

C. MOUREAUX et G. BOQUEL \*

## microbiologie des sols ferrallitiques

### *Introduction*

L'étroite interdépendance entre la microflore du sol et la matière organique, dont le rôle essentiel n'est plus à démontrer, permet aisément de prévoir l'importance des activités microbiennes dans les sols des régions chaudes et, en particulier, dans les sols ferrallitiques.

La microflore tellurique joue, très schématiquement, un double rôle vis-à-vis de la matière organique du sol ; en effet, en même temps qu'elle attaque et décompose, dès leur apport au sol, les résidus végétaux intacts ou déjà fragmentés par la faune, ainsi que les cadavres animaux, elle contribue à l'humification de ces résidus sous forme d'humus, produit de néosynthèse relativement résistant à la dégradation microbienne. Les horizons organiques des sols ferrallitiques constituent donc le support des développements microbiens, mais sont également, facteur capital pour l'agriculture des sols évolués des régions chaudes, les zones privilégiées de la croissance racinaire, parce que, d'une part, la structure y est très généralement meilleure que dans le reste du profil et que, d'autre part, au moins dans les sols peu lixiviés, la richesse chimique y est sensiblement plus élevée.

La fonction essentielle de la microflore tellurique, indispensable au maintien de la vie sur la terre, est de minéraliser les éléments nutritifs contenus dans les résidus végétaux, éléments qui ne seraient pas assimilables par les plantes sous forme organique. Les exemples de l'azote, du soufre et du phosphore sont classiques : les proportions de soufre et de phosphore bloqués sous forme organique dans les sols ferrallitiques sont de l'ordre de 70 à 95 % ; elles peuvent approcher 100 % pour l'azote. L'immobilisation de ces éléments est un facteur avantageux qui les protège de l'entraînement par les eaux de percolation dans les sols des régions à précipitations élevées où la lixiviation est un facteur permanent d'appauvrissement.

On peut attribuer au complexe dynamique *matière organique-microflore du sol* une importance d'autant plus grande que le sol est plus évolué et présente des horizons minéraux plus pauvres en éléments nutritifs (SPURWAY, 1956), ce qui est précisément le cas des sols ferrallitiques.

---

\* Laboratoire de Microbiologie du Sol des S.S.C. de l'ORSTOM, Bondy.

En outre, les conditions climatiques confèrent aux facteurs biologiques une importance beaucoup plus grande dans les sols ferrallitiques que dans les sols tempérés : entre des températures moyennes de 11° C (régions tempérées), par exemple, et 25° C (zones des sols ferrallitiques), il faut multiplier l'intensité des activités bactériennes par un facteur voisin de 5, d'après les expériences de laboratoire (MOUREAUX, 1967 a), quand on se place à l'humidité favorable ; ce facteur est encore plus élevé *in situ* et pourrait atteindre des valeurs de l'ordre de 10, parce qu'au cours de l'année les conditions hydriques restent favorables aux activités microbiennes pendant des périodes beaucoup plus longues en sols ferrallitiques qu'en sols tempérés.

Au moment où les premiers pédologues de l'O.R.S.T.O.M. prenaient contact avec les sols des régions chaudes, après 1944, les études de microbiologie y étaient peu développées, malgré les travaux sporadiques de quelques chercheurs au Zaïre, en Afrique Occidentale et en Malaisie, principalement. Cependant, l'importance à accorder aux processus biologiques dans ces sols n'échappait à personne. L'O.R.S.T.O.M., dès 1950, créait à Paris, un laboratoire de microbiologie des sols suivi, peu de temps après, par celui de Tananarive, puis par ceux d'Abidjan, de Dakar et de Brazzaville. L'objectif était de compléter, sous l'angle microbiologique, les connaissances physico-chimiques des sols en progrès rapides grâce aux nombreuses équipes de pédologues, tant françaises qu'étrangères.

A ce jour, un grand nombre de travaux scientifiques ont été effectués concernant la microbiologie des sols ferrallitiques, mais les éléments en sont très dispersés. Notre but, ici, sans pouvoir ni vouloir prétendre dans le cadre de ce travail à une revue exhaustive, est de tenter une synthèse de ces connaissances.

## 1 - NATURE DE LA MICROFLORE DES SOLS FERRALLITIQUES

On a reconnu, dans les sols ferrallitiques, les mêmes groupes physiologiques de germes que dans les autres sols mondiaux, même ceux des régions arctiques : fixateurs d'azote atmosphérique, protéolytiques, ammonifiants, nitrificateurs, dénitrificateurs, cellulolytiques, ferro-bactéries, etc. Ce caractère ubiquiste de la microflore ne doit pas étonner, si l'on considère la dispersion dans l'atmosphère des poussières telluriques. Cependant, la croissance d'un germe étant essentiellement une « question de terrain », des études plus fines révèlent dans quelques cas des microflores particulières à l'intérieur de certains des grands groupes cités ci-dessus.

### 1.1 *Fixateurs non symbiotiques de l'azote moléculaire*

#### 1.1.1. *Généralités*

Très tôt, l'attention a été attirée sur des germes fixateurs d'azote atmosphérique ne se trouvant que dans les sols des régions chaudes du globe.

Les fixateurs des sols tempérés avaient déjà fait l'objet de très nombreuses études. Ils sont capables d'activer l'azote moléculaire et de le réduire grâce à un complexe

enzymatique comprenant une hydrogénase et une nitrogénase ; cet élément, sous forme d'un intermédiaire clef, l'azote ammoniacal, est ultérieurement incorporé dans le squelette carboné pour constituer les acides aminés et les protéines (BONNIER et BRAKEL, 1969). L'intérêt théorique et pratique de cette faculté remarquable chez certains germes du sol explique le grand nombre de travaux dont ils ont fait l'objet dans les régions chaudes du globe.

### 1.1.2. *Les Beijerinckia*

Dès 1936, ALTSON isole en Malaisie un germe fixateur d'azote atmosphérique dont on devait reconnaître par la suite la distribution géographique limitée aux basses latitudes (DERX, 1953), aux sols acides, en général, et particulièrement aux sols ferrallitiques (DOMMERGUES, 1953 *b* ; BECKING, 1959, 1961, 1962 ; HILGER, 1964, 1965).

Divers caractères dont l'acidophilie différencient ce microorganisme des *Azotobacter* neutrophiles ou basophiles des sols tempérés ; initialement décrit comme *Azotobacter* par ALTSON, il est retrouvé dans les sols de l'Inde, d'abord par STARKEY et DE (1939) qui en font une nouvelle espèce, *A. indicum*, ensuite par ROY (1958) dans les sols rouges de la région de Madras. DERX (1950 *a* et *b*) l'isole aussi à Java et estime qu'il est suffisamment différent d'*Azotobacter* pour le prendre comme l'espèce type d'un nouveau genre : *Beijerinckia indica*.

Des *Beijerinckia* sont ensuite reconnus dans la quasi-totalité des sols ferrallitiques :

- en Côte d'Ivoire (KAUFFMANN et TOUSSAINT, 1951), sous forêt, à pH 5, sous le nom d'*Azotobacter lactigenes* ;
- à Madagascar, sur les Hauts-Plateaux (DOMMERGUES, 1952 *a*) ;
- dans le Nord de l'Australie (TCHAN, 1953) ;
- en Afrique Orientale (MEIKLEJOHN, 1954, 1968) ;
- au Brésil (DOBEREINER et DE CASTRO, 1955 ; DOBEREINER et RUSCHEL, 1958 ; CAMPELO et OLIVEIRA, 1969 ; VAN WAMBEKE, 1971) ;
- au Sénégal, en Casamance, et en Guinée (DOMMERGUES, 1956, 1959 *a* ; CHAMPION *et al.*, 1958) ;
- à l'Île Maurice (MOUREAUX, 1957 *a*) ;
- au Nigéria (MOORE et ABAELU, 1959 ; MOORE, 1963 *a* et *b*) ;
- au Congo-Brazzaville (de BOISSEZON, 1961 *b*, 1967).

Quelques études signalent bien des *Beijerinckia* en dehors des tropiques (STRIJDOM, 1965 ; SHENDE *et al.*, 1970 ; THOMPSON, 1968) ou en sols non ferrallitiques (MEIKLEJOHN, 1968), mais ces cas paraissent exceptionnels, et, de toute façon, temporairement explicables à la suite d'apports telluriques éoliens.

L'absence quasi-totale dans les sols ferrallitiques des fixateurs non symbiotiques, comme *Azotobacter chroococcum*, habituels en sols tempérés non acides, confère un grand intérêt théorique aux *Beijerinckia*. DOMMERGUES met bien en évidence (1952 *a*) la spécificité de ces microorganismes dans les sols tropicaux acides de Madagascar où leur aire de répartition couvre toute la Grande Ile, à l'exception des sols calcaires, donc, pratiquement, l'ensemble des sols ferrallitiques, la zone de pH optimal étant comprise entre 5,0 et 6,2. Cependant, il trouve peu de *Beijerinckia* dans les sols ferrallitiques sous forêt de la Côte Est, alors que sous plantation de girofliers, sur la Côte Est, également, MOUREAUX *et al.* (1959) signalent des densités atteignant presque 5 000 colonies de ce microorganisme par g de sol.

De BOISSEZON (1961 *a*, 1967) explique par la faiblesse du pH (4,1) l'absence de *Beijerinckia* en certains sols forestiers fortement désaturés au Congo-Brazzaville, alors que, sous savane (plateaux de la vallée du Niari), la densité en est élevée (pH 5,2).

Contrairement à ce qui a souvent lieu pour les *Azotobacter*, les densités des *Beijerinckia* ne semblent pas généralement liées à la fertilité et c'est ainsi qu'à Madagascar

les sols ferrallitiques très pauvres des Hauts-Plateaux peuvent présenter des densités élevées de ce germe, peu exigeant du point de vue minéral, tolérant des conditions de mauvaise aération et favorisé, vraisemblablement, par la pauvreté en azote contre la concurrence d'autres germes ; même en sols gravement érodés et sans couverture végétale, les *Beijerinckia* persistent quoiqu'en faible nombre (MOUREAUX, 1954).

En sols ferrallitiques d'altitude de Guinée, DOMMERMUES (1959 *a*) observe la présence des *Beijerinckia* dans 50 à 75 % des sols, tandis que DE BOISSEZON (1961 *a*) les signale, au Congo-Brazzaville, dans les sols ferrallitiques argileux des plateaux de la vallée du Niari, dans ceux des savanes Batékés et sur grès de l'Inkisi.

Les sols ferrallitiques faiblement désaturés du Sud du Sénégal (Casamance) ne présentent que de faibles densités de *Beijerinckia* (DOMMERMUES, 1956 ; FAUCK *et al.*, 1969).

La répartition géographique des *Beijerinckia*, presque invariablement associés aux sols ferrallitiques, est exceptionnelle dans le domaine de la microbiologie des sols, d'où l'intérêt soulevé. Elle est discutée par de nombreux auteurs (DERX, 1953 ; KLUYVER et BECKING, 1955 ; DOMMERMUES, 1963 *a*). DERX émet l'hypothèse qu'elle résulte de relations plus ou moins lâches avec certaines Légumineuses tropicales, mais il est plus probable qu'elle soit liée à l'effet dépressif du calcium sur la croissance des *Beijerinckia* (HILGER, 1964), même à des doses de l'ordre de 0,02 %, en même temps qu'à sa tolérance plus élevée que celle d'*Azotobacter* aux éléments : Fe, Al, Ti, Mn (BECKING, 1961), relativement abondants en sols ferrallitiques. Ce caractère particulier a même permis à DOMMERMUES (1963 *a*) de considérer la présence des *Beijerinckia* comme indicatrice de la ferrallitisation. Une autre explication a été donnée par JENSEN (1965) qui lie le développement des *Beijerinckia* à la présence de résidus végétaux riches en sucres solubles, hypothèse qui pourrait être renforcée par les observations de RUINEN en Indonésie (1965) et de MEIKLEJOHN (1962), au Ghana, concernant l'abondance des *Beijerinckia* en surface de feuilles (phyllosphère) de nombreuses plantes tropicales.

Tout récemment encore, en Côte d'Ivoire, à Adiopodoumé, RUINEN (1970), met en évidence des concentrations élevées de sucres, particulièrement dans l'eau accumulée au niveau des gaines de *Tripsacum laxum*, où divers fixateurs d'azote sont actifs et peuvent contribuer efficacement à enrichir le sol en azote. En fait, les glucides ne constituent qu'un facteur qui pourrait favoriser les *Beijerinckia* : ainsi, dans les sols ferrugineux tropicaux Diors du Sénégal, dans lesquels ce germe n'existe pas, JUNG *et al.* (1968) trouvent des doses parfois élevées de sucres solubles. Dans cette même optique, DOBEREINER (1961) note l'abondance des *Beijerinckia* dans la rhizosphère de la canne à sucre où l'on peut s'attendre à une activité plus grande de la fixation d'azote grâce aux apports carbonés des exsudats racinaires.

En ce qui concerne l'évaluation des quantités d'azote atmosphérique que les *Beijerinckia* apportent au sol, on reste très mal renseigné, les recherches ne concernant, le plus souvent, que la fixation en milieu liquide, comme celles de SHENDE *et al.* (1970) ; le facteur limitant de la fixation est très généralement la quantité de composés carbonés métabolisables et il est permis de penser que certains sols ferrallitiques, recevant beaucoup plus de résidus végétaux que les sols tempérés, bénéficient de gains plus élevés d'azote atmosphérique que ces derniers.

Il est souhaitable que la nouvelle technique de mesure de l'azote fixé par réduction de l'acétylène, déjà utilisée avec succès en sol hydromorphe en Côte d'Ivoire (RINAUDO, 1970), soit maintenant largement appliquée aux sols ferrallitiques et à la rhizosphère des principales plantes qui y sont cultivées.

De même que pour les *Azotobacter* en zone tempérée, la présence de molybdène (BECKING, 1962) est indispensable à l'activité fixatrice des *Beijerinckia*, car cet élément entre dans la constitution d'une des deux fractions de l'enzyme nitrogénase, responsable de la fixation de l'azote. Il peut être, dans certains cas, remplaçable par le vanadium. L'assimilation du molybdène se trouvant bloquée aux pH acides, contrairement aux autres oligo-éléments, sa carence est un facteur limitant probable de la fixation d'azote atmosphérique en sols ferrallitiques. L'effet bénéfique du chaulage peut ainsi provenir, entre autres causes, du relèvement du molybdène assimilable.

### 1.1.3. *Les Clostridium*

En ce qui concerne les *Clostridium*, fixateurs anaérobies, il n'existe malheureusement pas non plus de données précises sur les quantités d'azote fixé, mais leur densité, généralement beaucoup plus élevée que celle des *Beijerinckia*, souvent supérieure à 100.000/g sol, permet de leur attribuer un rôle d'autant plus important (JURGENSEN et DAVEY, 1970) que leur tolérance est très grande vis-à-vis de conditions écologiques diverses. Bien qu'anaérobies ou micro-aérophiles, on les trouve pratiquement dans tous les sols, car il existe toujours des micro-habitats ou « niches » moins aérés au voisinage de la matière organique en cours de décomposition ; il suffit d'effectuer des ensemencements de sols ferrallitiques (par saupoudrage ou dilutions) sur milieu sans azote, puis d'incuber en conditions anaérobies pour provoquer leur développement. Leur présence est signalée un peu partout en sols ferrallitiques et, notamment, à Madagascar (DOMMERGUES, 1952 *a* et *b*, 1953 *a*, 1954 *b* ; MOUREAUX, 1954, 1956 *a*), en Côte d'Ivoire (BOUQUET *et al.*, 1953 ; BERLIER *et al.*, 1956), dans l'Est africain (MEIKLEJOHN, 1954), au Sénégal, en Casamance (DOMMERGUES, 1956), au Nigéria (MOORE, 1963 *a* et *b*), en Australie (MOORE, 1966).

ALEXANDER (1961) cite la fixation possible de 13,6 mg N pour 100 ml d'une culture de *Clostridium butyricum* en 10 jours. Si l'on tente d'extrapoler un tel résultat à une lame d'eau de 1 mm (ce qui semble même modeste), équivalant à 10 m<sup>3</sup>/ha, on obtiendrait 1,36 kg N/ha, en 10 jours, soit environ 50 kg par an, ce qui est loin d'être négligeable. L'hydromorphie est d'ailleurs signalée comme généralement favorable à la fixation ; sur des sols de Côte d'Ivoire (région d'Abidjan), BOUQUET *et al.*, (1953) constatent que la saison des pluies (mai à août) favorise la prolifération des *Clostridium*, plus abondants, d'ailleurs, sous forêt et parcelles dénudées que sous repousse forestière.

En sols ferrallitiques malgaches, la fixation d'azote dans la rhizosphère de *Paspalum virgatum* est, d'après les dernières expériences effectuées *in vitro*, à Nancy, au Centre de Pédologie biologique (DOMMERGUES, 1971), le fait, à la fois de *Clostridium* et de *Derxia*, ce dernier agissant vraisemblablement avec des micro-organismes synergiques non encore déterminés.

### 1.1.4. *Les Cyanophycées (ou Algues bleues)*

Toujours dans le domaine des fixateurs libres d'azote atmosphérique, il est nécessaire de citer la présence fréquente, en surface des sols ferrallitiques, de pellicules de Cyanophycées, actives dès que les conditions hydriques le permettent et formant des plaques s'exfoliant plus ou moins après dessiccation. Ces algues sont d'observation courante sur les sols érodés des Hauts-Plateaux malgaches (MOUREAUX, 1959 *a* et *b*), au Nigéria sur « latosols » (MOORE, 1963 *b*), au Sénégal, en Casamance (MOUREAUX, 1965) sur sols ferrallitiques faiblement désaturés. Au Zaïre, MEYER et LAUDELOUT (1960) signalent le développement très important des algues à la surface des sols cultivés et se demandent si leur rôle n'a pas été sous-estimé en région équatoriale humide, hors le cas des rizières où leur efficacité fixatrice d'azote est bien reconnue. Leur autotrophie leur permet, à la lumière, une activité indépendante du taux de carbone du sol, ce qui accroît encore leur intérêt dans les sols tropicaux à faible niveau organique.

La plupart des données sur les quantités d'azote fixé par les Cyanophycées concernent les sols hydromorphes ; le travail récent de RINAUDO (1970) montre ainsi leur activité fixatrice en rizière de Côte d'Ivoire, mais leur contribution au cycle azoté des sols ferrallitiques reste très mal connue.

En Inde, MOORE (1966) note une fixation algale, sous culture de maïs, de 88 kg N/ha en 75 jours et BLONDEL, cité par BOYER (1970), trouve un taux double d'azote dans les quelques centimètres du sol sous plaques d'algues par rapport aux sols voisins au Sénégal. Le rôle des Cyanophycées en sols ferrallitiques soumis aux feux peut se trouver accru par leur résistance aux températures élevées (SHTINA, 1960) ; l'élévation du pH par les cendres doit aussi contribuer à favoriser leur développement.

L'azote fixé est libéré dans le sol où il est assimilable immédiatement par les plantes, comme MAYLAND et McINTOSH (1966) le mettent en évidence par une culture

mixte d'*Artemisia* et de croûtes algales en atmosphère d'azote 15. D'autre part, une action synergique est probable entre les fixateurs d'azote atmosphérique et les Algues bleues (PERMINOVA, 1964). L'inoculation de Cyanophycées, déjà pratiquée en rizières, est appelée à faire l'objet d'essais en sols ferrallitiques.

#### 1.1.5. Autres fixateurs d'azote

D'autres germes libres sont aussi susceptibles d'enrichir les sols ferrallitiques en azote atmosphérique, quoique beaucoup moins efficacement que les *Beijerinckia* et *Clostridium*, d'après les mesures au laboratoire, au point que la limite est parfois controversée et difficile à tracer entre eux et les oligonitrophiles. Cependant, l'abondance de ces micro-organismes dans certains sols peut compenser leur faible efficacité à l'échelle de la cellule et leur conférer une importance certaine. C'est ainsi que MOORE (1963 a) en « latosols » sous couvert de Graminées, au Nigéria, signale une fixation annuelle pouvant atteindre 150 kg/ha, malgré la rareté des fixateurs classiques comme *Beijerinckia* et *Azotobacter*; il en déduit que la fixation d'azote est principalement due, soit aux *Clostridium*, soit à d'autres micro-organismes n'appartenant pas aux Azotobactériacées. Le même auteur, en collaboration avec BECKING (1963), isole à partir de « latosols », à Abidjan, différents bacilles fixant l'azote dont *Bacillus polymyxa*.

Dans les sols de Rhodésie, MEIKLEJOHN et WEIR (1968) isolent de nombreuses bactéries, soit oligo-nitrophiles, soit fixatrices d'azote, certaines de ces dernières étant trouvées aussi actives que *Beijerinckia*, notamment un *Flavobacterium* et plusieurs espèces de *Pseudomonas* et *Achromobacter*.

Le genre *Pseudomonas*, en particulier, est très ubiquiste et tolérant à l'acidité.

FAUCK *et al.* (1969) observent, dans les sols ferrallitiques faiblement désaturés de Casamance, la grande abondance d'un germe que ses caractères permettent d'assimiler à *Bacillus circulans*, depuis longtemps considéré comme un faible fixateur d'azote atmosphérique, fait récemment encore confirmé par LINE et LOULIT (1971) par la méthode de réduction de l'acétylène.

Le genre *Derxia*, signalé comme fixateur (JENSEN *et al.*, 1960) semble, en réalité, très peu actif (HILL et POSTGATE, 1969).

On peut citer aussi le cas des levures, abondantes par exemple dans les sols ferrallitiques des Hauts-Plateaux malgaches, bien que l'accord ne soit pas fait sur la réalité de la fixation d'azote par ces micro-organismes. Quoi qu'il en soit, leur présence en association avec d'autres fixateurs est souvent bénéfique : DOMMERMES et MUTAFTSCHIEV (1965) signalent la synergie de *Lipomyces starkeyi* avec *Beijerinckia*, particulièrement efficace dans le cas de *B. fluminensis*, puisque la stimulation atteint 45 % à 170 %.

Les sulfato-réducteurs dont la présence dans la rhizosphère est souvent néfaste, comme viennent encore de le montrer DOMMERMES et MANGENOT (1970), sont parfois fixateurs (LE GALL *et al.*, 1959; POSTGATE, 1970; SISLER et ZOBELL, 1951).

#### 1.1.6. Conclusion

Quelle est, au total, l'importance à accorder aux fixateurs non symbiotiques d'azote atmosphérique en sols ferrallitiques ? On a cité plus haut quelques évaluations auxquelles on peut ajouter celle de MOORE et ABABU (1959) au Nigéria, près d'Ibadan, à partir d'expériences en pots sur un sol latéritique développé sur gneiss; les gains en azote atmosphérique, extrapolés à l'hectare, équivaldraient à environ 150 kg/an en sol nu. Citons également le travail tout récent de SPIFF et ODU (1972), au Nigéria encore, en latosols; ils trouvent, par la technique de réduction de l'acétylène, une fixation insignifiante de 60 gN/ha/an dans le sol témoin, mais pouvant atteindre 700 kgN/ha après addition de sucre; cette énorme différence souligne l'évidence des substances carbonées comme facteur limitant de la fixation.

Du point de vue agronomique, la marge qui sépare diverses évaluations allant de valeurs négligeables à 150 kg/ha/an, ou plus, montre donc la grande diversité des cas particuliers et souligne la carence d'informations concernant la fixation sous cultures tropicales occupant de grandes surfaces sur des types pédologiques bien définis. Il est vrai que les problèmes de bilan de l'azote des sols sont rendus très difficiles par la grande mobilité de cet élément qui favorise sa lixiviation et par les processus de dénitrification qui causent sa perte à l'état gazeux.

Quoi qu'il en soit, il est très vraisemblable que les processus de fixation en sols ferrallitiques soient plus actifs en sols appauvris en azote, comme cela a été montré en zone tempérée (RICHARDSON, 1938 ; OLSON, 1958), et qu'ils ralentissent quand le sol atteint un équilibre climacique. MOUREAUX (1957 *a*) cite, dans les sols ferrallitiques de l'île Maurice, une densité de *Beijerinckia* double, lorsque le pouvoir nitrificateur diminue de moitié sous canne à sucre.

Dans le même ordre d'idée, MEIKLEJOHN (1965) note qu'en Rhodésie les sols légers latéritiques rouges de termitières, plus fertiles que les sols environnants avec en particulier une nitrification plus active, sont justement plus pauvres en fixateurs d'azote, tant aérobies (*Beijerinckia*) qu'anaérobies (*Clostridium*), que les sols autour des termitières. En Basse Côte d'Ivoire, BERLIER *et al.* (1956) trouvent aussi, dans les sols ferrallitiques lessivés fortement désaturés, une densité de fixateurs anaérobies plus grande sous savane que sous forêt, bien que l'inverse se produise pour les aérobies. A Madagascar, au Lac Alaotra (DIDIER DE SAINT-AMAND, 1956 *b*), ce sont encore les sols les moins riches (à teneurs en humus, carbone, azote et acide phosphorique plus faibles) qui sont les plus riches en *Beijerinckia* et *Clostridium*, particulièrement en jachère nue.

En ce qui concerne la fixation de l'azote dans la rhizosphère, une étude récente de WEINHARD *et al.* (1971), utilisant la technique de réduction de l'acétylène, permet d'admettre son rôle significatif chez *Paspalum virgatum* en sol ferrallitique malgache, près de Tananarive.

Le fait que l'azote est généralement le facteur limitant dans les sols des régions chaudes, beaucoup plus vite dégradés et érodés que les sols tempérés à cause de l'agressivité climatique, doit tendre à amener une fixation biologique plus active de cet élément. On doit donc accorder à l'activité des fixateurs non symbiotiques amenant des gains d'azote faibles, sans doute, mais d'autant plus utiles que les sols sont plus pauvres, une importance beaucoup plus grande qu'en zone tempérée.

## 1. 2 Fixateurs symbiotiques de l'azote moléculaire

### 1.2.1. Généralités

La fixation de l'azote par les micro-organismes de ce groupe n'est possible que par leur association étroite avec un végétal.

La symbiose *Rhizobium*-Légumineuses est la mieux connue des associations possibles avec diverses familles botaniques ; l'intérêt économique de la culture des Légumineuses en vue de la production, soit de gousses, soit de matière verte, est considérablement accru par leur autonomie vis-à-vis de l'azote du sol, « privilège véritablement extraordinaire » comme l'écrivent BONNIER et BRAKEL (1969), particulièrement dans les sols des régions chaudes où, on le sait, l'azote est si souvent le facteur limitant. L'effet bénéfique des Légumineuses sur la fertilité des sols a d'ailleurs été empiriquement reconnu depuis des époques très reculées, puisque des auteurs grecs et romains, Virgile, notamment, en font déjà mention (WAKSMAN, 1952) ; il devait être expérimentalement établi par BOUSSINGAULT en 1838 ; BEIJERINCK, en 1888 isolait les micro-organismes responsables.

On a longtemps considéré l'association *Rhizobium*-Légumineuses comme l'application pratique majeure de la microbiologie du sol ; déjà largement exploitée en sols tempérés,

elle présente de très grandes potentialités en sols ferrallitiques. Les responsables des recherches agronomiques en prennent d'ailleurs pleinement conscience, comme le montre le seul exemple des recommandations du Congrès de Biodynamique et de Productivité du Sol à Santa Maria, au Brésil (PRIMAVESI, 1968), sur le développement à donner à la bactérisation des Légumineuses.

La grande majorité des Légumineuses tropicales cultivées sont pourvues de nodosités généralement efficaces et les gains d'azote, dus à l'activité des *Rhizobium*, dépassent de très loin, en général, ceux qui proviennent des germes non symbiotiques ; les rendements, dans les cas favorables d'infection par des souches efficaces, sont susceptibles d'atteindre les mêmes niveaux qu'après apport des doses optimales d'azote sans *Rhizobium*. Les *Rhizobium* du complexe *Vigna sinensis* (ou *cow-pea*) sont les mieux représentés en zone tropicale et ils provoquent la présence de nodosités sur des centaines de Légumineuses (arachide, crotalaires, haricots...).

### 1.2.2. La nodulation chez les Légumineuses tropicales et ses applications en sols ferrallitiques

Un important travail de prospection sur la nodulation des Légumineuses a été effectué en Basse Côte d'Ivoire par BERLIER (1958) : il constate l'infection constante des Légumineuses de jachères, tandis qu'elle est rare chez les Légumineuses forestières et, de toute façon, trouvée seulement sur de jeunes arbres. Il est vrai que les difficultés d'observation sont grandes sur les grosses racines !

BERLIER note que la nodulation se produit chez les Papilionacées forestières des genres *Dalbergia*, *Dalbergiella*, *Baphia*, *Erythrina*, etc., chez certaines Mimosées (*Acacia pennata*, *Albizia sassa*), tandis qu'elle est rare chez les Césalpiniées, représentant les plus primitifs de la famille des Légumineuses. Chez les genres *Baphia*, *Albizia*, *Dalbergia*, *Acacia*, la nodulation se produit en lisière de forêt ou en terrain découvert, alors qu'elle est très sporadique en forêt.

Les Légumineuses introduites qui deviennent ensuite subspontanées (*Pueraria*, *Centrosema*, *Calopogonium*) sont toujours abondamment nodulées.

JAUBERT (1952, 1953) signale des nodosités sur diverses Légumineuses au Sénégal dont l'arachide ; la même observation est constante sur les crotalaires à Madagascar. En fait, seules les Légumineuses d'introduction récente, dans une région donnée, risquent d'être dépourvues de nodosités, comme cela est souvent le cas pour le soja en Afrique et à Madagascar. On doit, cependant, penser que la nodulation, même si elle se produit, est loin, dans la plupart des cas, des conditions optimales, car une partie des *Rhizobium* indigènes risquent d'être peu efficaces, ce qui permet de prévoir de grandes possibilités d'amélioration de rendement, grâce à l'introduction de souches compétitives plus actives dans la mesure où la nature du sol le permet.

Le facteur sol, en effet, conditionne le succès de l'association *Rhizobium*-Légumineuses. Le pH est important, non pour les bactéries, mais pour la plante-hôte : au Sénégal, (Casamance) en sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris, la nodulation se produit jusqu'au pH 4,5 (BOYER, 1970), mais l'optimum est généralement plus élevé, de l'ordre de 6,5. Un facteur favorable est le relèvement du pH du milieu par les *Rhizobium* du groupe *cow-pea*. Les exigences des *Rhizobium* en P, S, Ca, Mg, sont faibles, contrairement à celles de la plante-hôte. FAUCK (1956) signale la faible nodulation de l'arachide au-dessous de 1 meq Ca/100 g de sol dans les mêmes sols ferrallitiques de Casamance, bien que les besoins en calcium des *Rhizobium* du groupe *Vigna*, type ancestral, semblent très modestes (NORRIS, 1956). L'intérêt du chaulage en sols acides serait d'augmenter la disponibilité du molybdène, oligo-élément indispensable à la fixation d'azote par les *Rhizobium*, comme dans le cas des germes non symbiotiques. L'action favorable du fumier de ferme peut provenir de la même cause. Outre le molybdène, le bore, le cobalt et le cuivre sont aussi indispensables (BOYER, 1970). Le vanadium est susceptible de remplacer le molybdène et certaines espèces, comme l'astragale, peuvent même le préférer (CANNON, 1963).

L'I.N.E.A.C. avec ses équipes de chercheurs à Yangambi (au Zaïre) a, dès 1956, jeté les bases de l'exploitation en sols tropicaux des connaissances de la symbiose *Rhizobium*-

Légumineuses. BONNIER et BRAKEL (1969) citent les résultats remarquables obtenus, notamment des rendements multipliés par 4 pour le soja, par 3 pour les haricots et l'arachide et une grande amélioration des plantes de couverture. Un gros travail a également été effectué et se poursuit en Australie au sein du C.S.I.R.O., *Division of Plant Industry*, pour une grande variété de Légumineuses tropicales (DAWSON, 1970 ; ROUGHLEY, 1970).

En Afrique francophone et à Madagascar, diverses études ont été effectuées ou sont poursuivies par l'O.R.S.T.O.M. ou les Instituts spécialisés (I.R.A.T. surtout).

A Madagascar, la pratique de l'inoculation des semences (soja principalement) se développe sur les sols ferrallitiques de colline souvent dépourvus de *Rhizobium*, selon DENARIE (1968), qui estime à 60 kg/ha, au moins, la quantité d'azote fixé par l'arachide et à 150-200 kg, avec maximum de 300 kg, par le soja grâce à l'emploi de souches efficaces.

Au Brésil, FREIRE *et al.* (1968) signalent des augmentations de rendement de 152 % par inoculation du soja, le phosphore et le chaulage augmentant le nombre de nodules en sols acides de faible fertilité (Rio grande do Sul); le chaulage agit probablement en neutralisant la toxicité du manganèse et de l'aluminium, outre son action sur le molybdène citée plus haut. Même si les Légumineuses cultivées sont nodulées naturellement, comme l'arachide, il faut se garder de conclure systématiquement qu'il est inutile d'introduire de nouvelles souches de *Rhizobium* dont l'efficacité, en effet, peut être plus grande (DENARIE, 1968).

Deux facteurs plaident en faveur de l'inoculation des semences par des souches efficaces et compétitives :

— la proportion relativement faible (25 %) de *Rhizobium* hautement efficaces trouvés naturellement dans les sols (DAWSON, 1970) qui abritent beaucoup de *Rhizobium* sauvages, fixant peu d'azote ;

— le nombre élevé de bactéries nécessaires (100 à 100 000 par graine, selon que le milieu est plus ou moins favorable, généralement plus de 1 000) pour obtenir un pourcentage élevé de plantes nodulées. Les applications agronomiques de la symbiose *Rhizobium*-Légumineuses sont développées par les instituts spécialisés comme l'I.R.A.T. à Madagascar et au Sénégal, tandis que l'O.R.S.T.O.M., au Centre de Dakar, travaille sur un programme de recherches fondamentales tourné, dans une première phase, vers la biologie des diverses souches de *Rhizobium* des sols de l'Ouest africain ; seront ensuite étudiés les problèmes d'efficacité et de compétitivité des souches (marquées par la technique des antibiotiques) en liaison avec l'I.R.A.T.

### 1.2.3. Nodulation fixatrice d'azote moléculaire des plantes non-Légumineuses

La présence de nodosités radiculaires est notée à l'intérieur de diverses familles botaniques (DOMMERMES et MANGENOT, 1970) dont certaines sont bien représentées en régions tropicales comme les Rubiacées et les Casuarinacées ; la nodulation n'est pas toujours provoquée par le développement de micro-organismes fixateurs d'azote et il est certain que, dans ce domaine, la prospection des symbioses fixatrices n'en est qu'à ses débuts.

La réalité de la fixation est encore incertaine dans beaucoup de cas et les connaissances actuelles obligent à n'accorder aux plantes non-Légumineuses qu'un impact minime sur le bilan azoté des sols.

BOND (1967) ne signale que 110 espèces dans 13 genres différents de non-Légumineuses participant à une symbiose fixatrice démontrée, alors qu'une proportion élevée des Légumineuses (qui comportent plus de 10 000 espèces) est nodulée.

Nous nous limiterons, ici, à la symbiose fixatrice chez les *Casuarina*, qui a été mise en évidence par la méthode isotopique à l'azote 15. Les *Casuarina* (filaos) sont des arbres surtout répandus le long des côtes tropicales où les sols ferrallitiques ne sont pas de règle, mais on les trouve également dans l'hinterland, sur les sols ferrallitiques des Hauts-Plateaux de Madagascar, par exemple.

En Nouvelle-Calédonie (TERCINIER, 1971), l'espèce *Casuarina deplancheana*, caractéristique de la colonisation des cuirasses (ferrallitites ferrugineuses), est toujours nodulée. En ce qui concerne les gains d'azote, HUGUENIN (1969) signale une fixation annuelle par *C. deplancheana* de l'ordre de 60 kg/ha/an et on peut citer également le résultat rapporté par DOMMERGUES (1963 *b*), bien qu'en sol non ferrallitique, d'une fixation annuelle de 58,5 kg/ha/an, en moyenne, pendant 13 ans sous reboisement de *Casuarina equisetifolia* dans la Presqu'île du Cap vert, au Sénégal. Un aspect du Programme Biologique International concerne, en particulier, la symbiose fixatrice chez *Casuarina*.

#### 1.2.4. Autres associations fixatrices d'azote (Lichens)

On sait que les lichens, constitués par l'association d'une ou plusieurs algues avec un champignon, sont susceptibles de fixer l'azote atmosphérique, lorsque l'algue appartient aux Cyanophycées (*Nostoc*, surtout). Bien que la réalité de la fixation ait été prouvée par la méthode de l'azote 15, aucune étude ne précise, à notre connaissance, les doses d'azote fixé en surface des sols. Cependant, on doit accorder aux lichens une certaine importance en région tropicale et, en particulier, en sols ferrallitiques érodés où ils sont d'observation courante, sur les Hauts-Plateaux de Madagascar, par exemple. Ils jouent le rôle de pionniers sur des sols tronqués jusqu'à la zone de départ qu'ils recouvrent d'un feutrage épais établissant, parfois, sur les migmatites altérées des environs de Tananarive un microprofil de régénération. Ils sont aussi parmi les premiers colonisateurs des roches nues, comme les granits en boules (Madagascar). L'intérêt biologique de ces pellicules de lichens ressort des mesures d'activité microbiologique globale, toujours très élevée par rapport au sol voisin, qu'elle soit évaluée soit par le test de l'invertase ou de l'indice de glucose (MOUREAUX, 1957 *b*, sur les sols ferrallitiques rouges profonds des Hauts-Plateaux malgaches), soit par le dégagement de gaz carbonique ou de l'invertase (de BOISSEZON, 1961 *b*, au Congo-Brazzaville, en sols rouges érodés sur grès de l'Inkisi présentant une stimulation de 500 à 600 % sous lichens).

### 1. 3 Microflore fongique

#### 1.3.1. Généralités

Les champignons constituent une proportion importante de la microflore tellurique. Ils ont fait l'objet d'un grand nombre d'études locales en sols ferrallitiques. Cet intérêt est motivé par plusieurs raisons :

##### *Réaction acide des sols ferrallitiques.*

L'acido-tolérance des champignons est classique (POCHON et de BARJAC, 1958); il en résulte qu'en sols acides leur rôle devient très important par rapport à celui des bactéries.

La plupart des grandes fonctions métaboliques : ammonification, nitrification, cellulolyse, ligninolyse, peuvent être le fait de la microflore fongique qui favorise, en outre, la formation de certains complexes organo-métalliques, importants dans les phénomènes d'altération ; il faut signaler aussi sa très grande influence dans le maintien ou la régénération de la structure.

##### *Maladies cryptogamiques.*

L'attaque des plantes tropicales cultivées par un certain nombre de champignons parasites préexistant dans les sols peut causer des chutes très graves de rendement, d'où

de nombreux travaux de spécialistes de la protection des cultures comme ceux de BOURIQUET (1946) à Madagascar et la longue liste d'études des moisissures des sols d'Amérique intertropicale citées par MEYER et LAUDELOUT (1960).

En Afrique de l'Ouest, la prédominance de certains champignons : *Aspergillus niger*, *A. flavus*, *Sterigmatocystis*, *Rhizopus*, *Mucor*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Phytophthora*, *Rhizoctonia*, peut occasionner des fontes de semis au Sénégal (MALLAMAIRE, 1967); tandis que d'autres mycéliums (*Botrytis cinerea*) provoquent des pourritures du collet sur les Hauts-Plateaux malgaches (BOURIQUET, 1946). Cependant, il est souvent très difficile de faire une distinction entre les champignons, hôtes habituels du sol, constituants de la microflore « autochtone » dans le sens donné par Winogradsky et les champignons « envahisseurs » (POCHON et de BARJAC, 1958), susceptibles de parasiter un hôte végétal (*soil-invaders* des auteurs anglo-saxons); en effet, certains ne sont que des parasites de faiblesse comme les *Cladosporium* attaquant les végétaux placés en conditions écologiques défavorables; d'autres, parfois parasites redoutables comme les *Fusarium*, sont cependant contrôlables biologiquement par l'activité du reste de la microflore hétérotrophe ou par les sécrétions racinaires elles-mêmes.

#### *Antibiotiques.*

A la suite de la découverte des antibiotiques, une prospection active de champignons antagonistes de divers germes pathogènes a été menée dans tous les sols mondiaux. Il en est résulté un élargissement des connaissances de la microflore fongique. Un certain nombre de genres : *Aspergillus*, *Rhizopus*, *Cunninghamella*, *Choanephora* (DOMMERMES et MANGENOT, 1970) sont apparus comme particulièrement bien représentés dans les sols des régions chaudes. La recherche de producteurs d'antibiotiques a été conduite, soit sur des échantillons de sols envoyés à des laboratoires centraux, soit à la faveur de missions, comme celle en Guinée de MIRCHINK et BELAYA (1965) qui décrivent le large spectre antibiotique des *Spicaria* trouvés en sols guinéens.

#### *Mycorrhizes.*

La participation des champignons aux associations mycorrhiziques confère aux racines d'un grand nombre d'espèces arborées tropicales un pouvoir d'absorption accru. L'importance de cette symbiose a été maintes fois soulignée lors de l'introduction de nouvelles essences se soldant par des échecs si l'associé fongique faisait défaut, alors qu'on remarquait la vigueur des plants mycorrhizés (BOULLARD et MOREAU, 1962). En Nouvelle Calédonie (HUGUENIN, 1969), la symbiose mycorrhizienne du *Casuarina deplancheana* apparaît comme un facteur écologique important de la colonisation par cette essence des sols ferrallitiques sur péridotites. On peut facilement observer en pépinière les mycorrhizes sur pins d'Indochine dont les reboisements sont d'ailleurs très vigoureux sur les sols érodés, pourtant très pauvres comme ceux des Hauts-Plateaux malgaches. Des recherches récentes (RAMBELLI, 1971) confirment la présence de mycorrhizes en sols ferrallitiques ivoiriens.

Le bénéfice dû à la présence des mycorrhizes continue à retenir l'attention par exemple en ce qui concerne l'absorption accrue des phosphates du sol (SANDERS et TINKER, 1971).

#### 1.3.2. Zonalité et écologie des champignons du sol

Alors que la nature des sols semble n'avoir qu'une faible influence sur l'aspect qualitatif de leur paysage bactérien (à de rares exceptions près, telle que celle des *Beijerinckia* adaptés aux sols ferrallitiques comme on l'a vu plus haut, ou la prédominance de bacilles et parfois d'actinomycètes en sols arides), il semble, au contraire, que les variations écologiques aient une influence marquée sur la microflore fongique. Cet aspect a été principalement étudié par les Russes à la faveur des différences de latitude dont ils disposent (MISHUSTIN, 1953) et par les Belges, en sols ferrallitiques, au Zaïre (MEYER et LAUDELOUT, 1960).

Des mycoflores typiques de certains groupements végétaux sont décrites, tant au Zaïre (MEYER et LAUDELOUT, 1960 ; MEYER, 1963) qu'en diverses autres régions d'Afrique francophone et à Madagascar (NICOT, 1953). On peut citer la conclusion de MEYER que les conditions écologiques, liées au couvert végétal, déterminent la nature de la mycocénose dans un sol donné.

### 1.3.3. Etudes particulières en sols ferrallitiques

En Côte d'Ivoire, dès 1942, KILLIAN à l'occasion de l'étude d'un profil latéritique profond de 8 m, sous forêt, à 60 km au nord d'Abidjan, note la prédominance des champignons dans les horizons humifères à forte activité biologique ; il étudie comparativement le sol sous savane non loin de la galerie forestière d'Oussou, sous Graminées et Palmiers, qui, soumis aux feux périodiques, est caractérisé par une pauvreté biologique extrême. KILLIAN émet l'hypothèse du rôle actif des micro-organismes dans la pédogénèse et admet leur action croissante du nord au sud, parallèlement à l'accroissement de la variété et du dynamisme de la végétation, avec maximum dans la forêt équatoriale.

Un grand nombre de publications citent, entre autres travaux, des numérations de germes en indiquant les proportions de champignons par rapport aux bactéries et aux actinomycètes (MEYER et MALDAGUE, par exemple, en 1957). La rapide décroissance en profondeur des champignons est souvent signalée (LAUDELOUT et GILBERT, 1949) résultant de leur caractère fortement aérobique et de leur liaison avec les retombées végétales en cours de biodégradation. Contrairement à ce qu'on pourrait attendre, les champignons ne présentent parfois que de faibles densités sous forêt équatoriale comme dans la Cuvette centrale du Congo. NICOT (1954) examine la microflore fongique des vanilleraies du Versant Est de Madagascar et en note les principaux représentants (*Aspergillus*, *Penicillium*, Sphaeropsidales, Hyphales, *Fusarium*).

D'une façon générale, les *Aspergillus* ont une importance beaucoup plus grande dans les sols tropicaux que les *Penicillium*, mieux représentés, eux, en sols tempérés ; en outre, ils accusent une dominance relative dans les pédoclimats secs (sols cultivés) avec, en particulier, les espèces suivantes : *A. fumigatus*, *A. terreus*, *A. niger*, *A. flavus* (DOMMERGUES et MANGENOT, 1970). La déforestation, au Zaïre (MEYER, 1963), provoque l'apparition de divers *Aspergillus*.

Dans la région de Yangambi, MALDAGUE (1958) fait une intéressante étude de la microflore de trois biotypes bien définis, choisis dans les milieux suivants :

Forêt primaire à *Brachystegia laurentii*

Culture de Légumineuses (*Stylosanthes gracilis*),

Prairie à *Brachiaria eminii*.

Le biotype forestier décrit présente les densités les plus faibles de bactéries (à cause du pH bas : 4,76) et de moisissures (en présence d'un excès d'humidité) ; elles sont plus élevées là où le pH est moins acide (5,10) et quand a lieu un fort enrichissement en matière organique. Cependant, une observation d'intérêt général est faite par cet auteur que l'on peut rapporter, bien qu'elle concerne la micro-faune : c'est, en dehors de la forêt, l'appauvrissement faunistique qui se traduit par la diminution du nombre des espèces ; le sol sous Légumineuses présente, cependant le nombre absolu d'individus le plus fort. Cette monotonie des espèces après déforestation est frappante dans un autre domaine, celui de la végétation.

FAUCK *et al.* (1969), en sols ferrallitiques faiblement désaturés de Casamance, au Sénégal, signalent la proportion beaucoup plus importante de champignons cellulolytiques dans les sols de culture (50 %) que dans les sols de forêt (21 %) ; ils considèrent que cette évolution à la suite de la déforestation résulte de l'abaissement du pH.

Au Zaïre, des études systématiques détaillées de la microflore fongique sont effectuées (MEYER, 1959, dans la région de Yangambi ; KIFFER et REISINGER, 1970, 1971, sur les espèces cellulolytiques et lignivores de la région de Kinshasa).

## 2 - ACTIVITÉ MICROBIOLOGIQUE GLOBALE DES SOLS ET CYCLE DU CARBONE

### 2.1 Généralités

L'activité microbiologique globale des sols étroitement liée au cycle du carbone, comme on le verra plus loin, peut être évaluée de diverses manières.

#### 2.1.1. *Respiration*

Le fait que l'immense majorité des germes du sol sont des hétérotrophes liés à la biodégradation des résidus organiques retournant au sol, comme le montre, notamment, leur rapide décroissance en profondeur, permet de mettre en parallèle l'activité microbiologique des sols et l'intensité de la respiration mesurée par le dégagement de gaz carbonique. La méthode de mesure est ancienne. WAKSMAN (1952) estime que la majeure partie du carbone provenant de la décomposition des résidus végétaux et animaux par les micro-organismes du sol est libérée sous forme de  $\text{CO}_2$  dont le dégagement permet par conséquent d'évaluer l'intensité des processus de décomposition; il constitue un bon test de l'activité biologique globale des sols. Au  $\text{CO}_2$  dégagé par les micro-organismes qui représente 85 % du  $\text{CO}_2$  total d'après LUNDEGARDH (1927), plus de 90 % d'après SMITH et BROWN (1932), s'ajoute dans le sol en place celui de la respiration des racines, de la faune et de la microfaune des sols. La mesure du dégagement de gaz carbonique, après avoir fait l'objet de multiples études en sols tempérés, a été aussi largement pratiquée dans les sols des régions chaudes et, en particulier, en divers sols ferrallitiques: en Malaisie (CORBET, 1934), en Côte d'Ivoire (KILLIAN, 1942; BACHELIER, 1968; PERRAUD, 1971), à Madagascar (MOUREAUX, 1957 *b*, 1959 *a* et *b*, 1962; MOURARET, 1965), à l'Île Maurice (MOUREAUX, 1957 *a*), en Guinée (DOMMERGUES, 1959 *a* et *b*), au Sénégal (DOMMERGUES, 1960 *a* et *b*; MAHEUT et DOMMERGUES, 1960), au Zaïre (HILGER, 1963), au Congo-Brazzaville (DE BOISSEZON, 1961 *b*, 1967), au Cameroun et en République Centrafricaine (BACHELIER, 1968).

Compte tenu de la corrélation notée par de nombreux auteurs entre le dégagement de  $\text{CO}_2$  et le nombre de micro-organismes actifs après addition de matières organiques facilement décomposables, ce test d'activité microbiologique globale des sols représente un grand progrès par rapport aux anciennes évaluations du nombre de germes, bien qu'il soit, maintenant dépassé par des études plus fines.

Au laboratoire, le dégagement de  $\text{CO}_2$  par le sol est réalisé en vase clos au cours d'une incubation à température et humidité proches des conditions optimales; il représente une activité potentielle. Les mesures *in situ*, plus intéressantes puisqu'indiquant l'activité réelle, sont d'exécution moins facile et effectuées assez rarement (à Madagascar par MOUREAUX, 1954, 1959 *a*; au Zaïre par MEYER *et al.*, 1959). Une approche de l'activité réelle du sol en place, malheureusement peu pratiquée, consiste à incuber le sol à l'humidité du prélèvement et à la température correspondante. La distinction entre l'« activité potentielle » et l'« activité réelle ou effective » *in situ* ne concerne pas seulement la respiration du sol, mais tous les métabolismes pouvant faire dans le sol l'objet de test.

En Afrique francophone et à Madagascar, deux techniques de mesures du  $\text{CO}_2$  ont été appliquées ; la première (MOUREAUX, 1957 *b*) laisse le  $\text{CO}_2$  au contact du sol ; il est ensuite déplacé par un courant d'air et dosé par barbotage dans l'eau de baryte.

Cette technique donne des résultats plus faibles que celle de DOMMERGUES (1960 *a*), qui est sans doute moins écologique, mais beaucoup plus simple : le  $\text{CO}_2$  y est absorbé au fur et à mesure de son apparition par de la soude titrée placée en vase clos avec le sol.

Comme le souligne DE BOISSEZON (1961 *b*), les deux méthodes ne sont pas équivalentes : l'absorption continue du  $\text{CO}_2$  en augmente le dégagement, la différence étant souvent de l'ordre du simple au double.

Parallèlement au dégagement de gaz carbonique, la respiration du sol peut être mesurée par l'absorption d'oxygène. Cette mesure n'est que rarement pratiquée en sols tropicaux (LAUDELOUT et MEYER, 1951, au Zaïre ; BACHELIER, 1968, sur sols ferrallitiques fortement désaturés de Côte d'Ivoire).

### 2.1.2. *Activité invertasique*

D'autres tests biochimiques peuvent permettre d'évaluer l'activité microbiologique globale des sols. Celui de l'activité inversatique ou saccharasique, mis au point par HOFMANN (1952), repose sur le fait qu'un très grand nombre de micro-organismes du sol (la plupart des champignons, en particulier) contiennent l'enzyme invertase (ou saccharase) qui dédouble le substrat saccharose ajouté au sol en sucres réducteurs que l'on dose en fin d'incubation.

Ce test a été largement utilisé en sols ferrallitiques, à Madagascar (MOUREAUX, 1957 *b*, 1959 *b*), au Congo-Brazzaville (DE BOISSEZON, 1961 *b*), au Sénégal (DOMMERGUES, 1956, 1960 *b* ; MOUREAUX, 1965, 1967 *a*), en Guinée (DOMMERGUES, 1959 *a* et *b*), et en Côte d'Ivoire (PERRAUD, 1971). Il reflète généralement assez bien l'activité microbiologique globale, à l'exception près de valeurs aberrantes, dans certains sols ferrallitiques très érodés à pellicules d'algues ou de lichens qui accusent une activité invertasique très élevée.

### 2.1.3. *Activité glycolytique*

Un autre test d'activité microbiologique globale a été mis au point à partir de l'intensité de la glycolyse dans le sol incubé dans des conditions bien déterminées (MOUREAUX, 1957 *b*) : l'indice d'utilisation du glucose, sucre biodégradé par la grande majorité des germes du sol. Il a été aussi largement utilisé à Madagascar (MOUREAUX, 1956 *b*, 1957 *b*, 1959 *b*, 1961), au Congo-Brazzaville (DE BOISSEZON, 1961 *b*) et au Sénégal (MOUREAUX, 1965, 1967 *a* ; MOUREAUX et FAUCK, 1967 ; FAUCK *et al.*, 1969).

Cet indice de détermination aisée est apparu comme donnant satisfaction pour l'évaluation de l'activité biologique des sols ferrallitiques malgaches (MOUREAUX, 1957 *b*, 1959 *b*) ; au Congo-Brazzaville, DE BOISSEZON (1961 *b*) note également « qu'il rend compte de l'activité biologique d'un grand nombre de micro-organismes du sol, reflète d'une manière assez exacte la fertilité des sols et apparaît comme un excellent critère de différenciation des sols ».

### 2.1.4. *Activité déshydrogénasique*

Une autre évaluation de l'activité microbiologique du sol est possible d'après sa richesse en déshydrogénase (LENHARD, 1956 ; SCHAEFER, 1963). La méthode consiste à mettre un accepteur d'hydrogène, le T.T.C. (triphényl-tétrazolium chlorure), au contact du sol saturé d'eau. Le T.T.C. est réduit au cours d'une incubation par le transfert d'une fraction des ions  $\text{H}^+$  de la matière organique. La quantité de T.T.C. réduit (triphénylformazan) est déterminée d'après l'intensité de sa couleur rouge au spectrocromètre. Cette méthode ne donne qu'une satisfaction limitée. Les résultats sont anormalement

faibles en sols argileux et il semble que le substrat carboné lui-même soit biodégradable (BACHELIER, 1971).

### 2.1.5. Conclusions

La microflore ne semble généralement pas plus abondante en sols tropicaux qu'en sols tempérés. LAUDELOUT et GILBERT (1949) n'observent, par exemple, qu'une microflore restreinte et peu de champignons en sols forestiers jaunes et bruns ferrallitiques sous différents types de forêt dans la Cuvette centrale du Zaïre. Cependant, l'activité micro-biologique réelle en sols tropicaux humides est favorisée, à nombre égal de germes, par les conditions généralement favorables de température et d'humidité.

Diverses applications ont pu être faites de ces différents tests à la rapidité de biodégradation de la matière organique en sols ferrallitiques et aussi à la recherche des carences par leur réponse aux éléments majeurs ou aux oligo-éléments (MOUREAUX, 1956 b).

## 2. 2 Etude de l'activité microbologique globale en divers sols ferrallitiques

### 2.2.1. Côte d'Ivoire

Dès 1942, KILLIAN, dans les sols latéritiques forestiers de la région de Yapo, au nord d'Abidjan, indique l'intérêt de la détermination de l'activité globale de la microflore par la respiration ( $\text{CO}_2$ ) plutôt que par le comptage des bactéries, champignons et actinomycètes. Il obtient, par la mesure *in situ* du dégagement de  $\text{CO}_2$ , des valeurs élevées, mais du même ordre de grandeur que celles des sols à mull des régions tempérées. Au contraire, aux emplacements où la couche humifère a disparu, comme sous savane, les chiffres sont bas, même après reboisement de *Khaya ivorensis* ou plantation de bananiers et caféiers. KILLIAN, relevant les courbes respiratoires journalières, remarque que les maximum et minimum, aussi bien en forêt qu'en savane, correspondent aux fluctuations de température, ce qui se traduit sous forêt par de très faibles variations. Il faut aussi signaler une étude très poussée de BACHELIER (1968) sur la minéralisation du carbone des sols. Elle a porté, entre autres sols de provenances diverses, sur quelques échantillons ferrallitiques de Côte d'Ivoire (sols sur schistes de Yapo et sur micaschistes de Divo); elle montre et l'importance des facteurs écologiques (température, humidité) sur l'intensité de la respiration ( $\text{CO}_2$ ) et la localisation du carbone facilement minéralisable (glucides notamment) dans les fractions fines du sol. Un travail tout récent (PERRAUD, 1971) analyse en détail les caractéristiques de la matière organique en sols forestiers de Côte d'Ivoire et, en particulier, les tests respirométriques et enzymatiques:  $\text{CO}_2$ , saccharase, amylase et  $\beta$ -glucosidase; ces deux derniers reflètent, comme la saccharase, les activités enzymatiques intervenant dans la dégradation des hydrates de carbone. Les résultats obtenus permettent la caractérisation chimique, biochimique et microbologique de trois types d'horizons humifères de surface correspondant aux trois zones écologiques suivantes:

I. — Basse-Côte d'Ivoire à forêt sempervirente ombrophile (précipitations supérieures à 1 600 mm).

II. — Moyenne-Côte d'Ivoire (saisons alternées, 1 300 à 1 600 mm).

III. — Côte d'Ivoire préforestière (1 100 - 1 400 mm).

Les activités respiratoires et enzymatiques augmentent vers le nord en même temps que la pluviométrie diminue: très faibles dans la zone I, elles s'élèvent progressivement

en zone II puis en zone III, sans jamais atteindre cependant les niveaux observés dans les sols à mull tempérés.

Une intéressante étude statistique de synthèse montre que le groupement des sols en constellations concorde avec la caractérisation des horizons humifères des trois zones écologiques, alors que cela n'a pas lieu en profondeur avec moins de matière organique. Les résultats sur les coefficients de minéralisation du carbone nous feront revenir sur ce travail en ce qui concerne la vitesse de biodégradation de la matière organique.

### 2.2.2. Zaïre

Le dégagement de CO<sub>2</sub> en sols ferrallitiques fait l'objet, dès 1959, d'un travail de MEYER *et al.*, dans le but de suivre l'évolution de la matière organique ; nous y reviendrons ultérieurement. Peu après, HILGER (1963) compare l'intensité et l'allure de ce même dégagement sous forêt et sous culture, dans les « reddish yellow latosols » de la Cuvette centrale congolaise. Il confirme les observations de KILLIAN en Côte d'Ivoire concernant l'uniformité du dégagement de CO<sub>2</sub> sous forêt et les fluctuations beaucoup plus marquées sous culture, les maximum ayant lieu aux températures de 40 °C atteintes l'après-midi. *In situ*, en sol de forêt où la température varie peu (21° à 25 °C), les valeurs de la respiration restent comprises entre 0,48 et 0,54 g/m<sup>2</sup>/h, tandis qu'en sol de culture où les températures oscillent entre 22 °C et 40 °C les valeurs extrêmes sont de 0,41 et 0,79 g/m<sup>2</sup>/h.

Les opérations culturales ont une grande influence sur la respiration : c'est ainsi que le paillis double le taux de dégagement de CO<sub>2</sub> d'un sol de savane, alors que la fumure minérale est pratiquement sans action. De même, l'influence immédiate du défrichage sur la respiration du sol est très intense : la respiration moyenne d'un sol de forêt peut être quadruplée, mais c'est une situation éphémère.

### 2.2.3. Madagascar

L'intensité de la respiration, mesurée par le dégagement de CO<sub>2</sub> en sols ferrallitiques des Hauts-Plateaux malgaches et de diverses régions de la Grande Ile, a fait l'objet de nombreuses études citées dans les généralités. Un aspect particulier freinant le dégagement de CO<sub>2</sub> a même été envisagé, celui des hétérotrophes qui en réutilisent une faible proportion (MOUREAUX, 1959 *a*), bien que ce processus ait une importance écologique minime.

L'étude principale est tournée vers les variations saisonnières ; l'influence des feux de brousse, notamment (MOUREAUX, 1959 *b*), y est examinée et elle permet une comparaison de l'activité microbiologique globale (CO<sub>2</sub>, saccharase, indice glucose) dans divers sols ferrallitiques des environs de Tananarive. L'activité biologique est représentée graphiquement en relation avec la fertilité de ces sols (MOUREAUX, 1961). Les résultats microbiologiques confirment ceux des pédologues sur l'appauvrissement des sols à la suite de la dénudation et de l'érosion : en particulier, les sols des sommets de colline formant replats et épargnés par le ruissellement, conservent une activité biologique élevée (MOUREAUX, 1962).

Des études tournées vers les applications agronomiques (MOUREAUX *et al.*, 1959) en alluvions anciennes à évolution ferrallitique de la Côte Est (région de Brickaville), sous température moyenne de 25° et pluviométrie supérieure à 2 500 mm, montrent que la culture de ces sols en canne à sucre détermine une forte élévation de leur niveau organique et de leur activité biologique globale permettant de conclure au maintien de cet aspect de la fertilité des sols tropicaux en culture continue, même intensive, si certaines conditions sont respectées (apports réguliers de matières organiques, absence d'érosion...). L'exemple est donné des sols ferrallitiques de l'Ile Maurice cultivés en canne à sucre depuis près de deux siècles et pour lesquels la pratique vérifie le maintien ou même l'amélioration de la productivité.

MOURARET (1965) a étudié des dégagements de CO<sub>2</sub> dans quelques sols ferrallitiques du centre de Madagascar parallèlement aux variations de l'activité enzymatique de l'asparaginase, après addition de cellulose, dans le but de suivre dans le temps les pulsations et d'apparaître dans les cycles de l'azote.

#### 2.2.4. Congo-Brazzaville

L'activité microbiologique globale de plusieurs types de sols ferrallitiques du Congo-Brazzaville :

- (a) Sols rouges sur grès de l'Inkisi,
- (b) Sols argileux des plateaux de la vallée du Niari sous savane ou sous culture,
- (c) Sols jaunes argilo-sableux sur granit (forêt humide),
- (d) Sols de forêt sèche sur sables du Kalahari,
- (e) Sols de savane des plateaux Batékés,

fait l'objet en 1961 d'un gros travail de DE BOISSEZON (1961 *b*). L'étude simultanée des variations saisonnières permet à l'auteur d'insister sur l'importance du cycle annuel des apports de matières organiques, facteur qui détermine, avec le pédoclimat, l'activité biologique des sols. Les caractéristiques de ces activités ( $\text{CO}_2$ , saccharase, indice glucose) sont données pour les différents sols cités. Le niveau en est faible partout à l'exception du groupe *b* où il est élevé sous savane et moyen sous culture.

#### 2.2.5. Afrique de l'Ouest.

Les sols ferrallitiques de l'Ouest africain ont fait l'objet de très nombreuses mesures de l'activité microbiologique globale (dégagement de  $\text{CO}_2$ , activités invertasique et glycolytique) sous le double aspect de la connaissance générale des sols et des applications agronomiques.

En Guinée, CHAMPION *et al.* (1958) utilisent les résultats obtenus en vue de l'amélioration des sols de bananeraies ; DOMMERMES (1959 *b*) étudie l'influence des nématicides sur le dégagement de  $\text{CO}_2$  et l'activité saccharasique de ces sols. Le même auteur (1959 *a*) observe une augmentation des activités biologiques globales potentielles avec l'altitude et on peut l'attribuer au stock organique plus élevé.

Au Sénégal, en Casamance, DOMMERMES (1956) définit les caractéristiques biologiques d'un sol rouge ferrallitique faiblement désaturé sous forêt tropicale sèche et suit son évolution après défrichement et mise en culture ; l'équilibre apports organiques-biodégradation est alors rompu et les activités biologiques y deviennent significativement plus faibles. L'intéressante étude de MAHEUT et DOMMERMES (1960) sur les sols de teckeraies de Casamance illustre bien l'influence du couvert forestier sur l'activité biologique : dégagement de  $\text{CO}_2$  majoré de 50 % et augmentation importante de l'activité saccharasique sous teck par rapport au sol cultivé. Toujours en Casamance, sur sols ferrallitiques faiblement désaturés appauvris, FAUCK *et al.* (1969) observent, après 15 ans de déforestation, une chute importante des activités biologiques.

Un certain nombre d'études concernent plus particulièrement l'influence de différents facteurs sur l'activité biologique globale.

La fragilité des sols ferrallitiques ressort de la faible épaisseur de l'horizon de surface biologiquement actif ; ainsi, sous 10 cm de profondeur, MOUREAUX (1965) observe une chute brusque de la glycolyse, du dégagement de  $\text{CO}_2$  et de la saccharase.

Les facteurs humidité et température font également l'objet de plusieurs publications. DOMMERMES (1962), dans son travail sur la dynamique microbienne des sols, mentionne que le niveau des seuils d'humidité bloquant l'activité microbienne dépend de la nature de la substance métabolisable mise à la disposition de la microflore ; il met en évidence la poursuite des activités microbiennes dans le sol au-delà du point de flétrissement. L'excès d'humidité, accompagné de percolation, est généralement néfaste : sur des sols ferrallitiques faiblement désaturés de Casamance soumis *in vitro* à un apport quotidien d'eau, équivalant à 50 mm d'eau pendant 50 jours, MOUREAUX et FAUCK (1967) observent une chute de 30 % de la glycolyse par rapport au sol témoin non percolé. Sur ces mêmes sols, MOUREAUX (1967 *a*) situe les conditions optimales de température et d'humidité ; la courbe de dégagement de  $\text{CO}_2$  en fonction de la température présente deux maximum (35 et 65°), le dernier correspondant aux germes thermophiles ; l'humidité optimale se situe

au double de l'humidité équivalente mesurée à pF 3. L'évolution de la glycolyse est sensiblement parallèle à celle de la respiration.

On reviendra sur d'importantes conclusions à tirer de ces travaux en ce qui concerne la minéralisation de la matière organique dans ces sols, mais on peut dire tout de suite que l'intensité de son oxydation diminue lorsque l'humidité du climat croît, conclusion trouvée aussi en Côte d'Ivoire par PERRAUD, et qu'elle est exaltée par la déforestation ou l'exposition au soleil des sols ; l'élévation de température du sol est un facteur important de la biodégradation accélérée du stock organique en cas de dénudation, et ce processus est encore plus accusé en cas de séchage du sol (BIRCH et FRIEND, 1956), donc en zones de climat alterné.

L'aspect particulier de l'effet d'activation (*priming effect*) a fait l'objet d'un travail (MOUREAUX, 1967 *b*) qui peut être cité ici, bien que les résultats publiés ne mentionnent pas de sols ferrallitiques, mais des sols ferrugineux tropicaux.

### 2.2.6. Cameroun et République Centrafricaine

L'étude de BACHELIER (1968), précédemment citée, concerne, au Cameroun, des sols ferrallitiques sur basalte de l'Adamaoua et des sols ferrallitiques rouges sur granit ou sur arène granitique et, en République Centrafricaine, des sols ferrallitiques sablo-argileux de la station agricole de Bambari.

Les résultats obtenus permettent les mêmes conclusions qu'en Côte d'Ivoire.

### 2.2.7. Ile Maurice

Un travail sur la microbiologie de divers sols de l'Ile Maurice (MOUREAUX, 1957 *a*) mentionne l'activité microbiologique globale très élevée sous canne à sucre, en sols ferrallitiques brun-rouge, à concrétions, développés sur basalte. Les indices d'activité biologique sont fréquemment améliorés sous canne à sucre succédant à d'autres cultures, tandis qu'ils sont abaissés dans les sols d'altitude soumis à une pluviométrie intense.

## 2.3 Etudes sur les groupes physiologiques de germes du cycle du carbone

### 2.3.1. Cellulolyse

La cellulose constitue une source énergétique importante pour les micro-organismes du sol. Sa proportion élevée dans les résidus végétaux, environ 40 %, justifie l'intérêt suscité par la cellulolyse dans les divers sols. On peut examiner les études qui la concernent en sols ferrallitiques sous trois rubriques : numérations, évaluation par les techniques respirométriques et nature des germes responsables.

#### *Numérations.*

Les numérations de germes cellulolytiques, bien que délaissées aujourd'hui au profit d'études plus fines, tiennent une large place dans les premiers travaux consacrés à la microbiologie des sols ferrallitiques ; la technique utilisée permet le développement des micro-organismes du sol biodégradant la cellulose sur milieu électif de WINOGRADSKY

(1949) au silicogel-cellulose. Les bactéries, actinomycètes et champignons cellulolytiques peuvent ainsi être dénombrés et leurs proportions déterminées. Les premières études, développées à Madagascar et en Afrique francophone après 1950 et effectuées parallèlement à d'autres numérations ont permis de préciser le dynamisme des processus biologiques en sols tropicaux et, en particulier, le rôle fondamental de la cellulolyse. Dans les sols ferrallitiques où le niveau organique joue fréquemment le rôle de facteur limitant de la fertilité, la cellulolyse est, en effet, située en aval des processus d'humification, de régénération de la structure et de la production d'acides organiques susceptibles de mobiliser divers éléments minéraux. A Madagascar, DOMMERMUES a largement utilisé le test des densités de germes cellulolytiques pour évaluer l'évolution biologique des sols sous forêt, savane ou culture ; il a pu ainsi déterminer l'influence de divers traitements comme les feux de brousse, les paillis ou les fumures. C'est ainsi que dans les argiles latéritiques du Versant Est malgache, dans la région du lac Alaotra, les densités élevées de cellulolytiques sous forêt et sous culture sont mises en évidence (DOMMERMUES, 1952 *a* et 1954 *a*). L'action des feux de forêt (1952 *b*) et des feux de prairie (1954 *c*) est néfaste, tandis que les paillis (1953 *a*) et les fumures (1953 *c*) augmentent la cellulolyse. Quelques variations saisonnières de la cellulolyse ont également été suivies (DOMMERMUES, 1954 *d*). La conversion de la forêt naturelle en peuplements artificiels (*Casuarina*, *Eucalyptus*...) a une influence variable selon les types de sols (1954 *b*), généralement moins favorable dans les sols ferrallitiques développés sur gneiss que dans ceux sur basalte dont l'équilibre biologique est plus stable. La destruction de la forêt amène un effondrement de l'activité biologique dans tous les cas.

MOUREAUX, à la suite de DOMMERMUES, à Madagascar (1954, 1956 *a*), évalue l'intensité de la cellulolyse dans divers sols ferrallitiques des Hauts-Plateaux d'après les densités de germes. Il note en sols érodés de colline (1959 *b*) la prédominance des champignons inférieurs cellulolytiques, tandis que les *Cytophaga* et vibrions viennent en tête en sol humifère bien drainé.

En Afrique de l'ouest, DOMMERMUES étudie l'action de diverses pratiques culturales sur la cellulolyse mesurée au laboratoire :

— en sols faiblement ferrallitiques de Casamance (Sénégal), de la déforestation (1956) ; la chute est marquée, en même temps, d'ailleurs, que l'acidification ;

— en sols de bananeraies (1959 *b*), près de Kindia (Guinée), de l'épandage de némato-cides, sans action, généralement aux doses normalement employées, sinon pour le DCB 60 (1,4 - dichloro-2-butène et 1,2 - dichloro-3-butène).

La faiblesse inhérente aux numérations, pour évaluer la cellulolyse, est l'ignorance de l'activité propre des germes dont certains sont à l'état latent dans le sol. Certains résultats le montrent, comme ceux de MAHEUT et DOMMERMUES (1960), accusant la décomposition plus rapide de la litière de teck que de la cellulose pure ajoutée au sol, alors que les densités de germes cellulolytiques sont en baisse.

Bien que ne portant pas sur un sol ferrallitique, mais sur un « Dior » ferrugineux tropical du Sénégal, on peut citer, ici, le travail de DOMMERMUES (1960 *d*) sur l'application de la méthode de numération dite cinétique, parce qu'effectuée après des délais échelonnés dans le temps (AUGIER et LAVERGNE, 1958 ; AUGIER, 1958), qui montre l'évolution spécifique des cultures.

Dans un gros travail sur la dynamique microbienne aux faibles humidités, l'apparition des colonies cellulolytiques sur papier filtre, en sols ferrallitiques du Sénégal et de Guinée, a permis à DOMMERMUES (1962) de situer le seuil de démarrage de la cellulolyse entre les pF de 4,2 et 4,5 (16 à 32 atmosphères). Ces résultats montrent qu'une certaine biodégradation du stock organique peut se poursuivre pendant une partie de la saison sèche ; à ce propos, les rosées généralisées en certaines régions, comme les Hauts-Plateaux malgaches, amènent une légère humidification de la surface du sol en période de ciel clair.

*Techniques respirométriques.*

Elles permettent une évaluation de l'intensité de la cellulolyse par l'excédent de CO<sub>2</sub> dégagé après addition au sol de cellulose. DOMMERMUES (1962), dans le travail précédemment cité, a utilisé aussi le dégagement de CO<sub>2</sub> dans l'étude de la cellulolyse aux faibles humidités. MOUREAUX (1967 *b*) s'est également servi de la même technique pour étudier, sous un aspect différent, l'effet d'activation (*priming effect*) de la biodégradation du carbone préexistant du sol par l'addition de cellulose (les résultats publiés ne faisant mention cependant que des sols ferrugineux tropicaux).

Un travail non publié de MOUREAUX, en 1969, compare les dégagements de CO<sub>2</sub> avec et sans cellulose et les densités de germes cellulolytiques en sols faiblement ferrallitiques de Casamance et dans trois autres types de sols du Sénégal que nous donnons à titre indicatif. Il s'agit de moyennes effectuées sur 40 échantillons composites.

	Sols ferralliti- ques	Ferrugineux tropicaux	Vertisols	Bruns sub- arides
CO <sub>2</sub> sans cellulose .....	114	53	132	102
CO <sub>2</sub> avec cellulose (CO <sub>2</sub> C) .....	258	139	250	232
Germes cellulolytiques/g sol .....	652	734	619	860
C‰ .....	18,6	3,8	14,4	6,0
N‰ .....	1,40	0,39	1,23	0,69
pH .....	5,7	5,8	7,6	7,4
$\frac{\text{CO}_2\text{C} - \text{CO}_2}{\text{CO}_2}$	1,27	1,62	0,89	1,27

Il apparaît que les densités de germes cellulolytiques sont peu significatives ; au contraire, l'intensité de la cellulolyse semble bien reflétée par le rapport (CO<sub>2</sub>C — CO<sub>2</sub>)/CO<sub>2</sub>.

Il a été noté dans ce même travail un coefficient de corrélation significatif en sols ferrallitiques entre le pouvoir nitrificateur du sol (nitrates apparus après incubation) et le CO<sub>2</sub> dégagé après addition de cellulose, l'azote, comme cela est bien prévisible, devenant le facteur limitant de la cellulolyse.

*Nature des germes.*

L'inventaire systématique des germes cellulolytiques a été réalisé dans un certain nombre de cas. Ces recherches laborieuses ne sont pas encore très développées et sont forcément localisées.

Nous ne citerons ici que les travaux de KIFFER et REISINGER (1970, 1971) sur la microflore fongique cellulolytique des sols du Zaïre. Un aspect particulièrement intéressant, déjà connu dans la biodégradation de quelques litières tempérées, est la succession chronologique d'organismes cellulolytiques bien définis.

*2.3.2. Ligninolyse*

Quoiqu'un peu moins abondante que la cellulose, la lignine, polymère aromatique, est aussi un constituant important des résidus végétaux : sa teneur y est de l'ordre de 25 % (DOMMERMUES et MANGENOT, 1970). Sa biodégradation aboutit généralement plus facilement

à la formation d'humus que celle des polysaccharides, cellulose notamment. Relativement très résistante, la lignine est cependant biodégradée par divers micro-organismes, surtout des champignons qui ont fait l'objet d'une étude récente en Côte d'Ivoire (RAMBELLI, 1971).

### 2.3.3. *Glycolyse. Amylolyse.*

L'activité glycolytique des sols a été déterminée par MOUREAUX après 1957, on l'a vu plus haut, dans de très nombreux sols malgaches et ouest-africains et par de BOISSEZON au Congo-Brazzaville (1961 *b*) en tant qu'évaluation de l'activité microbiologique globale après addition au sol de 5 ‰ de glucose. DOMMERGUES (1962) détermine également la disparition du glucose des sols en fonction des faibles humidités. En sol ferrugineux tropical (aucune mesure n'ayant porté sur des sols ferrallitiques), la glycolyse a lieu jusqu'au pF de 5,1 (125 atmosphères) et les micro-organismes qui en sont responsables sont ainsi classés comme « hyperxérophiles ».

## 2.4 *Interactions des cycles du carbone avec ceux d'autres éléments*

En sols ferrallitiques, comme en sols des régions tempérées, un déséquilibre dans l'apport des éléments nutritifs est susceptible d'amener diverses perturbations.

### 2.4.1. *Azote*

Une faim d'azote peut être induite par l'apport de résidus végétaux à rapport  $\frac{C}{N}$  élevé; cependant, la rapidité de décomposition a pour résultat de la rendre plus discrète par rapport à ce que l'on observe en sols tempérés.

A  $\frac{C}{N}$  égal dans les résidus végétaux (la limite entre la minéralisation et l'immobilisation — dite encore réorganisation — se situant vers  $\frac{C}{N} = 20 - 25$ ), la faim d'azote a donc moins de chance de se manifester. Il faut aussi tenir compte d'un autre facteur favorable: la prédominance, en sol ferrallitique acide, de la microflore fongique qui utilise l'azote beaucoup plus économiquement, en règle générale (MOHR, 1944; POCHON et DE BARJAC, 1958), que la microflore bactérienne, alors que c'est l'inverse dans le cas du carbone.

### 2.4.2. *Phosphore et soufre*

De même que dans le cas de l'azote, des faims de phosphore et de soufre traduisant une concurrence microflore-végétal peuvent se produire lorsque les rapports  $\frac{C}{P}$  et  $\frac{C}{S}$  excèdent des valeurs de l'ordre de 100 — 150,  $\frac{N}{P}$  devant être compris entre 5 et 10 (BOYER, 1970) et  $\frac{N}{S}$  être voisin de 10.

## 2. 5 Conclusions. Le problème de la matière organique en sols ferrallitiques

Des études plus approfondies complètent actuellement l'évaluation de l'activité micro-biologique globale des sols ; elles portent, soit sur les divers métabolismes microbiens de biodégradation et de biosynthèse, soit sur les interactions microflore-végétal dans la rhizosphère. Cependant, les très nombreuses déterminations d'activité micro-biologique globale permettent de préciser les conditions de biodégradation accélérée du stock organique et l'appauvrissement qui en résulte, en sols ferrallitiques, en fonction des contraintes locales :

— de température et d'humidité (JENNY *et al.*, 1949 ; DOMMERGUES, 1962 ; HILGER, 1963 ; MOUREAUX, 1967 *a* ; MALDAGUE, 1970) ;

— d'intensité de la lixiviation (MOUREAUX et FAUCK, 1957) ;

— des conditions culturales (MEYER *et al.*, 1959).

La rapidité des processus de biodégradation est favorisée par une adaptation de la microflore aux températures élevées et la plupart des activités biologiques (dont le dégagement de  $\text{CO}_2$ , exprime une résultante) sont très intenses au voisinage et au-dessus de 35 - 40 °C.

Lorsque les sols sont déforestés, la minéralisation des éléments nutritifs, liés au stock organique, permet une fertilité spontanée (MAIGNIEN, 1959), mais éphémère en l'absence de renouvellement de matière organique fraîche, d'où la fragilité bien connue des sols ferrallitiques.

La biodégradation rapide (LAUDELOUT et MEYER, 1954) des résidus végétaux en sols ferrallitiques présente donc un double aspect : favorable et défavorable.

MALDAGUE (1970) considère que la fertilité, en conditions naturelles, peut s'exprimer par le flux d'énergie par unité de temps et de surface du sol. Il évalue ce flux comme 100 fois plus élevé dans un écosystème forestier, au Zaïre, que dans celui d'un climat tempéré froid, au Canada (érable sur mor). Au Zaïre, encore, un travail de BARTHOLOMEW *et al.*, (1953) concerne la décomposition de divers résidus végétaux sous forêt ombrophile dans les latosols du Bassin du Congo : les taux de décomposition, *in situ*, en 35 semaines, sont compris entre 45 et 70 %, selon les essences, étant de 57 % pour un mélange de feuilles. L'étroite liaison est bien mise en lumière entre la fertilité et la décomposition des résidus végétaux, bien que les éléments nutritifs minéralisés puissent se trouver parfois en proportion déséquilibrée. Dans les conditions naturelles d'équilibre entre les apports organiques et leur biodégradation, la rapidité de cette dernière favorise donc la fertilité des sols ferrallitiques, mais que la forêt ou une couverture végétale suffisante viennent à disparaître et l'aspect défavorable l'emporte alors et se manifeste très vite. Ainsi, au Sénégal, en Casamance, FAUCK *et al.* (1969) rapportent une diminution du stock de matière organique de l'ordre de 40 % en sol rouge ferrallitique faiblement désaturé, dans les deux premières années après la déforestation.

Les processus de déshumification qui se déroulent simultanément à ceux de la synthèse microbienne de l'humus, les gains compensant les pertes dans les sols en équilibre climatique, font l'objet d'une étude de DIDIER DE SAINT-AMAND (1956 *a*) ; une microflore, spécialement adaptée à la dégradation de l'humus extrait de divers sols ferrallitiques autour du Lac Alaotra, à Madagascar, est mise en évidence.

Deux études (KAUFFMANN et BOQUEL, 1960 ; BOQUEL et KAUFFMANN, 1963) sur l'humification de paille *in vitro* en diverses conditions de température et d'humidité, susceptibles d'être rencontrées en région tropicale, montrent que la stabilité de l'humus en milieu acide, comme celui des sols ferrallitiques, est moindre lorsque l'humidité est constante : en effet, l'absence d'hygroperiodisme favorise la déshumification (diminution rapide des acides humiques formés après un mois). Ces résultats confirment les observations de DUCHAUFOUR (1960).

Il est signalé exceptionnellement que la matière organique de certains sols ferrallitiques

peut se décomposer moins facilement que celle de muls tempérés (PERRAUD, 1971, en Côte d'Ivoire ; MEYER et MALDAGUE, 1957, au Zaïre). Divers facteurs peuvent alors être en cause : acidité, présence d'ions toxiques ( $Al^{+++}$ ,  $Mn^{++}$ ,  $Fe^{++}$ ), hydromorphie amenant une certaine anaérobiose, substances végétales inhibitrices.

Cependant, au total, les conditions climatiques sont tellement plus favorables aux activités biologiques que la vitesse de biodégradation est en général de 5 à 10 fois plus élevée qu'en sols tempérés (3 à 20 fois plus élevée en Colombie qu'en Californie d'après JENNY *et al.*, 1949).

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'obstacle de la minéralisation trop rapide ne peut être surmonté que dans des cas particuliers, comme celui de la nitrification par l'utilisation de certains inhibiteurs. La technique la plus accessible pour maintenir la fertilité consiste en des apports assez fréquents de matière organique (engrais verts, résidus de récolte, paillis, etc.). La couverture du sol, maintes fois préconisée, forme écran contre l'échauffement diurne et limite ainsi l'activité biologique généralement maximale au-dessus de 40°.

La biodégradation devrait, en principe, être moins intense pour l'ensemble de l'année en cas de longue saison sèche abaissant l'humidité au-dessous du point de flétrissement et réduisant ainsi les activités microbiennes à un niveau très bas (stérilisation partielle), même si certaines fonctions, comme l'a montré DOMMERGUES (1962) en Afrique de l'Ouest, sont susceptibles de se manifester encore à de très faibles humidités. Cependant, il se produit au cours de la saison sèche une accumulation dans le sol de composés carbonés et azotés facilement métabolisables qui subissent une biodégradation intense dès le retour d'une humidité favorable, de telle sorte que le bilan organique final n'apparaît pas à l'avantage des sols sous climats à saisons alternées. Il est vraisemblable que la stimulation des activités biologiques en début de saison des pluies, sous l'influence de ces substances labiles, entraîne, vis-à-vis des fractions plus résistantes de la matière organique, une biodégradation temporairement plus forte qu'en climat perhumide par le jeu d'un processus qui pourrait être comparé au *priming effect* (biodégradation accélérée de la matière organique originelle du sol sous l'influence d'un apport organique frais). On constate effectivement que les coefficients de minéralisation du carbone et de l'azote augmentent lorsque la pluviométrie diminue : c'est le cas en Côte d'Ivoire (PERRAUD, 1971) et au Sénégal.

Théoriquement, si seule la fertilité minérale était en jeu, l'utilisation des engrais permettrait de rester maître de la situation dans la mesure où la capacité d'échange du sol serait suffisante. Cependant, comme la matière organique en cours de biodégradation contribue au maintien, voire à l'amélioration de la structure, il est nécessaire qu'elle ne s'abaisse pas au-dessous d'un niveau minimal. La microbiologie du sol a efficacement contribué à une meilleure prise de conscience de cet impératif dans les sols des régions chaudes.

### 3 - CYCLE DE L'AZOTE

Les transformations de l'azote sont presque totalement le fait des activités biologiques et l'approfondissement des connaissances les concernant est particulièrement important dans les sols ferrallitiques, compte tenu des conditions de température et d'humidité (MOUREAUX et FAUCK, 1967) qui favorisent un appauvrissement des nitrates. L'azote représente souvent, en sols ferrallitiques, le facteur limitant de la fertilité (avant le phosphore, le molybdène et le calcium).

Pourquoi une carence de l'azote, généralement plus grande dans les sols des régions chaudes et humides que dans les sols tempérés?

On peut avancer trois causes principales :

1. La lixiviation plus sévère des formes solubles de cet élément due à l'intensité des averses tropicales à la suite de la minéralisation rapide de l'azote organique par la microflore.

2. L'absorption de l'azote minéral par les lacs racinaires souvent extrêmement denses.

3. La synthèse très active d'hydrates de carbone à partir du CO<sub>2</sub> atmosphérique par la fonction chlorophyllienne alors qu'il n'existe aucun équivalent aussi efficace dans les processus de fixation d'azote atmosphérique.

L'exubérance des forêts tropicales illustre bien cette intensité de la fonction chlorophyllienne. Le rapport  $\frac{C}{N}$  des sols correspondant est assez élevé ; il diminue d'ailleurs d'une façon générale quand la latitude augmente, c'est-à-dire vers les régions tropicales plus sèches, où le couvert végétal est moins dense.

Un exemple en est donné par les variations suivantes du rapport  $\frac{C}{N}$  et du coefficient de nitrification 100 (N-NO<sub>3</sub>/N total) en 4 semaines d'incubation, au Sénégal, entre le sud, en Casamance (1 500 mm de pluie), et le nord (400 mm) :

	$\frac{C}{N}$	100 (N-NO <sub>3</sub> /N)
Sols faiblement ferrallitiques (faiblement désaturés appauvris) (1 500 mm) .....	13,3	4,5
Sols ferrugineux tropicaux Diors (600 mm) .....	9,7	6,5
Sols bruns subarides (400 mm) .....	8,7	8,3

Ces quelques chiffres suggèrent bien la rareté, donc l'importance de l'azote vers les basses latitudes.

Le cycle de l'azote joue un rôle agronomique de premier ordre, puisqu'il s'agit de l'élément constitutif de la plante le plus important après le carbone.

Les proportions des formes solubles ou insolubles de cet élément régissent les pertes et les gains subis par le sol et, en définitive, la réussite de la croissance de la plante. En un même instant, il se produit dans le sol une foule de transformations de l'azote entre un nombre énorme de composés azotés, transformations qui se déroulent souvent sans ordre prédéterminé et immuable. C'est pourquoi le terme de cycle est parfois critiqué (DOMMERGUES et MANGENOT, 1970), parce qu'il implique l'interdépendance étroite des transformations dont l'enchaînement, en réalité, est loin d'être toujours rigoureux.

Les principaux maillons du cycle de l'azote sont les processus d'ammonification, de nitrification et de dénitrification.

### 3. 1 Ammonification

#### 3.1.1. Généralités

Au moment où les résidus végétaux et animaux tombent au sol ou quand des micro-organismes meurent, l'azote s'y trouve dans un état insoluble, inutilisable pour l'absorption

racinaire, car il est essentiellement sous forme de protéines complexes dans une proportion de 35 à 50 % ; il y existe aussi en proportions variables à l'état d'acides nucléiques, de sucres aminés. On ne trouve qu'un taux infime d'acides aminés libres à raison de 6 à 15 types différents selon les sols et même si le végétal est capable d'absorber certains acides aminés, leur taux dans le sol, inférieur à 1 ppm, ne joue aucun rôle pratique vis-à-vis de l'alimentation azotée de la plante. Les déjections animales sont riches en azote ; les ruminants, par exemple ne retiennent qu'environ 15 % de l'azote qu'ils absorbent ; ces résidus végétaux ou animaux vont alors subir, dès leur contact avec le sol, des attaques successives par plusieurs vagues de micro-organismes hétérotrophes qui vont faire passer une partie de l'azote organique à l'état ammoniacal. C'est le *processus d'ammonification* (on dit aussi *d'ammonisation*), bien qu'il y ait de très nombreux stades intermédiaires possibles entre l'azote organique et l'ammoniac.

Une partie seulement de l'azote, d'ailleurs, est ainsi libérée. Une autre est utilisée par la microflore pour la synthèse du protoplasme de ses cellules.

En milieu aérobie, l'oxydation se poursuit par la nitrification.

La microflore responsable de l'ammonification est bactérienne et fongique. C'est une fonction banale qui est le fait de bactéries peu spécialisées, ce qui explique leur grande tolérance à des conditions écologiques variées : pH, humidité, aération, même, et, dans une certaine mesure, température. C'est un processus surtout aérobie, contrairement à la putréfaction.

Le large spectre des germes susceptibles d'être des ammonifiants explique que tous les sols des plus acides aux plus basiques présentent un pouvoir ammonifiant plus ou moins élevé ; on le mesure couramment d'après la quantité d'urée hydrolysée qui, dans le cas général, suit assez bien l'activité de la microflore totale mesurée, elle, par le dégagement de CO<sub>2</sub> ou l'absorption de O<sub>2</sub> en Warburg.

L'ammonification peut commencer dès les pH de 3,2 - 3,6 et se poursuivre jusque vers 9 - 10, mais les pH les plus favorables sont, cependant, voisins de la neutralité. Il peut y avoir blocage au stade ammoniacal si le pH est trop bas, parce que la nitrification est plus sensible à l'acidité que l'ammonification ; c'est dans ce dernier cas que le chauffage amène une brusque nitrification.

### 3.1.2. Etudes en sols ferrallitiques

La mise au point de mesures applicables en série (POCHON et TCHAN, 1948 ; DOMMERMUES, 1952 a) a favorisé les études du pouvoir ammonifiant en divers sols ferrallitiques. C'est surtout l'ammonification de l'urée qui a été étudiée.

Des techniques enzymatiques ont aussi été mises en œuvre. On bloque l'activité microbienne par un antiseptique ou bactériostatique (toluène, benzène) ; l'emploi du bore a été mis au point par MOURARET (1965) sur les sols malgaches ; l'ammoniac apparu est le fait des enzymes, soit cellulaires (asparaginase), soit fixées sur le complexe absorbant (uréase).

C'est ainsi que l'activité de ces enzymes asparaginase (MOURARET, 1965) et uréase (DOMMERMUES, 1959 a) a été étudiée dans certains sols, comme on va le voir plus loin.

#### Madagascar.

DOMMERMUES a étudié les conditions d'ammonification sur les Hauts Plateaux malgaches en sols forestiers, agricoles, sous prairie et dans diverses conditions.

Il trouve un pouvoir ammonifiant élevé en sols forestiers de la Côte Est (1952 a, 1954 e) et moyen en alluvions ferrallitiques cultivées du Lac Alaotra, ainsi que sur sols ferrallitiques cultivés de colline ; son étude sur l'influence du défrichement suivi d'incendie (1952 b) montre que les sols ferrallitiques argileux sur gneiss subissent une diminution du

pouvoir ammonifiant pendant les premiers mois, dans les horizons superficiels, tandis que les horizons inférieurs ne la ressentent qu'au bout d'un an. L'influence bénéfique sur l'ammonification des paillis (DOMMERGUES, 1953 *a*) ou d'une culture de kudzu (DIDIER DE SAINT AMAND, 1956 *b*), en argiles ferrallitiques du Lac Alaotra, est mise en évidence. MOUREAUX (1956 *a*) note aussi, dans les environs de Tananarive, l'augmentation de l'ammonification sous tous les paillis. La fumure organique a une action plus marquée sur l'ammonification que la fumure minérale (DOMMERGUES, 1953 *c*).

Un travail approfondi de MOURARET (1965), portant aussi sur des sols ferrallitiques des Hauts-Plateaux malgaches, étudie l'existence et les conditions d'activité d'une enzyme de l'ammonification, l'asparaginase, et fournit une technique de mesure en série de l'ammonification par voie enzymatique.

#### *Afrique Occidentale.*

Au *Sénégal*, en sols rouges ferrallitiques faiblement désaturés de Séfa (Casamance), une étude de DOMMERGUES (1956) montre que le pouvoir ammonifiant, bon sous la forêt tropicale sèche, tombe à un niveau significativement plus faible (chute de 70 %) 6 ans après défrichement et mise en culture (arachide), le pH ayant d'ailleurs baissé d'une unité. Après 15 ans de culture des mêmes sols, la chute du pouvoir ammonifiant s'accroît encore (FAUCK *et al.*, 1969), atteignant 87 %.

En *Guinée*, DOMMERGUES (1959 *a*) note l'augmentation de l'ammonification (d'après le test de l'uréase) quand l'altitude croît. CHAMPION *et al.* (1958) trouvent, en sols ferrallitiques de collines, plaines et terrasses, une ammonification élevée sous bananeraies. Des études sur l'écologie de l'ammonification (DOMMERGUES, 1962) accusent le caractère hyperxérophile de cette fonction, susceptible de se dérouler au-dessus de pF 4,9 (79 atmosphères); c'est là une notion importante: elle permet d'impliquer une certaine minéralisation de l'azote qui s'accumule ainsi en saison sèche sous forme ammoniacale, alors que le début de saison des pluies se traduit par une explosion de la nitrification; plus exigeante, elle, en ce qui concerne l'humidité.

En dehors des faibles humidités, MOUREAUX (1967 *a*) note que l'humidité optimale pour l'ammonification se situe, dans les sols ferrallitiques faiblement désaturés de Casamance, au voisinage d'une fois et demie l'humidité équivalente (mesurée à pF 3,0); elle est, en outre, relativement peu sensible à l'excès d'humidité.

#### *Afrique Orientale.*

MEIKLEJOHN (1962) trouve beaucoup de germes ammonifiants dans les sols sous forêt, au Ghana, et note leur accroissement élevé en sols sableux ferrallitiques rouges, sous termitières de *Macrotermes*, plus fertiles que les sols environnants en Rhodésie (1965).

#### 3.1.3. *Conclusion.*

La position de l'ammonification comme premier maillon de la minéralisation de l'azote organique justifie les études assez nombreuses dont elle a fait l'objet en sols ferrallitiques. L'emploi de l'urée s'est révélé commode: elle s'ammonifie sans fermentation putride, comme la peptone, et sa présence dans le sol, dans les conditions naturelles, résulte d'un métabolisme microbien continu, la destruction des bases azotées contenues dans les acides nucléiques.

L'expérience montre que les variations du pouvoir ammonifiant des sols suivent, souvent, assez parallèlement celles de l'activité microbiologique globale à la suite des divers traitements subis par le sol.

## 3. 2 Nitrification

### 3.2.1. Généralités

La nitrification amène l'azote du sol de la forme ammoniacale à la forme nitrate qui se révèle, en général, la plus assimilable par les végétaux, particulièrement en milieu acide, cas des sols ferrallitiques (PARR, 1967). La nitrification est sous la dépendance des facteurs écologiques du sol dont les plus importants sont : la température, l'humidité, le pH, la structure (dont dépend l'aération), le substrat azoté et la nature de la microflore ; c'est essentiellement une fonction biologique, aussi bien en sols tropicaux qu'en sols tempérés, liée à l'activité des germes de la nitrosation et de la nitration, *Nitrosomonas* et *Nitrobacter* (MILLBANK, 1959), quoique certains chercheurs admettent la possibilité d'une nitrification non biologique sous l'influence du rayonnement solaire (photo-nitrification), sans qu'aucune certitude n'apparaisse, cependant, bien établie.

Eu égard à la répartition géographique des sols ferrallitiques, on pourrait penser que la nitrification n'est pratiquement jamais limitée par les températures minimales, son optimum ayant été trouvé voisin de 27 °C (WAKSMAN, 1952) en sols tempérés. Cependant, d'une part, une adaptation des germes à des températures plus élevées est constatée en zone intertropicale et, d'autre part, il existe des sols ferrallitiques d'altitude dans lesquels l'accumulation de matière organique atteste le ralentissement de la minéralisation sous l'effet du refroidissement. Quant aux températures maximales, elles sont susceptibles de constituer un facteur limitant, en particulier dans le cas de l'échauffement des sols nus au soleil, puisque les germes de la nitrification sont tués vers 55 °C, tandis que l'ammonification est relativement peu inhibée, même à 70 °C, par exemple, en sols rouges de Casamance, au Sénégal (MOUREAUX, 1967 a).

Le facteur humidité prend une importance croissante en dehors de la zone équatoriale, lorsque la durée des saisons sèches augmente. DOMMERGUES (1962) a bien mis en évidence, au Sénégal, que l'ammonification se poursuit à de très faibles humidités, alors que la nitrification, plus sensible, est stoppée. Il peut en résulter que la forme ammoniacale s'accumule en saison sèche et que les premières pluies provoquent une nitrification intense. Ce paroxysme qui est la cause d'une perte de nitrates par lixiviation, si la végétation n'a pas encore suffisamment occupé le sol, est d'autant plus marqué, selon BIRCH (1960), que la réhumidification succède à une dessiccation plus longue et que la teneur en matière organique est plus élevée. L'observation, apparemment contradictoire, d'un certain enrichissement en nitrates des sols nus, en saison sèche, semble provenir de la remontée des solutions profondes par capillarité (WETSELAAR, 1961). La nitrification est très sensible à l'excès d'humidité. Les conditions optimales de pF sont variables selon les sols entre 1 et 2,5 ; MOUREAUX (1967 a) situe l'optimum au double de l'humidité équivalente (pF 3) dans les sols ferrallitiques faiblement désaturés de Casamance.

Le pH le plus favorable à la nitrification se trouve au voisinage de la neutralité ; on signale, certes, dans des cas particuliers, qu'elle peut se produire jusqu'à une réaction aussi basse que pH 4,0, à la faveur de microhabitats moins acides, mais, pratiquement, avec une activité de plus en plus faible au-dessous de pH 6,0. Il est probable que les germes nitrificateurs autotrophes soient relayés, en conditions acides, par une microflore hétérotrophe, fongique par exemple (*Aspergillus flavus*), tolérante à l'acidité, mais relativement moins active. Il est connu que le chaulage favorise la nitrification en sols acides, pourtant son effet bénéfique n'est pas de règle en sols ferrallitiques ; en effet, le phosphore assimilable (sous forme de phosphate ferreux, par exemple) dont le niveau constitue très souvent un facteur limitant des activités biologiques risque d'être insolubilisé sous forme de phosphate de chaux et la disponibilité de la plupart des oligo-éléments diminue. Les cendres résultant des feux de brousse ou de forêt stimulent, en général, la nitrification, mais l'action en est éphémère et les premières pluies éliminent malheureusement la majeure partie des nitrates apparus à la suite des feux récents. Une certaine

accumulation d'ammoniaque peut se produire, si l'acidité trop grande inhibe la nitrification, tandis que l'ammonification, moins exigeante, se poursuit. Il peut alors se trouver, en sols mal aérés ou mal drainés, des niches où, le pH s'élevant en présence d'ammoniaque, la nitrification soit freinée par rapport à la nitrosation relativement favorisée au-dessus de pH 7,5, d'où un risque de toxicité par les nitrites.

La structure intervient principalement par sa liaison avec l'aération du sol, la nitrification étant un processus aérobie dans lequel la nitrosation est encore plus exigeante en oxygène que la nitrification. Les processus d'oxydation se produisent surtout dans la zone superficielle des agrégats ; l'augmentation de leur diamètre ralentit la nitrification (SEIFERT, 1964), mais un émiettement trop poussé, diminuant la porosité du sol, est néfaste. Cependant, une teneur en gaz carbonique supérieure à celle de l'atmosphère libre est nécessaire à l'activité nitrificatrice des germes autotrophes.

Si la présence d'un substrat ammoniacal est, certes, une condition nécessaire de la nitrification, sa forme a une grande influence sur l'évolution du pH des sols, généralement appauvris en bases, comme les sols ferrallitiques. En effet, l'abaissement de pH qui accompagne obligatoirement la nitrification est nettement plus accentué dans le cas où le substrat ammoniacal se trouve sous forme de sels, sulfate par exemple. L'emploi de l'urée est avantageux à cet égard, si l'apport de soufre n'est pas nécessaire. En ce qui concerne l'état des ions ammonium échangeables ou en solution, on considère généralement que la fixation freine la nitrification. Enfin, l'ammonium inclus dans le réseau des argiles ou bloqué par la matière organique n'est pas nitrifiable tant qu'il n'est pas libéré. Mais, dans les conditions naturelles, c'est en définitive la couverture végétale qui détermine la nature du substrat azoté. Sa richesse en bases, phosphore, soufre, oligo-éléments, indispensables aux activités microbiennes, son rapport  $\frac{C}{N}$ , la présence éventuelle d'inhibiteurs de nitrification ont une grande influence (MILLS, 1953 ; MEIKLEJOHN, 1955 *a*). On sait qu'un rapport  $\frac{C}{N}$  supérieur à 20-25 bloque l'apparition de nitrates, alors réutilisés entièrement par la microflore. La nitrification, souvent basse en sols forestiers ferrallitiques et sous savane, s'explique par la présence de substances organiques hydrosolubles freinant la nitrification, substances que la déforestation ou le brûlage font disparaître.

La nature de la microflore est également à considérer : une faible densité de nitrificateurs à activité réduite retarde la nitrification, même si d'autres facteurs sont favorables. Pourtant, il est fréquent d'observer des sols ferrallitiques nitrifiant bien, malgré de faibles densités (MOUREAUX, 1957 *a*).

### 3.2.2. Etudes en sols ferrallitiques

Par son impact agronomique de première importance, la nitrification a fait l'objet de très nombreux travaux et l'examen que nous proposons ici ne saurait être exhaustif.

#### *Madagascar.*

Les sols ferrallitiques de la grande Sylve malgache de la Côte Est ont très tôt attiré l'attention par le contraste qu'ils offraient à côté des étendues déboisées et tronquées par l'érosion du Centre cristallin de la Grande Ile. Contrairement à ce que leur fertilité apparente aurait pu laisser supposer, DOMMERGUES (1952 *a*, 1954 *b* et *e*) a très vite mis en évidence la faiblesse de la nitrification dans ces sols, imputable à la composition botanique des peuplements forestiers. Par contre, après défrichement et incendie (*tavy*), le sol dont l'acidité diminue est le siège d'une augmentation considérable des germes nitreux. Cependant, cet effet favorable n'est que temporaire, ne dépassant guère un an, car le sol privé de sa couverture végétale, se dégrade sous l'effet de l'érosion (DOMMERGUES, 1952 *b*).

Les sols de prairie des Hauts-Plateaux malgaches carencés en matière organique, plus ou moins gravement érodés, ne présentent que de faibles densités de germes nitrificateurs (DOMMERGUES, 1954 *c*) et des taux d'azote nitrifiable bas (BOSSER *et al.*, 1956 ; MOUREAUX, 1957 *b*, 1959 *b*). Contrairement à ce qui se passe en sol forestier, le feu n'amène pas

d'accroissement de la nitrification (DOMMERMUES 1954 c), ou, tout au moins, elle est si éphémère qu'elle reste inaperçue dans les sols de plus en plus dégradés, surtout sous l'action des premières pluies violentes de saison chaude survenant sur les sols récemment dénudés par le feu (MOUREAUX, 1959 b).

En liaison avec les pratiques agricoles, DOMMERMUES (1953 a) a montré l'augmentation de la nitrification sous paillis, dans les sols rouges sur amphiboles du Lac Alaotra, mais cette action n'est pas constante et elle est fonction de la nature de la couverture morte (MOUREAUX, 1956 a). La dénudation du sol, elle, est très néfaste (DIDIER DE SAINT-AMAND, 1956 b ; DOMMERMUES, 1953 a), tandis que les jachères cultivées de kudzu et *Pueraria* ont une action favorable sur la nitrification des argiles latéritiques autour du Lac Alaotra.

Cependant, l'action du couvert végétal est variable et la nitrification diminue sous *Pennisetum purpureum* (DOMMERMUES, 1953 a). On sait maintenant que ceci peut être dû aux inhibiteurs de nitrification assez fréquents dans les sécrétions racinaires de Graminées tropicales. DOMMERMUES (1953 c) a également signalé l'influence bénéfique des fumures organiques et minérales sur les mêmes sols, au Lac Alaotra ; son étude (1953 a) des variations saisonnières fait apparaître un très fort maximum de la nitrification dans la première partie de la saison sèche (juillet). MOUREAUX (1959 b) confirme ce maximum de saison sèche en sol ferrallitique rouge, peu érodé, sous prairie, des environs de Tananarive ; un deuxième maximum se produit en début de saison des pluies, puis la lixiviation des éléments fertilisants explique la chute qui lui fait suite.

#### *Afrique Occidentale.*

En Côte d'Ivoire, la nitrification a été étudiée dans un sol de la région d'Abidjan sous différentes conditions écologiques : forêt, parcelle dénudée, parcelle repousse (BOQUEL *et al.*, 1953 ; JACQUEMIN et BERLIER, 1956) ; le pouvoir nitrifiant, faible sous forêt, augmente par le défrichement, mais devient nul si le sol est maintenu dénudé ; ce dernier résultat accuse la minéralisation rapide et l'épuisement du sol privé des apports de résidus organiques qui maintiennent un équilibre de la fertilité dans les conditions naturelles. La nitrification reste constante sous jachère ; elle est maximale pendant chacune des deux saisons des pluies.

En sols lessivés faiblement ferrallitiques, BERLIER *et al.* (1956), toujours près d'Abidjan, ont comparé l'activité des nitrificateurs sous savane et sous forêt : malgré une légère différence de pH à l'avantage de la savane, la nitrification y est pratiquement nulle, inhibée vraisemblablement par des exsudats racinaires de Graminées ; elle est plus forte sous forêt où elle varie en fonction de la végétation.

Au Sénégal, en sol rouge faiblement ferrallitique de forêt tropicale sèche de Moyenne Casamance (précipitations de 1 300 mm), DOMMERMUES (1956) trouve une nitrification assez élevée ; ce caractère distingue nettement ce type de forêt de la forêt dense humide de Madagascar, de Côte d'Ivoire et, même, de Basse-Casamance, où la plantation de teckeraies affaiblit la minéralisation de l'azote et la densité des germes nitreux (MAHEUT et DOMMERMUES, 1960).

L'influence de différents facteurs sur la nitrification des sols faiblement ferrallitiques de Casamance a été étudiée *in vitro*. Les rayonnements infra-rouge et solaire augmentent sensiblement la minéralisation de l'azote, plus sous la forme ammoniacale que sous la forme nitrique (DOMMERMUES, 1960 c), mais il s'agit d'un processus abiologique. Le travail de DOMMERMUES (1962) sur la dynamique microbienne aux faibles humidités a mis en évidence le blocage plus rapide de la nitrification que de l'ammonification quand le sol s'assèche, les germes de la nitrification se classant surtout dans le groupement hygrophile, c'est-à-dire sous pF 4,2, alors que les ammonifiants, xérophiles, sont beaucoup plus résistants ; les seuils inférieur et supérieur de la nitrification dans les sols faiblement ferrallitiques sont trouvés aux pF de 2,7 et 3,9 respectivement.

MOUREAUX (1967 a), étudiant la nitrification à des humidités plus fortes, situe l'optimum, dans les sols de Casamance, à environ le double de l'humidité équivalente mesurée à pF 3 ; une chute brusque se produit ensuite, lorsque la teneur en eau augmente, ce qui n'a pas lieu dans le cas de l'ammonification. L'inhibition due à l'excès d'eau est confirmée dans un autre type d'expérience où un sol, soumis à un engorgement temporaire, conserve une nitrification fortement réduite même à humidité normale (MOUREAUX et FAUCK, 1967).

A Séfa, en Moyenne-Casamance, après déforestation et 15 ans de mise en culture (FAUCK *et al.*, 1969), il est remarquable que la dégradation du sol, portant sur la plupart des caractéristiques (teneur en matière organique, etc.), soit, cependant, peu apparente en ce qui concerne la nitrification par rapport aux parcelles voisines restées sous forêt. Cela est explicable par l'effet résiduel des fumures et l'utilisation d'engrais verts.

En Guinée (CHAMPION *et al.*, 1958), une nitrification intense est rapportée sous les bananeraies les plus productives établies sur sols ferrallitiques de plaines, terrasses et collines, tandis que l'ammonification est insuffisante pour déterminer, à elle seule, la fertilité.

Au Congo-Brazzaville, de BOISSEZON (1961 *a* et *b*) a étudié la nitrification de divers sols ferrallitiques typiques de pH acide ; la nitrification, très faible en sol de savane et en sol érodé, est moyenne sous forêt ; l'auteur note qu'en sol de savane, mis en culture et recevant des amendements calcaires, l'activité nitrificatrice est satisfaisante, ce qui rejoint les résultats obtenus en Moyenne-Casamance.

Toujours au Congo-Brazzaville, MARTIN (1967), étudiant l'évolution biologique des sols faiblement ferrallitiques de la vallée du Niari, confirme, comme cela est le cas général, une activité nitrificatrice faible sous savane, s'accroissant par le défrichement et le travail du sol, mais de façon plus ou moins éphémère ; dans ces sols dont le pH originel est de l'ordre de 5,0, les amendements calcaires stimulent aussi la nitrification, quoique de façon non immédiate. Les paillis et enfouissements de paille présentent également une influence favorable bien que restant très faible.

Au Zaïre, LAUDELOUT et DU BOIS (1951) ont pu tirer d'essais de paillis sur les sols latéritiques de l'Uele, une conclusion d'intérêt général quant à leur influence sur la nitrification ; cette influence est fonction des conditions climatiques, favorable, en période à pluviosité déficiente, en ralentissant l'évaporation de l'eau du sol et un peu défavorable, en saison des pluies, en diminuant l'aération ; toutefois, la perte de nitrates par lessivage se trouve diminuée sous les paillis qui, globalement, atténuent les éléments néfastes du climat intertropical et se révèlent très efficaces pour le maintien de la fertilité par rapport à la dénudation.

Au Ghana, plusieurs études ont été faites sur la nitrification. MEIKLEJOHN (1962) a noté l'abondance des nitrificateurs en « latosols », sous forêt, à fortes teneurs en matière organique et azote, mais il faut remarquer que densités et activités des germes ne sont pas toujours parallèles, puisque des conditions écologiques peu favorables peuvent maintenir certains groupes de la microflore à l'état latent. Une étude détaillée des variations saisonnières de la nitrification (GREENLAND, 1958) met encore en évidence l'intensité de la nitrification dès les premières pluies succédant à la saison sèche, en sols légèrement acides et assez sableux, soit sous savane (pluviosité 600 - 1 000 mm), soit sous forêt (1 100 - 2 000 mm). L'auteur attribue la faiblesse de la nitrification sous Graminées à des sécrétions racinaires toxiques. Sans nier l'importance des pertes de nitrates par lessivage, surtout en jachère nue, trop souvent sous-estimées, semble-t-il, il explique par des processus de dénitrification des pertes encore mal élucidées par les agronomes tropicaux dans le cycle de l'azote. Sur des sols voisins, GREENLAND et NYE (1960) signalent l'effet très favorable des paillis sur la nitrification par rapport à l'enfouissement ou au brûlage des pailles.

Au Nigéria dans la région d'Ibadan, MOORE et JAIYEBO (1963) confirment l'observation régulière d'une nitrification intensive, mais de courte durée, dès les premières pluies (total annuel 1 300 mm) suivant la saison sèche. Les variations saisonnières de l'azote nitrifiable sont atténuées sous paillis, mais le niveau s'y maintient supérieur à celui des sols nus.

#### *Afrique Orientale.*

En Afrique Orientale, de nombreux travaux sur la nitrification ont été réalisés par l'Ecole anglaise.

En Ouganda, dès 1953, MEIKLEJOHN a soulevé le problème d'une nitrification non biologique possible selon l'hypothèse de DHAR, en Inde, d'une photonitrification catalysée par des oxydes métalliques ; elle note, en effet, un fort enrichissement en nitrates du sol nu présentant beaucoup de manganèse échangeable pendant la saison sèche. L'observation de ROBINSON (1957), signalant la nitrification plus sensible à la sécheresse que l'ammonifica-

tion, comme cela a été amplement confirmé par la suite, plaide aussi en faveur d'un processus non biologique d'enrichissement en nitrates des horizons superficiels. Cependant, l'hypothèse de remontée des solutions du sol ne semble pas avoir été levée : il est noté, en effet, des taux beaucoup plus élevés de nitrates (200 ppm) en sol nu, donc soumis à une évaporation plus intense, qu'en sol ombragé ou sous paillis. En Ouganda, toujours, BIRCH (1958) retrouve le paroxysme de nitrification en début de saison des pluies, ce caractère apparaissant aussi comme absolument typique des sols soumis aux climats à saisons alternées. Quelques observations discordantes, cependant, peuvent être dues à des conditions locales (apports organiques à des périodes différentes, averses tropicales moins intenses et mieux réparties, ne causant pas grande lixiviation, etc.). Ainsi GRIFFITH et MANNING (1949), sous une pluviométrie annuelle de l'ordre de 1 000 mm, signalent un enrichissement des sols en nitrates en saison des pluies avec une bonne corrélation entre la hauteur des précipitations et les taux de nitrates. GRIFFITH (1951) a complété ces résultats en une intéressante étude agronomique sur les variations saisonnières de la nitrification en sols nus et paillis ; il mentionne, en particulier, les fluctuations très rapides du taux de nitrates des sols, processus habituels également en sols tempérés et qui sont attribués aux vitesses relatives de formation et de réutilisation (ou élimination).

Au Kenya, MEIKLEJOHN (1955 *b*) montre que la densité des nitrificateurs est fortement réduite par les feux de brousse. MILLBANK (1959), en « latosol » humique rouge, sur trachyte, en altitude (2 000 m), à la faveur d'une étude détaillée de la nitrification *in vitro*, signale, d'une part, le danger de son blocage par l'acidification résultant de l'oxydation du sulfate d'ammonium, en l'absence de bases suffisantes, et, d'autre part, le risque d'accumulation de nitrites en cas de chaulage, les germes de la nitrification étant gênés au-dessus d'un pH de l'ordre de 7,7.

En Rhodésie, MEIKLEJOHN, encore, (1965), étudiant l'influence des termitières de *Macrotermes* sur les sols latéritiques rouges, assez sableux, note que les germes de la nitrification y sont plus abondants que dans les sols témoins environnants.

#### *Australie.*

En Australie, WETSELAAR (1961, 1962), explique l'accumulation des nitrates en surface (ou plus exactement à quelque 5 mm de profondeur), en sol rouge latéritique de la région de Katherine (Nord de l'Australie) : il montre qu'elle résulte des mouvements *per ascensum* des solutions du sol.

L'intérêt des observations de WETSELAAR dépasse le cadre local puisque, comme on l'a vu plus haut, ces remontées capillaires semblent assez fréquentes au cours des saisons sèches des climats intertropicaux.

## CONCLUSION

Les connaissances concernant la microbiologie des sols ferrallitiques que nous venons d'exposer témoignent de la somme considérable d'investigations qui ont intéressé ces sols intertropicaux dont il était courant de lire, il y a quelque 25 ans, qu'on ne savait presque rien de leur biologie.

Cependant, les études expérimentales, tant sur le terrain qu'au laboratoire, ne mettent en cause aucuns processus qui paraissent spécifiques par rapport à ceux des sols tempérés. Par contre, un processus donné peut tendre à présenter en sols ferrallitiques un rôle

majeur par suite des conditions écologiques différentes. Qu'il suffise ici d'en donner quelques exemples :

— ainsi, la dégradation et la minéralisation du stock organique s'intensifient (AUBERT, 1964) quand la température s'élève ; ce processus, de faible importance en régions tempérées, devient prépondérant dans les conditions climatiques intertropicales au point que le facteur limitant les activités microbiennes se trouve fréquemment être la *température* en sols tempérés et le *niveau du stock organique* en sols ferrallitiques, si l'on ne considère pas les sols d'altitude ;

— les mycorrhizes semblent prendre dans les sols ferrallitiques une part plus importante à l'absorption par les racines d'éléments nutritifs par suite de leur pauvreté en accroissant, en particulier, le volume de sol exploré ;

— citons aussi la flambée de la nitrification dès les premières pluies de l'hivernage dont il n'existe pas d'équivalent en sols tempérés ;

— il faut également rappeler que la kaolinite, argile dominante en sols ferrallitiques, exerce vis-à-vis de la matière organique un pouvoir protecteur beaucoup plus faible que celui de la montmorillonite, cette influence ayant lieu notamment par l'intermédiaire des enzymes beaucoup moins actives à l'état adsorbé.

Alors que dans un premier temps la microbiologie des sols présentait très souvent un caractère immédiatement agronomique, beaucoup de recherches se développant actuellement, sans perdre de vue la possibilité d'applications techniques, aboutissent à une connaissance approfondie des processus biochimiques. C'est le cas des études enzymatiques, comme celles sur la nitrogénase qui régit la fixation d'azote atmosphérique, ou celles sur la nitrate-réductase, enzyme responsable de la dénitrification.

On ne discerne, certes encore, qu'une part très faible des possibilités que la maîtrise de la microbiologie des sols intertropicaux ouvrira à ses utilisateurs, mais il est permis, compte tenu des conditions climatiques éminemment favorables aux activités microbiennes, de leur prévoir un rôle très probablement plus grand que dans les sols tempérés.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDER (M.), 1961. — *Introduction to soil microbiology*. John Wiley, New York.
- ALTSON (R. A.), 1936. — Studies on *Azotobacter* in Malayan soils. *J. agric. Sci.*, 26, 268-280.
- AUBERT (G.), 1964. — Les sols tropicaux. VIII<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Bucarest, I, G.L.6, 213-229.
- AUGIER (J.), LAVERGNE (D.), 1958. — La numération des germes telluriques par voie biologique. Une nouvelle méthode d'appréciation : la numération cinétique. — I. Exposé général. *Ann. Inst. Pasteur*, 95, 343-353.
- AUGIER (J.), 1958. — La numération des germes telluriques par voie biologique. Une nouvelle méthode d'appréciation : la numération cinétique. — II. Interprétation. *Ann. Inst. Pasteur*, 95, 604-614.
- BACHELIER (G.), 1968. — Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols. *Mém. O.R.S.T.O.M.*, n° 30, Paris, 145 p.
- BACHELIER (G.), 1971. — Communication personnelle.
- BARTHOLOMEW (W. V.), MEYER (J.), LAUDELOUT (H.), 1953. — Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi (Belgian Congo) Region — with some preliminary results on the decomposition of plant material on the forest floor. *Publ. I.N.E.A.C., Bruxelles, Sér. sci.* 57, 27 p.
- BECKING (J. H.), 1959. — Nitrogen-fixing bacteria of the genus *Beijerinckia* in South African soils. *Plant and Soil*, 11, 193-206.
- BECKING (J. H.), 1961. — Studies on nitrogen-fixing bacteria of the genus *Beijerinckia*. — I. Geographical and ecological distribution in soils. *Plant and Soil*, 14, 49-81. — II. Mineral nutrition and resistance to high levels of certain elements in relation to soil type. *Plant and Soil*, 14, 297-322.
- BECKING (J. H.), 1962. — Species differences in molybdenum and vanadium requirements and combined nitrogen utilization by *Azotobacteriaceae*. *Plant and Soil*, 16, 171-201.
- BEIJERINCK (M. W.), 1888. — Die Bakterien der Papilionaceen knöllchen. *Bot. Ztg.*, 46.
- BERLIER (Y.), DABIN (B.), LENEUF (N.), 1956. — Comparaison physique, chimique et microbiologique entre les sols de forêt et de savane sur les sables tertiaires de la Basse Côte d'Ivoire. VI<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Paris, V, 81, 499-502.
- BERLIER (Y.), 1958. — La nodulation chez les Légumineuses de Basse Côte d'Ivoire. Rapport interne O.R.S.T.O.M., inédit, 39 p.
- BIRCH (H. F.), FRIEND (M. T.), 1956. — Humus decomposition in East African soils. *Nature*, 178, n° 4531, 500-501.
- BIRCH (H. F.), 1958. — The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, 10, 9-31.
- BIRCH (H. F.), 1960. — Nitrification in soils after different periods of dryness. *Plant and Soil*, 12, 81-96.
- BOISSEZON (P. de), 1961 a. — Contribution à l'étude de la nitrification dans quelques sols typiques de la République du Congo. I.E.C., MC 109, O.R.S.T.O.M.

- BOISSEZON (P. de), 1961 *b.* — Contribution à l'étude de la microflore de quelques sols typiques du Congo. *I.E.C.*, MC 110, O.R.S.T.O.M.
- BOISSEZON (P. de), 1967. — Etude pédologique de la Vallée du Niari. In *Quinze ans de travaux et de recherches dans les pays du Niari*. P. Bory éd., Monaco, 9-48.
- BOND (G.), 1967. — Fixation of nitrogen by higher plants other than legumes. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 18, 107-126.
- BONNIER (C.), BRAKEL (J.), 1969. — *Légumineuses-Rhizobium*. Lutte biologique contre la faim. Duculot, Gembloux, 148 p.
- BOQUEL (G.), KAUFFMANN (J.), TOUSSAINT (P.), 1953. — Recherche de l'influence du climat et de la végétation sur la flore microbienne des sols tropicaux. *Agron. trop. Paris*, VIII, 476-481.
- BOQUEL (G.), KAUFFMANN (J.), 1963. — Influence du thermopériodisme et de l'hygro-périodisme sur la formation de l'humus et l'activité des fixateurs d'azote aérobies libres dans la terre. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Pédol.*, I, n° 2, 5-7.
- BOSSER (J.), MOUREAUX (C.), PERNET (R.), 1956. — Evolution biologique de deux sols à Madagascar. *VI<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Paris*, III, 67, 399-405.
- BOULLARD (B.), MOREAU (R.), 1962. — *Sol, microflore et végétation*, Masson et Cie, Paris, 172 p.
- BOURIQUET (G.), 1946. — *Les maladies des plantes cultivées à Madagascar*, Lechevalier éd., 545 p.
- BOUSSINGAULT (M.), 1838. — Recherches chimiques sur la végétation, entreprises dans le but d'examiner si les plantes prennent de l'azote atmosphérique. *Ann. Chim. Phys.*, 2<sup>e</sup> Sér., 67, 5-54.
- BOYER (J.), 1970. — Essai de synthèse des connaissances acquises sur les facteurs de fertilité des sols en Afrique intertropicale francophone. O.R.S.T.O.M., Paris, 175 p., *multigr.*
- CAMPELO (A. B.), OLIVEIRA (L. B. de), 1969 — Occurrence and vertical distribution of *Azotobacter* and *Beijerinckia* in some soil profiles of the humid zone of Pernambuco. *Pesq. agropec. bras.*, 4, 47-52.
- CANNON (H. L.), 1963. — The biogeochemistry of vanadium. *Soil Sci.*, 96, 196-204.
- CHAMPION (F.), DUGAIN (F.), MAIGNIEN (R.), DOMMERGUES (Y.), 1958. — Les sols de bananeraies et leur amélioration en Guinée. *Fruits*, 13, 9-10, 415-462.
- CORBET (A. S.), 1934. — Studies on tropical soil microbiology. — I. The evolution of carbon dioxide from the soil and the bacterial growth curve. *Soil Sci.*, 37, 109-115.
- DAWSON (R. C.), 1970. — Potential for increasing protein production by legume inoculation. *Plant and Soil*, 32, 655-673.
- DENARIE (J.), 1968. — L'inoculation des Légumineuses à Madagascar. *Agron. trop., Paris*, XXIII, 925-966.
- DERX (H. G.), 1950 *a.* — *Beijerinckia*, a new genus of nitrogen-fixing bacteria occurring in tropical soils. *Kon. Ned. Akad. Wetenschap. Proc.*, 53, 140-147.
- DERX (H. G.), 1950 *b.* — Further researches on *Beijerinckia*. *Ann. Bogor.*, 1, 1-11.
- DERX (H. G.), 1953. — Sur la cause de la distribution géographique limitée des *Beijerinckia*. *C.R. VI<sup>e</sup> Congr. Int. Microbiol., Rome*, VI, 354-355.
- DIDIER DE SAINT-AMAND (R.), 1956 *a.* — Contribution à l'étude de la dégradation de l'humus par les microorganismes du sol. *VI<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Paris*, III, 71, 425-429.
- DIDIER DE SAINT-AMAND (R.), 1956 *b.* — Influence d'une couverture herbacée dense sur la vie microbienne des sols de la station agronomique du Lac Alaotra (Madagascar). *VI<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Paris*, III, 72, 431-438 ; IV, 49, 335-341.
- DOBEREINER (J.), DE CASTRO (A. F.), 1955. — Ocorrência e capacidade de fixação de nitrogênio de bacterias do genero *Beijerinckia* nas series de solos da aera territorial

- do Centro Nacional de Ensino e Pesquisas Agronomicas. *Bol. Inst. Ecol. Expt. Agr.*, 16, 18 p.
- DOBEREINER (J.), RUSCHEL (A. P.), 1958. — Uma nova especie de *Beijerinckia*. *Rev. Bras. Port. Biol.*, 1, n° 3-4, 261-272.
- DOBEREINER (J.), 1961. — Nitrogen-fixing bacteria of the genus *Beijerinckia* Derx in the rhizosphere of sugar cane. *Plant and Soil*, 15, 211-216.
- DOMMERMUES (Y.), 1952 a. — L'analyse microbiologique des sols tropicaux acides. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, IV, 169-181.
- DOMMERMUES (Y.), 1952 b. — Influence du défrichement de forêt suivi d'incendie sur l'activité biologique du sol. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, IV, 273-296.
- DOMMERMUES (Y.), 1953 a. — Rôle de la couverture du sol dans le maintien et l'accroissement de son activité biologique. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, V, 299-314.
- DOMMERMUES (Y.), 1953 b. — Note précisant la biologie de *Azotobacter indicum* ainsi que sa répartition à Madagascar. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, V, 327-335.
- DOMMERMUES (Y.), 1953 c. — Influence de différents types de fumure sur l'activité bactériologique du sol. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, V, 337-351.
- DOMMERMUES (Y.), 1954 a. — La microbiologie appliquée à l'étude de la conservation des sols. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, VI, 105-113.
- DOMMERMUES (Y.), 1954 b. — Modifications de l'équilibre biologique des sols forestiers. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, VI, 115-148.
- DOMMERMUES (Y.), 1954 c. — Action du feu sur la microflore des sols de prairie. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, VI, 149-158.
- DOMMERMUES (Y.), 1954 d. — Variations saisonnières de l'activité biologique des deux types de sol du parc de Tsimbazaza-Tananarive. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, VI, 159-168.
- DOMMERMUES (Y.), 1954 e. — Biologie des sols forestiers du centre et de l'est de Madagascar. *V° Congr. Int. Sci. Sol, Léopoldville*, III, 2, 24-28.
- DOMMERMUES (Y.), 1956. — Etude de la biologie des sols de forêts tropicales sèches et de leur évolution après défrichement. *VI° Congr. Int. Sci. Sol, Paris*, V, 98, 605-610.
- DOMMERMUES (Y.), 1959 a. — Caractéristiques biologiques de quelques grands types de sol de l'Ouest africain. *III° Conf. interafr. Sols, Dalaba*, I, 215-220.
- DOMMERMUES (Y.), 1959 b. — Influence des nématocides sur l'activité biologique du sol. *Fruits*, 14, 177-181.
- DOMMERMUES (Y.), 1960 a. — La notion de coefficient de minéralisation du carbone dans les sols. *Agron. trop., Paris*, XV, 54-60.
- DOMMERMUES (Y.), 1960 b. — Un exemple d'utilisation des techniques biologiques dans la caractérisation des types pédologiques. *Agron. trop. Paris*, XV, 61-72.
- DOMMERMUES (Y.), 1960 c. — Influence du rayonnement infrarouge et du rayonnement solaire sur la teneur en azote minéral et sur quelques caractéristiques biologiques des sols. *Agron. trop., Paris*, XV, 381-389.
- DOMMERMUES (Y.), 1960 d. — Application de la méthode de numération cinétique à la caractérisation de quelques groupements physiologiques de microorganismes telluriques. *Ann. Inst. Pasteur*, 98, 887-901.
- DOMMERMUES (Y.), 1962. — Contribution à l'étude de la dynamique microbienne des sols en zone semi-aride et en zone tropicale sèche. *Thèse, Fac. Sci., Nancy et Ann. agron.*, 13, 265-324 et 391-468.
- DOMMERMUES (Y.), 1963 a. — Distribution des *Azotobacter* et des *Beijerinckia* dans les principaux types de sol de l'Ouest africain. *Ann. Inst. Pasteur*, 105, 179-187.
- DOMMERMUES (Y.), 1963 b. — Evaluation du taux de fixation de l'azote dans un sol dunaire reboisé en Filao (*Casuarina equisetifolia*). *Agrochimica*, 7, 335-340.
- DOMMERMUES (Y.), MUTAFTSCHIEV (S.), 1965. — Fixation synergique de l'azote atmosphérique dans les sols tropicaux. *Ann. Inst. Pasteur*, 109, 112-120.

- DOMMERMUES (Y.), MANGENOT (F.), 1970. — *Ecologie microbienne du sol*. Masson, Paris.
- DOMMERMUES (Y.), 1971. — Communication personnelle.
- DUCHAUFOUR (P.), 1960. — Note sur l'influence des variations du micro-climat du sol dans les processus d'humification. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 250, 4422-4424.
- FAUCK (R.), 1956. — L'évolution du sol sous culture mécanisée. Le problème du pH et de sa correction. *VI<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Paris*, IV, 55, 379-382.
- FAUCK (R.), MOUREAUX (C.), THOMANN (C.), 1969. — Bilans de l'évolution des sols de Séfa (Casamance, Sénégal) après quinze années de culture continue. *Agron. trop., Paris*, XXIV, 263-301.
- FREIRE (J. J. R.), GOEFFERT (C. F.), VIDOR (C.), 1968. — Alguns fatores limitantes da fixação do nitrogênio e produtividade das leguminosas no Rio Grande do Sul. In *Progressos em biodinâmica e produtividade*, Santa Maria, R.S., Brasil, 9-15.
- GREENLAND (D. J.), 1958. — Nitrate fluctuations in tropical soils. *J. agric. Sci.*, 50, 82-92.
- GREENLAND (D. J.), NYE (P. H.), 1960. — Does straw induce nitrogen deficiency in tropical soils? *VII<sup>th</sup> Int. Congr. Soil Sci., Madison*, III, 3, 478-485.
- GRIFFITH (G. A.), MANNING (H. L.), 1949. — A note on nitrate accumulation in a Uganda soil. *Trop. Agric. Trin.*, 26, 108-110.
- GRIFFITH (G. A.), 1951. — Factors influencing nitrate accumulation in Uganda soil. *Emp. J. exp. Agric.*, 19, 1-12.
- HILGER (F.), 1963. — Activité respiratoire de sols équatoriaux. Application de la méthode respirométrique *in situ*. *Bull. Inst. agron. Stat. Rech. Gembloux* (Belgique), 31, 154-182.
- HILGER (F.), 1964. — Comportement des bactéries fixatrices d'azote du genre *Beijerinckia* à l'égard du pH et du calcium. *Ann. Inst. Pasteur*, 106, 279-291.
- HILGER (F.), 1965. — Etude sur la systématique du genre *Beijerinckia* Derx. *Ann. Inst. Pasteur*, 109, 406-423.
- HILL (S.), POSTGATE (J. R.), 1969. — Failure of putative nitrogen-fixing bacteria to fix nitrogen. *J. gen. Microbiol.*, 58, 277-285.
- HOFMANN (E. Von), 1952. — Enzymreaktionen und ihre Bedeutung für die Bestimmung der Bodenfruchtbarkeit. *Z. PflErnähr Düng. Bodenk.*, 56, 68-72.
- HUGUENIN (B.), 1969. — Les nodules mycorrhiziens du *Casuarina deplancheana* de Nouvelle-Calédonie. *Thèse 3<sup>e</sup> Cycle, Fac. Sci.*, Rouen.
- JACQUEMIN (H.), BERLIER (Y.), 1956. — Evolution du pouvoir nitrifiant d'un sol de Basse Côte d'Ivoire sous l'action du climat et de la végétation. *VI<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Paris*, III, 58, 343-347.
- JAUBERT (P.), 1952. — Importance de l'époque de désinfection des graines d'arachide avant le semis. *Ann. Cent. Rech. agron. Bambey*, n° 8, 155-161.
- JAUBERT (P.), 1953. — Symbiose bactérienne de l'arachide au Sénégal. *C.R. VI<sup>e</sup> Congr. Int. Microbiol., Rome*, VI, 287-292. In *Agron. trop., Paris*, VIII, 509.
- JENNY (H.), GESSEL (S. P.), BINGHAM (F. T.), 1949. — Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.*, 68, 419-432.
- JENSEN (H. L.), PETERSEN (E. J.), DE (P. K.), BHATTACHARYA (R.), 1960. — A new nitrogen-fixing bacterium: *Derxia gummosa* nov. gen. nov. spec. *Arch. Mikrobiol.*, 36, 182-195.
- JENSEN (H. L.), 1965. — Non symbiotic nitrogen fixation. In *Soil Nitrogen* (Bartholomew, Clark, ed.), Amer. Soc. Agron., Madison, 436-480.
- JUNG (G.), BRUCKERT (S.), DOMMERMUES (Y.), 1968. — Etude comparée de diverses substances hydrosolubles extraites de quelques litières tropicales et tempérées. *Oecol. Plant.*, III, 237-253.
- JURGENSEN (M. F.), DAVEY (C. B.), 1970. — Non symbiotic nitrogen-fixing microorganisms in acid soils and the rhizosphere. *Soils and Fert.*, 33, 435-446.
- KAUFFMANN (J.), TOUSSAINT (P.), 1951. — Un nouveau germe fixateur de l'azote atmosphérique: *Azotobacter lacticogenes*. *Rev. gen. Bot.*, 58, 553-561.

- KAUFFMANN (J.), BOQUEL (G.), 1960. — Influence du thermo- et de l'hygro-périodisme sur la formation de l'humus. Incidence sur le problème de la conservation de l'humus dans les terres acides sous climat tropical. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 250, 1314-1316.
- KIFFER (E.), REISINGER (O.), 1970. — Contribution à l'étude de la microflore fongique du Congo. — I. Champignons observés sur débris végétaux et sur pièges de cellulose. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 7, 11-31.
- KIFFER (E.), REISINGER (O.), 1971. — Contribution à l'étude de la microflore fongique du Congo. — II. Succession de champignons sur pièges de cellulose et sur débris végétaux. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 8, 227-234.
- KILLIAN (C.), 1942. — Sols de forêts et sols de savane en Côte d'Ivoire. *Ann. agron.*, 12, 600-632.
- KLUYVER (A. J.), BECKING (J. H.), 1955. — Some observations on the nitrogen-fixing bacteria of the genus *Beijerinckia* Derx. *Ann. Acad. Sci. Fennicae, Ser. A II*, 60, 367-380.
- LAUDELOUT (H.), GILBERT (G.), 1949. — Quelques caractéristiques microbiologiques de profils de forêts de la Cuvette Centrale. *Bull. agric. Congo Belge*, 40, 451-482.
- LAUDELOUT (H.), DU BOIS (H.), 1951. — Microbiologie des sols latéritiques de l'Uele. *Publ. I.N.E.A.C., Bruxelles, Sér. sci.*, 50, 36 p.
- LAUDELOUT (H.), MEYER (J.), 1951. — Temperature characteristics of the microflora of Central African soils. *Nature*, 168, n° 4279, 791.
- LAUDELOUT (H.), MEYER (J.), 1954. — Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. *V° Congr. Int. Sci. Sol, Léopoldville*, II, 3, 267-272.
- LE GALL (J.), SENEZ (J.-C.), PICHINOTY (F.), 1959. — Fixation de l'azote par les bactéries sulfato-réductrices. *Ann. Inst. Pasteur*, 96, 223-230.
- LENHARD (G.), 1956. — Die Dehydrogenaseaktivität des Bodens als Mass für die Mikroorganismen-tätigkeit im Boden. *Z. PflErnähr. Düng. Bodenk.*, 7, 1-11.
- LINE (M. A.), LOULIT (M. W.), 1971. — Non-symbiotic nitrogen-fixing organisms from New-Zealand tussock-grassland soils. *J. gen. Microbiol.*, 66, 309-318.
- LUNDEGARDH (H.), 1927. — Carbon dioxide evolution of soil and crop growth. *Soil Sci.*, 23, 417-450.
- MAHEUT (J.), DOMMERGUES (Y.), 1960. — Les teckeraies de Casamance. Capacité de production des peuplements, caractéristiques biologiques et maintien du potentiel productif des sols. *Bois et Forêts des Tropiques*, n° 70, 25-42.
- MAIGNIEN (R.), 1959. — Les sols de la presqu'île du Cap Vert. O.R.S.T.O.M., Hann-Dakar, 163 p., *multigr.*
- MALDAGUE (M.), 1958. — Relation entre microfaune et microflore du sol dans la région de Yangambi. *Agricultura, Louvain*, 6, 339-351.
- MALDAGUE (M.), 1970. — Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers. *Publ. I.N.E.A.C., Bruxelles, Sér. sci.*, 112, 245 p.
- MALLAMAIRE (A.), 1967. — Communication personnelle.
- MARTIN (G.), 1967. — Synthèse agropédologique sur les sols de la vallée du Niari. Evolution des sols sous culture. In *Quinze ans de travaux et de recherches dans les pays du Niari*. P. Bory éd., Monaco, 49-146.
- MAYLAND (H. F.), MCINTOSH (T. H.), 1966. — Availability of biologically fixed atmospheric nitrogen-15 to higher plants. *Nature*, 209, n° 5021, 421-422.
- MEIKLEJOHN (J.), 1953. — The microbiological aspects of soil nitrification. *E. afr. agric. J.*, 19, 54-56.
- MEIKLEJOHN (J.), 1954. — Notes on nitrogen-fixing bacteria from East African soils. *V° Congr. Int. Sci. Sol, Leopoldville*, III, 22, 123-125.
- MEIKLEJOHN (J.), 1955 a. — Nitrogen problems in tropical soils. *Soils and Fert.*, 18, 459-463.
- MEIKLEJOHN (J.), 1955 b. — The effect of bush burning on the microflora of a Kenya upland soil. *J. Soil Sci.*, 6, 111-118.

- MEIKLEJOHN (J.), 1962. — Microbiology of the nitrogen cycle in some Ghana soils. *Emp. J. exp. Agr.*, 30, 115-126.
- MEIKLEJOHN (J.), 1965. — Microbiological studies on large termite mounds. *Rhod. Zamb. Mal. J. agric. Res.*, 3, 67-79.
- MEIKLEJOHN (J.), 1968. — New nitrogen-fixers from Rhodesian soils. *IXth Int. Congr. Soil Sci., Adelaide, II*, 141-149.
- MEIKLEJOHN (J.), WEIR (J. B.), 1968. — Nitrogen-fixers - Pseudomonads and other aerobic bacteria - from Rhodesian soils. *J. gen. Microbiol.*, 50, 487-496.
- MEYER (J. A.), MALDAGUE (M.), 1957. — Observations simultanées sur la microflore et microfaune de certains sols du Congo Belge. *Pédologie*, 7, 110-118.
- MEYER (J. A.), 1959. — Moisissures du sol et des litières de la région de Yangambi. *Publ. I.N.E.A.C., Bruxelles, Sér. Sci.*, 75, 211 p.
- MEYER (J. A.), HILGER (F.), PEETERS (A.), 1959. — Mesure du dégagement de CO<sub>2</sub> par le sol en champs. *III<sup>e</sup> Conf. interafr. Sols, Dalaba*, I, 513-524.
- MEYER (J. A.), LAUDELOUT (H.), 1960. — Biologie des sols tropicaux. *Agricultura, Louvain*, 8, 567-594.
- MEYER (J. A.), 1963. — Ecologie et sociologie des microchampignons du sol de la Cuvette centrale congolaise. *Publ. I.N.E.A.C., Bruxelles, Sér. sci.*, 101, 137 p.
- MILLBANK (J. W.), 1959. — The physiology of nitrification in Kenya Highland soil. *Plant and Soil*, 11, 293-311.
- MILLS (W. R.), 1953. — Nitrate accumulation in Uganda soils. *E. afr. agric. J.*, 19, 53-54.
- MIRCHINK (T. G.), BELAYA (T. I.), 1965. — Microflora of tropical soils of Guinea and its biological properties. *Mikrobiologiya*, 34, 1049-1055.
- MISHUSTIN (E. N.), 1953. — La loi de la zonalité et la microflore du sol. *C.R. VI<sup>e</sup> Congr. Int. Microbiol., Rome*, VI, 335-343.
- MOHR (E. C.), 1944. — *The soils of equatorial regions with special reference to the Netherlands East Indies*. Ed. Edwards, 766 p.
- MOORE (A. W.), ABAELU (J. N.), 1959. — Non-symbiotic nitrogen fixation in a soil of the Nigerian rain-forest zone. *Nature*, 184, n° 4679, 75.
- MOORE (A. W.), BECKING (J. H.), 1963. — Nitrogen fixation by *Bacillus* strains isolated from Nigerian soils. *Nature*, 198, n° 4883, 915-916.
- MOORE (A. W.), JAIYEBO (E. O.), 1963. — The influence of cover on nitrate and nitrifiable nitrogen content of the soil in a tropical rain-forest environment. *Emp. J. exp. Agric.*, 31, 189-198.
- MOORE (A. W.), 1963 a. — Nitrogen fixation in latosolic soil under grass. *Plant and Soil*, 19, 127-138.
- MOORE (A. W.), 1963 b. — Occurrence of non-symbiotic nitrogen-fixing micro-organisms in Nigerian soils. *Plant and Soil*, 19, 385-395.
- MOORE (A. W.), 1966. — Non-symbiotic nitrogen fixation in soil and soil-plant systems. *Soils and Fert.*, 29, 113-129.
- MOURARET (M.), 1965. — Contribution à l'étude de l'activité des enzymes du sol : l'asparaginase. *Thèse, Fac. Sci., Caen*.
- MOUREAUX (C.), 1954. — Quelques aspects microbiologiques de divers sols du cristallin central de Madagascar. *V<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Léopoldville*, III, 12, 67-70.
- MOUREAUX (C.), 1956 a. — Modifications de la microflore d'un sol latéritique sous différentes couvertures mortes. *VI<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Paris*, III, 68, 407-412.
- MOUREAUX (C.), 1956 b. — Essai de détermination biochimique des carences dans quelques sols malgaches. *VI<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Paris*, III, 69, 413-417.
- MOUREAUX (C.), 1957 a. — Microbiologie de quelques sols de l'île Maurice. *Le Naturaliste malgache*, IX, 1, 11-27.
- MOUREAUX (C.), 1957 b. — Tests biochimiques de l'activité biologique de quelques sols malgaches. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, VIII, 225-241.

- MOUREAUX (C.), RIQUIER (J.), ROCHE (P.), 1959. — Les sols à canne à sucre à Madagascar. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, IX, 91-107.
- MOUREAUX (C.), 1959 a. — Fixation de gaz carbonique par le sol. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, IX, 109-120.
- MOUREAUX (C.), 1959 b. — L'activité microbiologique et ses variations dans l'année en divers sols des Hauts-Plateaux malgaches. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, D, IX, 121-199.
- MOUREAUX (C.), 1961. — Evaluation microbiologique de la fertilité des sols. *Bull. Acad. malgache*, XXXVII, 21-24.
- MOUREAUX (C.), 1962. — Existence de sols noirs humifères en sommets de collines aux environs de Tananarive. *Bull. Acad. malgache*, XXXVIII, 47-49.
- MOUREAUX (C.), 1965. — Glycolyse et activité microbiologique globale en divers sols ouest-africains. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Pédol.*, III, n° 1, 43-78.
- MOUREAUX (C.), 1967 a. — Influence de la température et de l'humidité sur les activités biologiques de quelques sols ouest-africains. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Pédol.*, V, n° 4, 393-420.
- MOUREAUX (C.), 1967 b. — Une méthode simple d'étude de l'effet excitateur (*Priming Effect*). *Biologie du Sol*, n° 8, 14-18.
- MOUREAUX (C.), FAUCK (R.), 1967. — Influence d'un excès d'humidité temporaire sur quelques sols de l'Ouest africain. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Pédol.*, V, n° 1, 103-113.
- NICOT (J.), 1953. — Remarques sur la microflore fongique de quelques sols de grande culture en Afrique tropicale et à Madagascar. *Rev. Mycol.*, 18, suppl. colonial, n° 2 (15).
- NICOT (J.), 1954. — Microflore fongique des sols de vanilleraies. Le vanillier et la vanille dans le monde par BOURIQUET G. *et coll. Encyclopédie Biologique*, XLVI, Lechevalier éd., Paris, 364-392.
- NORRIS (D. O.), 1956. — Legumes and the rhizobium symbiosis. *Emp. J. exp. Agric.*, 24, 247-270.
- OLSON (J. S.), 1958. — Rates of succession and soil changes on southern lake Michigan sand dunes. *Bot. Gaz.*, 119, 125-170.
- PARR (J. F.), 1967. — Biochemical considerations for increasing the efficiency of nitrogen fertilizers. *Soils and Fert.*, 30, 207-213.
- PERMINOVA (G. N.), 1964. — Influence des Algues Bleues sur le développement des micro-organismes dans le sol. *Mikrobiologiya*, S.S.S.R., 33, 472-476.
- PERRAUD (A.), 1971. — La matière organique des sols forestiers de la Côte d'Ivoire. *Thèse*, Fac. Sci., Nancy.
- POCHON (J.), TCHAN (Y. T.), 1948. — *Précis de microbiologie du sol*, Masson, Paris.
- POCHON (J.), BARJAC (H. de), 1958. — *Traité de microbiologie des sols*, Dunod, Paris.
- POSTGATE (J. R.), 1970. — Nitrogen fixation by sporulating sulphate-reducing bacteria including rumen strains. *J. gen. Microbiol.*, 63, 137-139.
- PRIMAVESI (A.), 1968. — *Progressos em biodinâmica e produtividade do solo*, Santa Maria, R. S., Brasil, 553 p.
- RAMBELLI (A.), 1971. — Recherches mycologiques préliminaires dans les sols de forêt et de savane en Côte d'Ivoire. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 8, 219-226.
- RICHARDSON (H. L.), 1938. — The nitrogen cycle in grassland soils with especial reference to the Rothamsted Park grass experiment. *J. agric. Sci.*, 28, 73-121.
- RINAUDO (G.), 1970. — Fixation biologique de l'azote dans trois types de sols de rizières de Côte d'Ivoire, O.R.S.T.O.M., Paris, 121 p., *multigr.*
- ROBINSON (J. B.), 1957. — The critical relationship between soil moisture content in the region of wilting point and the mineralization of natural nitrogen. *J. agric. Sci.*, 49, 100-105.
- ROUGHLEY (R. J.), 1970. — The preparation and use of legume seed inoculants. *Plant and Soil*, 32, 675-701.

- ROY (A. B.), 1958. — A new species of *Azotobacter* producing heavy slime and acid. *Nature*, 182, n° 4628, 120-121.
- RUINEN (J.), 1965. — The phyllosphere. 3-Nitrogen fixation in the phyllosphere. *Plant and Soil*, 22, 375-394.
- RUINEN (J.), 1970. — The phyllosphere. 5-The grass sheath, a habitat for nitrogen-fixing microorganisms. *Plant and Soil*, 33, 661-671.
- SANDERS (F. E.), TINKER (P. B.), 1971. — Mechanism of absorption of phosphate from soil by *Endogone* mycorrhizas. *Nature*, 233, n° 5317, 278-279.
- SCHAEFER (R.), 1963. — L'activité déshydrogénasique comme mesure de l'activité biologique globale des sols. *Ann. Inst. Pasteur*, 105, 326-331.
- SEIFERT (J.), 1964. — The effect of the size of soil structural aggregates on the degree of nitrification. II. — The role of aeration. *Folia microbiol.*, 9, 347-351.
- SHENDE (S. T.), BALASUNDARAM (V. R.), SEN (A.), 1970. — Nitrogen-fixing ability of *Beijerinckia indicum* (Derx, 1950) in relation to its place of occurrence. *Indian J. agric. Sci., India*, 40, 223-226.
- SHTINA (E. A.), 1960. — Zonality in the distribution of soil algae communities. *VIIth Int. Congr. Soil Sci., Madison*, III, 24, 630-634.
- SISLER (F. D.), ZOBELL (C. E.), 1951. — Nitrogen fixation by sulfate-reducing bacteria indicated by nitrogen argon ratios. *Science*, 113, 511-512.
- SMITH (F. B.), BROWN (P. E.), 1932. — Methods for determining carbon dioxide production in soils. *Iowa agric. Exp. Sta. Res. Bull.*, 147, 27-51.
- SPIFF (E. D.), ODU (C. T. I.), 1972. — An assessment of non-symbiotic nitrogen fixation in some Nigerian soils by the acetylene reduction technique. *Soil Biol. Biochem.*, 4, 71-77.
- SPURWAY (C. H.), 1956. — *Soil fertility diagnosis and control for field gardens and greenhouse soils*. Edw. Brothers, Michigan.
- STARKEY (R. L.), DE (P. K.), 1939. — A new species of *Azotobacter*. *Soil Sci.*, 47, 329-343.
- STRIJDOM (B. W.), 1965. — The effect of soil pH and soil type on the occurrence of *Beijerinckia* species in non-lateritic soils. *S. afr. J. agric. Sci.*, 8, 853-862.
- TCHAN (Y. T.), 1953. — Studies on N-fixing bacteria. V. — Presence of *Beijerinckia* in Northern Australia and geographic distribution of non-symbiotic N-fixing microorganisms. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, 78, 171-178.
- TERCINIER (G.), 1971. — Communication personnelle.
- THOMPSON (J. P.), 1968. — The occurrence of nitrogen-fixing bacteria of the genus *Beijerinckia* in Australia outside the tropical zone. *IXth Int. Congr. Soil Sci., Adelaïde*, II, 129-139.
- VAN WAMBEKE (A.), 1971. — Recherches sur la mise en valeur agricole des sols acides des savanes arborées du Brésil. *Pédologie*, 21, 211-255.
- WAKSMAN (S. A.), 1952. — *Soil Microbiology*, Wiley, New York.
- WEINHARD (P.), BALANDREAU (J.), RINAUDO (G.), DOMMERGUES (Y.), 1971. — Fixation non-symbiotique de l'azote dans la rhizosphère de quelques non-Légumineuses tropicales. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 8, 367-373.
- WETSELAAR (R.), 1961. — Nitrate distribution in tropical soils. I. Possible causes of nitrate accumulation near the surface after a long dry period. *Plant and Soil*, 15, 110-120. — II. Extent of capillary accumulation of nitrate during a long dry period. *Plant and Soil*, 15, 121-133.
- WETSELAAR (R.), 1962. — Nitrate distribution in tropical soils. III. Downward movement and accumulation of nitrate in the subsoil. *Plant and Soil*, 16, 19-31.
- WINOGRADSKY (S.), 1949. — *Microbiologie du sol*, Masson et Cie, Paris.