydrogénasique et la teneur en K échangeable, d'autre part entre la teneur en asparaginase et la capacité totale d'échange (Tab. IX). On peut en déduire que, dans les sols de Lamto, les éléments échangeables pourraient intervenir en tant que facteurs limitants, conclusion à laquelle une étude antérieure nous avait déjà conduits (AUBRY *et al.*, 1973). On peut toutefois être surpris de l'absence de corrélations entre les autres variables biologiques alors que de telles corrélations ont été souvent décelées dans des études du même type (BAUZON *et al.*, 1968; ROSS et ROBERTS, 1970). Une explication du nombre restreint de corrélations décelées ici réside dans le fait que nous sommes partis d'échantillons provenant d'un lot de sols relativement homogène (écosystème de savanes) alors que l'établissement de matrices de corrélations à partir d'écosystèmes très différents (forêts-galeries et savanes) fait apparaître un nombre bien plus élevé de corrélations significatives à 1 %. La comparaison des tableaux VIII et IX illustre parfaitement cette considération.

Le facteur climatique ne semble pas intervenir significativement si l'on considère les variations saisonnières puisque les regroupements en constella-

TABLEAU XI

Caractéristiques biologiques des sols d'écosystèmes non forestiers
en milieu tropical ou tempéré

Région	Type de sol	Écosystème	PH	C/N	CO ₂	AD	SAC	AMY	URE	ASP	PHO	Références
Côte d'Ivoire (Lamto)	Sol ferrugineux tropical sur colluvions sableuses	Savanes à <i>Hyparrhenia</i> sp. et <i>Loudelia</i> sp.	6,4	15,9	0,44	0,28	23,0	26,3	0,05	0,24	0,19	Présente note
République Centrafricaine	Sol faiblement ferrallitique	Savane	5,8 6,1	— —	— —	— —	— —	— —	— —	1,14 0,45	— —	MOURARET (1965)
Tunisie	Sierozom	Champ de luzerne	7,9	11,6	0,25	0,13	317,0	—	—	—	—	BAUZON <i>et al.</i> (1968)
Sud de la France (Montpellier)	Sol rouge méditerranéen	Prairie à <i>Brachypodium ramosum</i>	8,8 7,4	10,5 10,5	— —	— —	214,6 105,1	63,4 3,5	0,46 0,27	— —	— —	CORTEZ (comm. personnelle)
Nouvelle Zélande	S ₁ Wakiwi C ₄ -2 Ngaumu C ₄ -2 Pirinoa C ₈ -4 Levin N ₄ Mangawheau	Prairies mixtes à graminées(70-87 %) et légumineuses(10- 20 %)	6,0 5,7 6,0 6,0 5,4	11,7 14,3 10,4 11,1 10,5	— — — — —	3,17 2,74 2,30 2,59 2,16	184,3 155,5 169,9 128,1 126,7	4,7 31,2 47,2 31,2 35,7	— — — — —	— — — — —	— — — — —	RossetROBERTS (1970)
Australie (New England)	Krasnosem Chocolate Yellow podzolic Gley podzolic Red-brown earth	Prairies à graminées et légumineuses	5,2 5,7 5,5 5,3 6,0	— — — — —	— — — — —	— — — — —	— — — — —	— — — — —	0,31 0,22 0,08 0,07 0,16	— — — — —	— — — — —	McGARITY <i>et</i> MYERS (1967)

Afin de faciliter les comparaisons entre les données provenant des différentes sources, on a converti les unités d'origine en unités telles qu'elles sont définies dans le texte.

Les tirets (—) indiquent l'absence de données.

Dans le cas du sol faiblement ferrallitique de République Centrafricaine et dans le cas du sol rouge méditerranéen, on a donné les 2 valeurs extrêmes des variables et non pas la moyenne comme cela a été fait dans les autres cas.

TABLEAU XII

Caractéristiques biologiques des sols d'écosystèmes forestiers
en milieu tropical et tempéré

Région	Type de sol	Écosystème	PH	C/N	CO ₂	AD	SAC	AMY	URE	ASP	PHO	Références
Côte d'Ivoire (Lamto)	Sol ferrugineux tropical sur colluvions sableuses	Forêt mésophile dense humide semi-décidue	5,7	12,6	1,21	0,34	31,8	44,0	0,14	0,57	1,00	Présente note
Côte d'Ivoire (Basse-Côte)	Sol ferrallitique fortement désaturé	Forêt ombrophile dense humide sempervirente	4,7	13,6	1,42	0,15	44,2	23,5	0,14	0,33	0,73	BAUZON (non publié)
Sud de la France (Montpellier)	Sol rouge méditerranéen	Forêt méditer. à <i>Quercus ilex</i>	8,3 7,2	12 12	— —	— —	158,4 76,3	380,2 2,9	0,40 0,15	— —	— —	CORTEZ (Comm. pers.)
Est de la France (Sainte-Marie)	Sol brun à mull acide sur grès rhétien	Hêtraie	5,1	21,9	3,73	1,33	347,0	187,0	0,46	1,19	1,78	BAUZON, TOUTAIN (non publié)
Est de la France (Bezange)	Podzol à moder sur sable rhétien	Hêtraie	4,0	29,0	1,92	0,79	227,0	186,0	0,06	0,62	1,83	BAUZON, TOUTAIN (non publié)

Afin de faciliter les comparaisons entre les données provenant des différentes sources, on a converti les unités d'origine en unités telles qu'elles sont définies dans le texte.

Les tirets (—) indiquent l'absence de données.

tions se font indépendamment de la date de prélèvement. Ces conclusions rejoignent celles de ROSS (1965), ROSS et ROBERTS (1968) (1970). Toutefois, lorsqu'on se place à l'échelle du globe et que l'on compare les teneurs en enzymes des sols de régions tropicales avec celles des sols de régions tempérées, on constate que la teneur en enzymes des premiers est beaucoup plus faible, qu'il s'agisse de sols forestiers ou de sols non forestiers (Tab. XI et XII). Le facteur principal qui intervient alors est, très vraisemblablement, le facteur température comme le suggèrent l'étude *in vitro* de CORTEZ *et al.* (1972) et la comparaison faite *in situ* par ROSS et ROBERTS (1970). Ces derniers auteurs ont comparé la teneur en enzymes d'une séquence de 5 sols néozélandais (Wakiwi, Ngaumu, Pirinoa, Lewn, Mangawheau) placés dans des conditions écologiques identiques, à l'exception des températures moyennes annuelles qui étaient respectivement de 9,7; 11,4; 12,5; 12,9; 14,4° C. Les teneurs de ces sols en saccharase décroissent de 184,3 à 126,7 μ moles de sucres réducteurs/g sol sec/24 h et leur activité déshydrogénasique tombe de 3,17 à 2,16 μ moles de TPF/g de sol sec/24 h en allant des sols les plus froids aux plus chauds. Ces résultats indiquent que plus la température s'élève, plus certaines enzymes du sol sont biodégradées (en restant bien entendu dans des limites de temps compatibles avec l'activité des microorganismes du sol). Dans ces conditions, la question se pose de savoir si, en milieu tropical, les processus enzymatiques sont moins importants qu'en région tempérée. C'est possible, mais ce n'est pas certain parce que la faible teneur en enzymes des sols tropicaux peut être compensée par le fait qu'au cours de l'année, ces enzymes se trouvent placées plus longtemps dans des conditions de température plus favorables. Il convient de noter, en outre, que les échantillons de sol sur lesquels est fondée cette étude sont des échantillons « moyens », c'est-à-dire des échantillons constitués par le mélange de sol rhizosphérique et non rhizosphérique. Or, il est bien connu que les teneurs en enzymes sont bien plus élevées dans la rhizosphère (KOZLOV, 1962; VOETS et DEDEKEN, 1966) et qu'en milieu tropical l'effet rhizosphère est bien plus marqué qu'en milieu tempéré.

Quoi qu'il en soit, la teneur en enzymes des sols de Lamto est incontestablement faible — plus faible même que celle d'autres sols tropicaux car, en dehors des considérations climatiques exposées ci-dessus, des facteurs édaphiques limitants interviennent : ce sont, en particulier, la faible teneur en cations échangeables et la faible teneur en argile, d'où l'effet protecteur réduit des colloïdes minéraux.

RÉSUMÉ

Les sols des horizons de surface de trois écosystèmes (savane à *Loudetia simplex* (L), savane à *Hyparrhenia* (H) et forêt-galerie (F) de la région de Lamto dans la zone tropicale humide de moyenne Côte-d'Ivoire) ont été échantillonnés en avril 1969 et mai 1970 et analysés pour leur teneur en six enzymes, leur teneur en N et C minéralisable et leur teneur en plusieurs caractéristiques chimiques. Ces données ont été étudiées par une méthode multivariante (programmes des distances, des constellations et des corrélations).

Cette analyse statistique a montré (1) que les sols de forêt-galerie se différencient très nettement des sols de savane, (2) que les sols de savane ne se différencient pas significativement en fonction du type de graminées (*Loudetia* et

Hyparrhenia), (3) que quelques caractéristiques chimiques étaient significativement corrélées avec des caractéristiques biologiques, (4) que les facteurs climatiques n'affectaient pas significativement les caractéristiques des sols. On suppose que la faible teneur en enzyme des sols de Lamto est due à l'intervention de facteurs limitants d'origine édaphique.

SUMMARY

Soils from surface horizons of three ecosystems (savanna of *Loudetia simplex* grassland (L), savanna of *Hyparrhenia* grassland (H) and forest of gallery-forest (F) of the Lamto area in the moist tropical zone of middle Ivory Coast) were sampled in November 1969 and May 1970 and analyzed for six enzymes content, mineralizable N and mineralizable C contents, and several chemical characteristics.

Related data were studied using multivariate method (distance, cluster and correlation program package) thus showing (1) that gallery-forest soils markedly differed from savanna soils, (2) that savanna soils did not significantly differ from each other according to the grass genus, (3) that some chemical characteristics were significantly correlated to biological ones, (4) that climatic factors did not significantly affect any soil characteristic.

The low enzyme content of Lamto soils was supposedly attributed to limiting factors of soil origin.

REFERENCES

- AUBRY (Anne-Marie), 1975. — Programmes fortran pour distances non paramétriques, constellations et corrélations. *Init. Doc. Tech. O.R.S.T.O.M. Paris* (sous presse).
- AUBRY (Anne-Marie), VAN DEN DRIESSCHE (R.), BAUZON (Danièle), PERRAUD (A.), DOMMERMUES (Y.), 1973. — Measures of rank distances followed by repeated clustering and tests of rank correlations in the study of biological and chemical data from tropical forest soils (Ivory Coast). *Bull. Ecol. Res. Comm. (Stockholm)*, **17**: 433-442.
- BALANDREAU (J.), VILLEMEN (Geneviève), 1973. — Fixation biologique de l'azote moléculaire en savane de Lamto (Basse Côte-d'Ivoire). Résultats préliminaires. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **10**: 25-32.
- BAUZON (Danièle), VAN DEN DRIESSCHE (R.), DOMMERMUES (Y.), 1968. — Caractérisation respirométrique et enzymatique des horizons de surface des sols forestiers. *Science du Sol*, **2**: 55-78.
- CASIDA (L. E.), KLEIN (D. A.), SANTORO (T.), 1964. — Soil dehydrogenase activity. *Soil Sci.*, **98**: 371-376.
- CORTEZ (J.), LOSSAINT (P.), BILLES (G.), 1972. — L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. III. - Activités enzymatiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **9**: 1-19.
- DELMAS (J.), 1967. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : premier aperçu sur les sols et leur valeur agronomique. *La Terre et la Vie*, **21**: 216-227.
- DUCHAUFOUR (Ph.), 1970. — *Précis de Pédologie*, 3^e ed. (Masson et C^{ie}, ed.), Paris, 475 p.

- HOFFMANN (G.), 1967. — Eine photometrische Methode zur Bestimmung der Phosphatase-Aktivität in Böden. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.*, **118**: 161-172.
- HOFFMANN (G.), TEICHER (K.), 1961. — Ein Kolorimetrisches Verfahren zur Bestimmung der Ureaseaktivität in Böden. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.*, **95**: 55-63.
- HOFMANN (E.), SEEGERER (A.), 1951. — Über das Enzymsystem unserer Kulturböden. I. Saccharase. *Biochem. Z.*, **322**: 174-179.
- KOZLOV (K. A.), 1962. — Study of the biological activity of soils of eastern Siberia. *Pochvovedenie*, **4**: 40-47.
- MCGARITY (J. W.), MYERS (Margaret G.), 1967. — A survey of urease activity in soils of northern New South Wales. *Plant Soil*, **27**: 217-238.
- MOURARET (M.), 1965. — Contribution à l'étude de l'activité des enzymes du sol : l'asparaginase. *O.R.S.T.O.M.*, Paris.
- POCHON (J.), BACVAROV (I.), 1973. — Données préliminaires sur l'activité microbologique des sols de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Rev. Ecol. Biol.*, **10**: 35-43.
- RAMBELLI (A.), PUPPI (G.), BARTOLI (A.), ALBONETTI (S. G.), 1973. — Deuxième contribution à la connaissance de la microflore fongique dans les sols de Lamto en Côte-d'Ivoire. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **10**: 13-18.
- ROLAND (J. C.), HEYDACKER (F.), 1963. — Aspects de la végétation dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Rev. Gen. Bot.*, **70**: 605-620.
- ROSS (D. J.), 1965. — A seasonal study of oxygen uptake of some pasture soils and activities of enzymes hydrolysing sucrose and starch. *J. Soil Sci.*, **16**: 73-85.
- ROSS (D. J.), ROBERTS (H. S.), 1968. — A study of activities of enzymes hydrolysing sucrose and starch and of oxygen uptake in a sequence of soils under tussock grassland. *J. Soil Sci.*, **19**: 186-196.
- ROSS (D. J.), ROBERT (H. S.), 1970. — Enzyme activities and oxygen uptake of soils under pasture in temperature and rainfall sequences. *J. Soil Sci.*, **21**: 368-381.
- SCHAEFFER (R.), 1974. — Activité métabolique du sol : fonctions microbiennes et bilan biochimique. *Bull. E.N.S., Paris, Labo Zool.*, n° spécial Lamto.
- SPEARMAN (C.), 1904. — The proof and measurement of association between two things. *Am. J. Psych.*, **15**: 72-101.
- VAN DEN DRIESSCHE (R.), 1974. — La banque de données pédologiques de l'O.R.S.T.O.M. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, **12**: 125-132.
- VILLECOURT (P.), 1973. — Premiers éléments du bilan de l'azote dans la savane à rôniers de Lamto-Pacobo (Côte-d'Ivoire). *C.R. Colloque P.B.I. Ann. Univ. Abidjan*, **6**: 33-34.
- VILLECOURT (P.), 1973. — Contribution à l'étude du bilan du carbone dans un sol de la savane de Lamto en Côte-d'Ivoire. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **10**: 19-23.
- VOETS (J. P.), DEDEKEN (M.), 1966. Soil enzymes. *Meded. Rijksfac. Landb. Wetenschapen, Gent.*, **31**: 177-190.