

# Activité phosphatasique de quelques sols tropicaux à argile 1:1. Répartition dans les fractions granulométriques

C. Feller<sup>1</sup>, E. Frossard<sup>2</sup>, et M. Brossard<sup>3</sup>

<sup>1</sup>ORSTOM, LCSC — BP 5045, 34032 Montpellier Cedex, France; <sup>2</sup>E.N.S.A.I.A.-I.N.R.A. — BP 172, 54505 Vandœuvre-les-Nancy Cedex, France; et <sup>3</sup>ORSTOM c/o C.P.B.-C.N.R.S. — BP 5, 54501 Vandœuvre-les-Nancy Cedex, France. Reçu le 21 avril 1993, accepté le 9 novembre 1993.

Feller, C., Frossard, E. et Brossard, M. 1994. Activité phosphatasique de quelques sols tropicaux à argile 1:1. Répartition dans les fractions granulométriques. *Can. J. Soil Sci.* 74: 121-129. L'objet de ce travail est: (i) l'étude de l'activité des phosphatases acides (pH 6,5) d'horizons de surface de divers sols tropicaux à argile 1:1 (Afrique de l'Ouest, Antilles, Brésil), cultivés ou non, et très différenciés par leur texture et leur teneur en matière organique (MO), (ii) pour quelques échantillons, de préciser l'activité phosphatasique (Pase) de fractions organiques et organo-minérales séparées par fractionnement granulométrique. Il ressort que, tous échantillons confondus, Pase est fortement dépendante des teneurs en MO, mais relativement peu de la texture ou des teneurs en phosphore total. Ainsi, toute modification du mode de gestion des sols conduisant à des variations importantes des teneurs en MO induisent, aussi, des variations importantes de Pase. C'est le cas du défrichement et de la mise en culture ou, inversement, de la remise en jachère ou prairie de sols dégradés par de longues périodes de culture annuelle continue. Toutes les fractions granulométriques (20-2000  $\mu\text{m}$ , 2-20  $\mu\text{m}$  et 0-2  $\mu\text{m}$ ) ont une Pase qui est contrôlée par la teneur en MO de la fraction. Toutefois, les fractions 20-2000  $\mu\text{m}$  et 0-2  $\mu\text{m}$  présentent un "potentiel d'activité phosphatasique" (Pase/C) plus élevé que celui de la fraction 2-20  $\mu\text{m}$ . Ceci est attribué à un renouvellement plus élevé des phosphatases par les apports racinaires dans les fractions dominées par les débris végétaux (20-2000  $\mu\text{m}$ ) d'une part, et par l'activité microbienne et les métabolites qui en résultent dans les fractions organo-argileuses (0-2  $\mu\text{m}$ ) d'autre part. Globalement, plus de 50% de Pase totale du sol sont associés aux fractions supérieures à 2  $\mu\text{m}$ . Les variations de Pase, avec la mise en culture, sont dues pour l'essentiel (de 75 à 100%) à ces mêmes fractions. Ceci illustre, pour ces sols, le rôle probablement important joué par les MO associées aux fractions supérieures à 2  $\mu\text{m}$  dans la dynamique du phosphore.

**Mots clés:** Activité phosphatasique, matière organique, fractionnement granulométrique, sols tropicaux à argile 1:1

Feller, C., Frossard, E. and Brossard, M. 1994. Phosphatase activity in low activity tropical clay soils. Distribution in the various particle size fractions. *Can. J. Soil Sci.* 74: 121-129. The objectives of this work were: (i) to study the acid monophosphoesterase activity (pH 6.5) of the surface horizons of low-activity tropical clay soils (West Africa, West Indies, Brazil), cultivated or uncultivated, with widely different textures and organic matter (OM) contents, (ii) to measure the phosphatase activity (Pase) in the organic and organo-mineral soil fractions obtained by particle size fractionation. Pase was most significantly correlated to the soil OM content and to a lesser extent to the texture and total P content. Therefore, any modification in soil management resulting in important changes in soil OM contents, leads to important variations in phosphatase activity: Pase decreases after clearing of the native vegetation and continuous cultivation, Pase increase when grass-fallows or meadows succeed to annual cropping. The Pase of all the size fractions (20-2000  $\mu\text{m}$ , 2-20  $\mu\text{m}$  and 0-2  $\mu\text{m}$ ) was controlled by their OM content. However, the "potential Pase" defined as the ratio Pase/C was higher in the 20- to 2000- $\mu\text{m}$  and 0- to 2- $\mu\text{m}$  fractions than in the 2-20  $\mu\text{m}$  ones. This is attributed to a higher Pase renewal by root restitutions in the plant debris fraction (20-2000  $\mu\text{m}$ ) and by microbial activity and microbial metabolites in the organo-clay fraction (0-2  $\mu\text{m}$ ). More than 50% of the soil total Pase was associated with fractions coarser than 2  $\mu\text{m}$ . Most of the changes in Pase (75-100%) associated with the cultivation were ascribed to these fractions. This illustrates the probably important role of the fractions coarser than 2  $\mu\text{m}$  in the phosphorus dynamics in these soils.

**Key words:** Phosphomonoesterase, organic matter, particle size fractionation, low-activity tropical clay soils

Les processus de minéralisation du phosphore organique jouent un rôle essentiel dans la nutrition des végétaux dans les sols tropicaux (Harrison 1987). L'effet de l'activité phosphatasique dans ces processus est souligné par Appiah et Thomas (1982) et l'intensité de cette activité est souvent en relation avec les niveaux des stocks organiques (Harrison 1987). Or, pour les sols tropicaux à argile 1:1, de fortes variations des stocks organiques des horizons de surface peuvent être observées selon le mode de gestion du milieu. C'est ainsi que des diminutions d'environ 50% des stocks organiques sont régulièrement observées, après défrichement de forêts ou de savanes suivi de quelques années de culture

(Fauk et al. 1969; Siband 1974; Feller et Milleville 1977; Cerri et al. 1991). A l'opposé, des augmentations notables des stocks organiques de sols dégradés par des cultures annuelles continues peuvent être obtenues rapidement (environ 5 ans) par des fertilisations organo-minérales sur des sols sableux (Feller et al. 1981; Sedogo 1981) ou par des alternances de cultures prairiales dans le cas de sols argileux (Talineau et al. 1980-1981; Feller 1988). Le premier objectif de cette étude est donc l'analyse des relations entre l'intensité de l'activité phosphatasique et les teneurs en matière organique (MO) des horizons de surface d'une collection d'échantillons de sols tropicaux à argile 1:1.

L'origine (fongique, bactérienne et/ou végétale) des phosphatases présentes dans les sols est bien connue (Dommergues et Mangenot 1970). Les phosphatases racinaires sont capables d'hydrolyser de nombreux composés organiques phosphorés (Dick et Tabatabai 1986; Tarafdar et Claassen 1988; Juma et Tabatabai 1988). Dans la rhizosphère, la mobilisation de P organique a lieu lorsque la fourniture d'ions phosphate devient limitante pour la productivité végétale (Sharpley 1985). C'est pourquoi le taux de renouvellement (Helal et Sauerbeck 1984) et la diminution (Tarafdar et Jungk 1987) de P organique sont supérieurs dans la rhizosphère par rapport au sol total. Les microorganismes peuvent apporter aussi une contribution importante à l'activité phosphatase des sols. Chakly et Berthelin (1983) ont mis en évidence que le prélèvement de P par *Pinus caribea* était fortement augmenté lorsque la plante était inoculée avec une bactérie solubilisatrice des phosphates et un champignon ectomycorhizien.

Au cours des processus de décomposition des matières organiques du sol, les phosphatases vont être redistribuées dans diverses fractions organiques et organo-minérales du sol (Rojo et al. 1990; Speir et Cowling 1991). Des travaux de plus en plus nombreux font appel actuellement à de simples fractionnements physiques (granulométriques et/ou densimétriques) pour caractériser la matière organique des sols (Elliott et Cambardella 1991; Feller et al. 1991b; Christensen 1992). De ces travaux et synthèses bibliographiques, il ressort, de manière très globale que, pour les sols à forte activité biologique (cas des sols tropicaux étudiés ici), cette approche est intéressante pour séparer des compartiments organiques ou organo-minéraux très différents:

- les matières organiques retrouvées dans les fractions grossières (> 20 ou 50 µm) sont constituées de débris végétaux libres à divers stades de décomposition (C/N moyen = 20);

- les fractions limoneuses sont formées d'un mélange complexe de débris végétaux et fongiques très humifiés associés souvent à des micro-agrégats organo-limoneux très stables et non dispersés au cours du fractionnement (C/N moyen = 15);

- la fraction organo-argileuse (0-2 µm) est constituée de micro-agrégats à matière organique amorphe associés parfois à quelques débris de parois végétales, fongiques ou bactériennes (C/N moyen = 10).

Aussi, le deuxième objectif de ce travail est l'étude de l'activité phosphatase associée à ces différents compartiments granulométriques.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

#### Sols

Les situations étudiées sont localisées en Afrique de l'Ouest (série 1), aux Petites Antilles et au Brésil (série 2). Tous les échantillons proviennent des horizons de surface. Les sols, selon la classification française (CPCS 1967) sont des sols ferrugineux tropicaux lessivés à tâches et concrétions (FL), et des sols ferrallitiques faiblement (FR) ou fortement (FO) désaturés. Dans la "Soil Taxonomy" ce seraient des Haplustalfs (FL), des Alfis Eustrtox et des Eutrorthox (FR) et des Haplorthox (FO). Selon la classification FAO, ce seraient

Tableau 1. Situations, caractéristiques analytiques générales et activités phosphatasiques (Pase) des échantillons étudiés

n°	Ech.	Sol	Végétation (durée, années)	Engrais N P K	pH H <sub>2</sub> O	0-2 µm g kg <sup>-1</sup>	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> g kg <sup>-1</sup>	P total mg kg <sup>-1</sup>	g C kg <sup>-1z</sup>					Pase µg pN g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>
									Sol NF	20-2000	2-20	0,2-2	0,0-2	
Série 1														
1	TNR101	FL	sav. arborée		6,8	76	11	104	8,9	2,5	3,5	2,2	0,8	74
2	TNR141	FL	culture (12)	non	6,0	43	10	81	5,1	1,8	1,9	1	0,3	28
3	TNR151	FL	culture (30)	non	6,1	49	11	80	5,3	2	2,1	1,1	0,4	63
4	P	FR	forêt		5,0	213	43	271	17,1	7,1	4,2	4,7	1	73
5	T1	FR	sav. arborée		5,0	232	56	251	15,8	3,7	4,5	5	1,1	103
6	T3	FR	sav. arborée		6,0	186	27	286	12,8	2,6	4,1	4,6	1	74
7	T8	FL	sav. arbustive		7,0	120	27	299	11,6	3,6	3,2	4	0,6	98
8	T12	FL	sav. herbacée		6,3	65	16	168	7,6	2,4	2	2,7	0,3	65
9	V1	FR	sav. arborée		5,7	186	39	214	16,8	3,8	5,3	4,1	1,2	83
10	V2	FR	culture (2)	non	6,1	191	22	171	12,6	2,6	4,7	3,7	1,3	44
11	V3	FR	culture (10)	non	6,2	207	22	152	9,7	3,0	3,1	2,7	1,1	48
12	V5	FR	jachère (12)		6,5	186	39	187	15,9	3,9	5,4	4,8	1,6	95
13	DAV F	FR	forêt		7,0	163	23	309	19,4	4,0	5,1	5,2	2,8	118
14	DAV J	FR	jachère (12)		6,2	64	15	152	12,4	4,7	3	1,8	0,7	109
15	DAV 222	FR	culture (14)	oui	5,6	89	15	117	5,3	1,7	2,2	1,8	0,7	43
Série 2														
16	A1520	FR	prairie art. (10)	oui	5,8	639	128	1094	41,2	7,6	7,7	14,6	7,8	159
17	A11003	FR	jachère	oui	5,8	468	64	220	26,9	nd	nd	nd	nd	114
18	T8521	FR	culture (50)	oui	5,7	493	140	704	21,8	3,2	5	7,8	3,5	145
19	ABR1	FR	culture R (15)	oui	6,0	556	89	140	5,3	nd	nd	nd	nd	47
20	MSP4	FO	forêt		5,6	500	127	547	33,3	5,1	8	11,2	6,9	164
21	MSP51	FO	culture (12)	oui	5,3	634	145	544	14,5	1,4	3,1	6,3	4,2	75
22	MSP61	FO	culture (50)	oui	4,8	576	145	544	13,4	2,2	3,7	5,9	3	68
23	MSP51	FO	prairie nat.		5,1	653	178	561	40,9	4,4	9,5	19,2	7,4	236

<sup>z</sup> carbone du sol non fractionné (Sol NF) et des fractions granulométriques (µm); nd = non déterminé.

des Ferric Lixisol (FL), des Ferric Acrisol et Ferralic Cambisol (FR) et des Rhodic Ferralsol (FO).

Les échantillons 1 à 3 proviennent du Sénégal Oriental (Feller et Milleville 1977), 4 à 12 du Nord de la Côte d'Ivoire (HYPERBAV 1990), 13 à 15 du Sud Togo (Poss 1991), 16 à 19 de Martinique, Guadeloupe et Sainte-Lucie (CEE 1988; Barret et al. 1991; François et al. 1991), 20 à 22 de l'Etat de Sao Paulo (Cerri et al. 1991) et 23 de l'Etat du Parana (non publié) au Brésil.

Les sols de Côte d'Ivoire appartiennent à une toposéquence de quelques centaines de mètres dans la zone de contact forêt-savane: sols ferrallitiques rouges (P) sur le plateau, rouges et ocres (T1, T3, V1, V2, V3, V5) en haut de pente, sols ferrugineux beiges (T8, T12) à mi- et bas- de pente.

Le sol n° 19 (ABR 1, Martinique) est un sol ferrallitique identique au sol n° 18 (T85) mais ayant été "remodelé" il y a 15 ans. Le "remodelage" consiste en un nivellement des parcelles afin de faciliter la mécanisation de la culture, ce qui conduit, après arasement des horizons A (et parfois B), à la mise à l'affleurement des horizons B (ou C) (Chevignard et al. 1987). L'échantillon 19 est donc caractérisé par une faible teneur en MO.

Le tableau 1 résume les symboles des situations, le type de végétation ou de culture, l'application d'une fertilisation NPK ou non, ainsi que quelques caractéristiques des horizons 0-10 cm étudiés.

#### Analyses totales sur échantillons de sols et fractions

Le carbone est dosé à l'aide d'un analyseur élémentaire "CHN Carlo Erba mod. 1106". La teneur de fer total est déterminée après fusion au métaborate de strontium (Jeanroy 1974) et exprimée en oxydes ( $Fe_2O_3$ ). Le phosphore total (Pt) est dosé selon Duval (1962) après calcination de l'échantillon à 550°C, attaque par  $HNO_3$  concentré et mise en solution dans  $H_2SO_4$  0,25 M (Laurent et Brossard 1991). Les teneurs d'argile (0-2  $\mu m$ ) sont celles obtenues par la méthode de fractionnement granulométrique décrite ci-dessous. Elles sont pratiquement égales à celles obtenues par les méthodes classiques après destruction de la matière organique par  $H_2O_2$  (Feller et al. 1991a).

#### Fractionnement granulométrique des sols et description des fractions

Le fractionnement de l'échantillon de sol 0-2 mm est effectué, après dispersion à un pH proche de la neutralité, dans 300 mL d'eau distillée et 100 mL de résine "Amberlite IRN 77" saturée en sodium (Feller et al. 1991a). Les sables et les limons grossiers (20-2000  $\mu m$ ) sont séparés par tamisages à 200, 50 et 20  $\mu m$ . La fraction 2-20  $\mu m$  est séparée de la fraction argileuse (0-2  $\mu m$ ) par sédimentation, et les argiles fines (0-0,2  $\mu m$ ) sont séparées des argiles grossières (0,2-2  $\mu m$ ) par centrifugation. Les fractions sont séchées à 50°C et broyées finement avant analyse. Les fractions sableuses grossières (200-2000  $\mu m$ ), sableuses fines (50-200  $\mu m$ ) et limoneuses grossières (2-20  $\mu m$ ) sont regroupées en une seule fraction 20-2000  $\mu m$  dans laquelle la matière organique est essentiellement sous forme de débris végétaux plus ou moins décomposés (Feller et al. 1991a). Les fractions 2-20  $\mu m$  et les fractions argileuses ont les

caractéristiques décrites en introduction. Les fractions suivantes sont donc étudiées: 20-2000, 2-20, 0,2-2 et 0-0,2  $\mu m$ . La fraction hydrosoluble qui correspond aux eaux de fractionnement, et représentant généralement moins de 5% de C total, n'est pas étudiée ici. Dans cette étude le fractionnement granulométrique a été appliqué à tous les échantillons, exceptés les échantillons 17 (A1100) et 19 (ABR1).

#### Mesure de l'activité phosphatasique

Les phosphatases acides prédominent dans les sols à pH < 6 et l'activité des monoestérases est beaucoup plus élevée que celle des diestérases (Eivazi et Tabatabai 1977; Rojo et al. 1990). Aussi n'avons-nous mesuré dans cette étude que l'activité des phosphomonoestérases à pH 6,5 (phosphatases "acides") selon la méthode de Tabatabai (1982).

A 1 g de sol (0-2 mm) séché à l'air, ou à 0,2 g de fraction granulométrique (séchée à 50°C et broyée à 200  $\mu m$ ), on ajoute 1 mL de para-nitrophénylphosphate (115  $\mu g$  pNP) et 4 mL de solution tampon ("modified universal buffer"). Après agitation, les échantillons sont incubés à 37°C pendant 1 h, puis 1 mL de  $CaCl_2$  0,5 M et 4 mL de NaOH 0,5 M sont rajoutés à la suspension qui est ensuite filtrée. Du para-nitrophénol (pN) est libéré par l'activité phosphomonoestérasiq. Sa concentration est alors mesurée par colorimétrie à 410 nm. Des échantillons témoins sont conduits de la même façon mais le pNP est introduit juste avant la filtration finale. Les résultats sont exprimés en  $\mu g$  de pN produits par gramme d'échantillon et par heure d'incubation ( $\mu g$  pN  $g^{-1} h^{-1}$ ). Toutes les analyses sont le résultat de 3 répétitions. Le coefficient de variation est égal à 18% pour le sol non fractionné et à 70, 10, 13 et 18% respectivement pour les fractions 20-2000  $\mu m$ , 2-20  $\mu m$ , 0,2-2,0  $\mu m$  et 0-0,2  $\mu m$ .

L'activité phosphatasique a été mesurée sur tous les échantillons 0-2 mm et sur les fractions granulométriques des échantillons 1, 3, 9, 10 et 11.

#### Tests statistiques

Les relations entre l'activité phosphatasique et les différentes caractéristiques des échantillons sont étudiées par la corrélation et la régression linéaire.

## RESULTATS

#### Sols non fractionnés

Par leurs caractéristiques les échantillons d'Afrique (série 1, échi: 1 à 15) se distinguent de ceux des Antilles et du Brésil (série 2, échi: 16 à 23): teneurs d'argile, de fer total, de carbone organique et de phosphore total plus élevées, et pH plus acides pour la série 2 que pour la série 1 (Tableau 1). De même, l'activité phosphatasique (Pase) est plus faible dans les échantillons de la série 1 ( $28 < Pase < 118$ ; Pase moyenne =  $75 \mu g$  pN  $g^{-1} h^{-1}$ ) que dans les échantillons de la série 2 ( $47 < Pase < 236$ ; Pase moyen =  $126 \mu g$  pN  $g^{-1} h^{-1}$ ). Pour les deux séries, les sols cultivés ont une Pase inférieure à celle mesurée dans les échantillons forêt ou savane. En moyenne, la Pase est 46% plus faible dans les sols cultivés des situations TNR, V, et MSP.

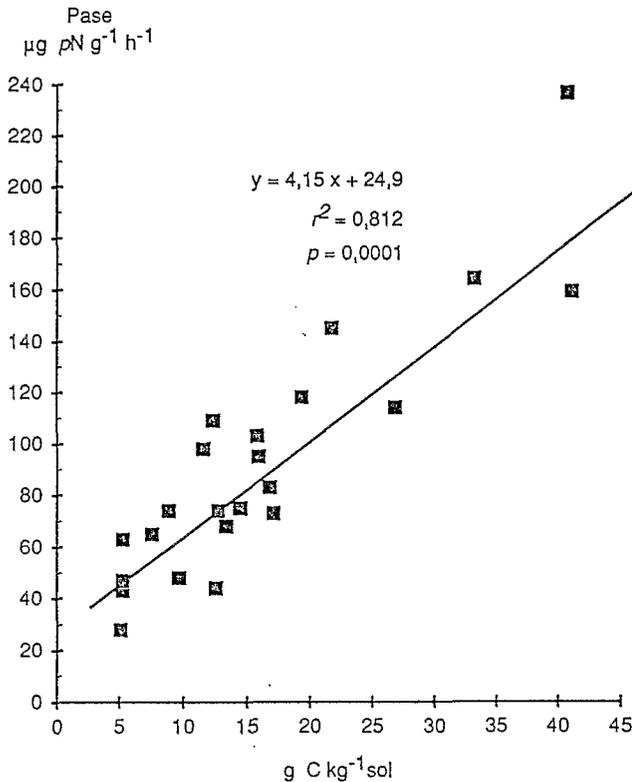


Fig. 1. Relation entre l'activité phosphatase (Pase) et les teneurs de carbone total (C) des échantillons.

L'échantillon 19 provenant d'un sol "remodelé" (ABR1), a une faible teneur de carbone ( $5,3 \text{ g C kg}^{-1}$ ) comparée à l'échantillon 18 du sol témoin (T85) "non remodelé" ( $21,8 \text{ g C kg}^{-1}$ ). La Pase du sol "remodelé" est alors nettement inférieure (68%) à celle du sol témoin. Inversement, les sols sous jachère ou sous prairie à teneurs en carbone élevées montrent une Pase significativement supérieure à celle mesurée dans les sols sous cultures (annuelles ou pérennes) à teneurs en carbone plus faibles. Ceci est illustré par la comparaison des échantillons 11 et 12 ou 14 et 15. En fait, tous échantillons confondus, il existe une relation linéaire entre Pase et teneur de carbone des sols (Fig. 1). L'équation obtenue pour les seuls échantillons de la série 1 (Afrique) est proche de celle correspondant à l'ensemble des échantillons:

$$\text{Pase } (\mu\text{g pN g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ sol}) = 4,07 (\text{g C kg}^{-1} \text{ de sol}) + 26,7$$

$$(n = 15; r^2 = 0,504)$$

La prise en compte des teneurs de fer et de phosphore dans une régression multiple du type  $\text{Pase} = f(\text{C}, \text{Fe}_2\text{O}_3 \text{ ou Pt})$  ne modifie pas significativement le coefficient  $r^2$ . Par ailleurs, il n'existe pas de liaison significative entre Pase et pH ( $r^2 = 0,036; p = 0,3870$ ), et les corrélations de Pase avec les teneurs d'argile granulométrique ( $r^2 = 0,300; p = 0,0068$ ), de fer total ( $r^2 = 0,416; p = 0,0009$ ) ou de Pt ( $r^2 = 0,436; p = 0,0006$ ) des échantillons sont beaucoup moins fortes que celle avec le carbone ( $r^2 = 0,812; p = 0,0001$ ).

**BILANS DU FRACTIONNEMENT.** Pour chaque échantillon, la comparaison des lignes "Σ" et "Sol NF" du tableau 2, permet d'apprécier la qualité des bilans en masse (Tableau 2, colonne 3), en Pase (colonne 6) et en carbone (colonne 9). Les bilans sont satisfaisants pour les masses (98 à 100%) et les teneurs de carbone (87 à 104%), mais ils sont nettement moins bons pour la Pase (50 à 118%), l'échantillon 3 présentant le bilan le plus déficitaire.

**ACTIVITÉS PHOSPHATASIQUES DES FRACTIONS.** Les valeurs de l'activité phosphatase sont très différentes selon les fractions (Tableau 2, colonne 4), les valeurs les plus faibles étant systématiquement obtenues pour les fractions 20-2000  $\mu\text{m}$ . En fait, la figure 2 montre que, à l'exception des fractions 2-20  $\mu\text{m}$ , il existe, toutes fractions 20-2000, 0,2-2 et 0-0,2  $\mu\text{m}$  confondues, une liaison très hautement significative ( $p \leq 0,0001$ ) entre Pase et teneur en carbone des fractions ( $\text{g C kg}^{-1}$ ). Bien que moins étroite ( $p = 0,01$ ), cette liaison reste hautement significative quand on tient compte aussi des fractions 2-20  $\mu\text{m}$ :

$$\text{Pase } (\mu\text{g pN g}^{-1} \text{ h}^{-1}) = 2,47 \text{ C } (\text{g C kg}^{-1}) + 41,7$$

$$(n = 20; r^2 = 0,454)$$

Par ailleurs, à l'observation de la figure 2, les argiles fines et grossières semblent refléter une même Pase en relation avec leurs teneurs en carbone. Aussi, nous ne considérerons, dans la suite de cet exposé, que la fraction globale 0-2  $\mu\text{m}$ .

**PARTICIPATION DE CHAQUE FRACTION A L'ACTIVITÉ PHOSPHATASIQUE TOTALE ET EFFET DE LA MISE EN CULTURE.** Pour le sol sableux (n° 1 et 3) c'est la fraction 20-2000  $\mu\text{m}$  qui participe le plus fortement (44 à 56%) à Pase totale dosée (Tableau 2, colonne 7); pour le sol sablo-argileux (n° 9, 10, 11) c'est la fraction 0-2  $\mu\text{m}$  (37 à 51%). Dans tous les cas, la participation des débris végétaux (20-2000  $\mu\text{m}$ ) à Pase totale est supérieure à 33%.

L'effet de la mise en culture (Fig. 3) n'apparaît clairement que si l'on distingue les fractions inférieures et supérieures à 2  $\mu\text{m}$  (0-2 et 2-2000  $\mu\text{m}$ ). Il ressort que les diminutions de Pase avec le défrichement et la mise en culture ( $\Delta\text{Pase}$ ) sont dues essentiellement à l'activité phosphatase associée aux fractions supérieures à 2  $\mu\text{m}$ , donc à celles riches en MO figurées d'origines végétale et/ou fongique.

#### Relations entre l'activité phosphatase totale et le contenu en carbone des différentes fractions

La Pase des fractions séparées n'a été mesurée que sur cinq échantillons seulement. Ces résultats montrent toutefois un effet de la texture sur la participation de la Pase de chaque fraction à la Pase de la somme des fractions: importance des fractions 20-2000  $\mu\text{m}$  pour les sols sableux; et des fractions 0-2  $\mu\text{m}$  pour les sols sablo-argileux. Nous avons recherché si un tel effet était généralisable en étudiant l'intensité des liaisons entre Pase totale (Sol non fractionné) et contenu en C ( $\text{g C kg}^{-1}$  de sol) des fractions granulométriques pour 21 des 23 échantillons étudiés (Tableau 1). Les coefficients de corrélation sont reportés dans le Tableau 3. On note, en accord avec les résultats précédents, que:

Tableau 2. Masse, activité phosphatasique (Pase) et teneur de carbone (C) des fractions granulométriques.  
 $\Sigma$  = somme calculée des fractions, Sol NF = sol non fractionné

n° (Ech.)	Fraction $\mu\text{m}$	Masse $\text{g kg}^{-1}$	Pase $\mu\text{g pN g}^{-1} \text{h}^{-1}$		Pase % total		C $\text{g kg}^{-1}$		
			Fraction	Sol NF	Sol NF	$\Sigma$	Fraction	Sol NF	Pase:C
1 (TNR101)	20-2000	822	44,3	36,4	49,3	56,2	3,1	2,5	14,6
	2-20	98	128,8	12,6	17,1	19,5	36,0	3,5	3,6
	0,2-2	50	255,6	12,8	17,3	19,7	43,5	2,2	5,8
	0-0,2	23	128	2,9	4,0	4,5	33,6	0,8	3,6
	H <sub>2</sub> O	4							
	$\Sigma$	997		64,8	87,6	100		9	7,2
	Sol NF	1000		73,9	100			8,9	8,3
	0-2	73	215,1	15,7	21,3	24,2	41,1	3,0	5,2
3 (TNR151)	20-2000	855	16,1	13,8	21,7	43,5	2,4	2,0	6,9
	2-20	74	165,0	12,2	19,3	38,6	28,1	2,1	5,8
	0,2-2	30	100,5	3,0	4,8	9,5	36,4	1,1	2,7
	0-0,2	19	138,0	2,6	4,1	8,3	19,0	0,4	6,5
	H <sub>2</sub> O	2							
	$\Sigma$	980		31,6	49,9	100		5,5	5,7
	Sol NF	1000		63,4	100			5,3	12,0
	0-2	49	114,3	5,6	8,9	17,8	30,6	1,5	3,7
9 (VI)	20-2000	695	29,2	20,3	24,5	33,6	5,4	3,8	5,3
	2-20	97	183,5	17,8	21,5	29,5	54,9	5,3	3,4
	0,2-2	121	146,9	17,8	21,5	29,5	34,5	4,2	4,2
	0-0,2	66	67,4	4,4	5,4	7,4	20,4	1,3	3,4
	H <sub>2</sub> O	12							
	$\Sigma$	991		60,3	72,9	100		14,6	4,1
	Sol NF	1000		82,7	100			16,8	4,9
	0-2	187	118,7	22,2	25,9	36,9	31,0	5,8	4,0
10 (V2)	20-2000	709	29,7	21,1	48,1	40,9	3,6	2,6	8,1
	2-20	79	82,4	6,5	14,9	12,6	59,9	4,7	1,4
	0,2-2	138	122,5	16,9	38,6	32,8	26,7	3,7	4,6
	0-0,2	53	133,3	7,1	16,1	13,7	25,0	1,3	5,5
	H <sub>2</sub> O	12							
	$\Sigma$	991		51,5	117,7	100		12,3	4,2
	Sol NF	1000		43,8	100			12,6	3,5
	0-2	191	125,7	24,0	54,7	46,9	26,2	5,0	4,8
11 (V3)	20-2000	697	22,2	15,5	32,4	36,3	4,3	3,0	5,2
	2-20	83	67,6	5,6	11,8	13,1	37,6	3,1	1,8
	0,2-2	131	123,8	16,2	34,0	38,0	20,6	2,7	6,0
	0-0,2	59	91,0	5,4	11,3	12,6	18,1	1,1	4,9
	H <sub>2</sub> O	12							
	$\Sigma$	982		42,7	89,5	100		9,9	4,3
	Sol NF	1000		47,7	100			9,7	4,9
	0-2	190	113,7	21,6	45,3	50,6	20	3,8	5,7

• pour les échantillons sableux ( $0-2 \mu\text{m} < 15\%$ ); Pase totale est plus déterminée par les contenus en C des fractions  $> 2 \mu\text{m}$  (en particulier  $> 20 \mu\text{m}$ ) que par la fraction argileuse;

• pour les échantillons sablo-argileux à argileux ( $0-2 \mu\text{m} > 15\%$ ) Pase totale est plus déterminée par les contenus en C des fractions fines ( $< 2 \mu\text{m}$ ) que par les fractions 20-2000  $\mu\text{m}$ .

## DISCUSSION

### Mesure de Pase

La mesure des activités phosphatasiques totales des sols à argile 1:1 montre une grande variabilité. Les coefficients de variation observés sont nettement moins satisfaisants que ceux calculés par Tabatabai et Bremmer (1969), mais sont comparables à ceux de Pang et Kolenko (1986) pour certains sols. Ces

coefficients de variation élevés peuvent être, en partie, à l'origine des bilans en Pase peu satisfaisants (50 à 118%) obtenus après fractionnement granulométrique. En effet, le coefficient de variation de Pase sur sol total est déjà égal à 18%, ceux sur les fractions 20-2000  $\mu\text{m}$  (qui représentent de 20 à 50% de Pase totale) de 70% et ceux sur les autres fractions sont compris entre 10 et 18%. A titre de comparaison, on peut signaler que les coefficients de variation sur les contenus en carbone des fractions ne sont que d'environ 10% pour les fractions 20-2000  $\mu\text{m}$  et de 5% pour les fractions 2-20 et 0-2  $\mu\text{m}$  (Feller et al. 1991a). D'autres hypothèses peuvent toutefois être aussi retenues pour expliquer ces bilans plus ou moins déficients:

• la fraction hydrosoluble n'étant pas dosée, une partie des phosphatases acides a pu être extraite au cours de la

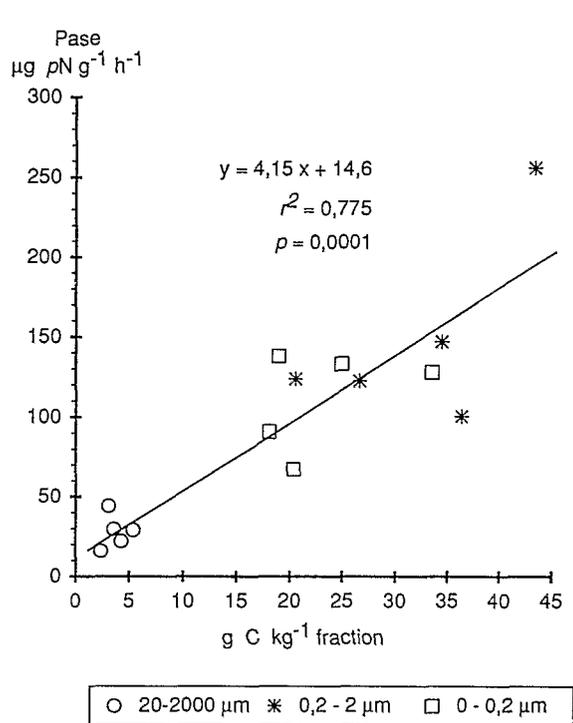


Fig. 2. Relation entre l'activité phosphatasique (Pase) et les teneurs de carbone (C) des fractions granulométriques 20-2000 µm (ronds), 0,2-2 µm (étoiles) et 0-0,2 µm (carrés) des échantillons 1, 3, 9, 10, et 11. (Les fractions 2-20 µm sont exclues de la régression et de la figure).

dispersion et du fractionnement des sols. Tous les bilans n'étant pas déficitaires cette hypothèse est peu plausible;

- l'activité des phosphatases peut être modifiée au cours de la dispersion des sols. Les colloïdes organiques et minéraux ont leurs propriétés de surface partiellement modifiées lors d'une dispersion dans l'eau, et l'on peut alors imaginer que les surfaces deviennent plus accessibles au substrats et aux enzymes (Burns 1986; Dick et Tabatabai 1986; Quiquampoix 1987). Cependant, l'absence de tendance nette sur les cinq échantillons analysés ne permet pas de conforter cette hypothèse, d'autant que dans un travail antérieur, concernant les mêmes échantillons, il a été montré que le fractionnement utilisé ne conduisait pas à révéler des surfaces spécifiques (méthode BET-N<sub>2</sub>) qui auraient été masquées dans les échantillons bruts non fractionnés (Feller et al. 1992);

- enfin, le séchage à 50°C des fractions pourrait modifier les activités enzymatiques. Toutefois, ces sols subissent déjà, en conditions naturelles, des dessiccations très fortes. Ainsi, même sous forêt claire au Cameroun, les températures moyennes maximales des sols à 10 cm de profondeur, en saison sèche, sont de 45°C (Brabant 1990).

En conclusion, la forte variabilité de la mesure de Pase sur les échantillons bruts et sur leurs fractions nous paraît être l'explication la plus plausible des bilans de fractionnement peu satisfaisants observés.

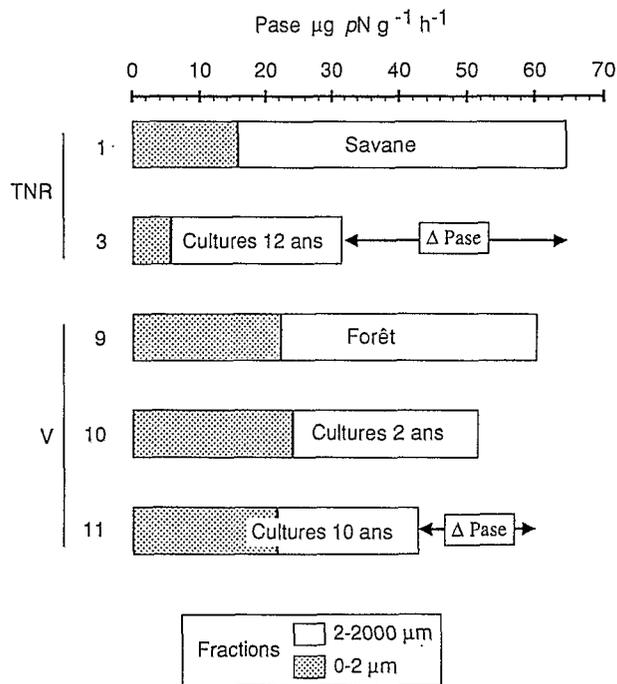


Fig. 3. Activités phosphatasiques des fractions de sol 2-2000 µm et 0-2 µm pour la situation TNR sous savane (n° 1) et après défrichement et culture de 12 ans (n° 3), et pour la situation V sous forêt (n° 9) et après défrichement et culture de 2 et 10 ans (n° 10 et 11).

ΔPase représente la différence entre les situations sous végétation naturelle et sous culture.

### Pase et matière organique des sols

Pour la collection d'échantillons de sols tropicaux étudiés, l'activité des phosphatases acides est très fortement corrélée à la teneur de carbone (Fig. 1), mais l'est beaucoup moins avec le pH et les teneurs d'argile et de phosphore total. Cette relation Pase / matière organique a déjà été signalée pour d'autres types de sols et de situations (Harrison 1987). Elle a été mise en évidence à l'échelle des profils de sols (Juma et Tabatabai 1978; Pang et Kolenko 1986) et à l'échelle de la parcelle (Bonmati et al. 1991). Ainsi, tout facteur écologique ou agronomique susceptible de modifier la teneur de matière organique d'un sol modifiera aussi son activité phosphatasique. Ceci est illustré dans cette étude par la comparaison de sites sous végétation naturelle avec les parcelles sous cultures ou sous jachères.

La recherche de la localisation des sites de l'activité phosphatasique a été tentée ici par fractionnement granulométrique. Cette approche présente le double intérêt de séparer des compartiments organiques et organo-minéraux "naturels" (Turchenek et Oades 1974), peu modifiés chimiquement par le protocole de séparation, et très différents sur le plan de leur origine, de leur composition (Feller et al. 1991c) et de leur dynamique (Balesdent et al. 1987, 1988).

On constate que toutes les fractions granulométriques présentent une activité phosphatasique, et que c'est essentiellement la teneur de C de la fraction qui contrôle le niveau de Pase. Il apparaît toutefois que les "coefficients d'activité

phosphatase" (Pase / C) (Tableau 2, colonne 10) sont, pour quatre échantillons sur cinq, plus faibles pour les fractions 2-20  $\mu\text{m}$  que pour les fractions 20-2000  $\mu\text{m}$  et 0-2  $\mu\text{m}$ . Ceci est à rapprocher du fait que les phosphatases proviennent d'une part, des apports végétaux au sol (Ramirez-Martinez 1968; Dick et al. 1983; Kroehler et Linkins 1988), d'autre part de l'activité bactérienne, éventuellement fongique (Dommergues 1970). La MO associée aux fractions 20-2000  $\mu\text{m}$  est essentiellement sous forme de débris végétaux, racinaires en particulier, pour les situations sous culture annuelle; l'activité phosphatase présente et importante peut donc provenir directement des enzymes résultant du métabolisme végétal. Ces résultats sont à rapprocher de ceux de Rojo et al. (1990) qui ont montré que les agrégats de taille supérieure à 50  $\mu\text{m}$  présentent des activités phosphatases élevées. Par ailleurs, diverses études de ces sols tropicaux basées sur l'utilisation de traceurs (François et al. 1991), sur des observations en microscopie électronique, sur l'identification de sucres (Feller et al. 1991c) et sur la localisation de l'activité microbienne (Chotte et al. 1993) confirment que la MO associée aux fractions argileuses est issue en grande partie, des métabolites microbiens et/ou des exsudats racinaires. Ceci permettrait d'expliquer la localisation d'une activité phosphatase importante au sein de la fraction argileuse. Par contre, la MO associée à la fraction 2-20  $\mu\text{m}$  n'est essentiellement qu'une forme "résiduelle" de la décomposition des débris végétaux. Son turn-over est généralement lent (Balesdent et al. 1987, 1988) et elle est probablement peu renouvelée directement, ni par rhizodéposition, ni par métabolisme bactérien, bien qu'une activité fongique puisse s'y développer. Ces quelques faits pourraient expliquer que le coefficient d'activité phosphatase de la fraction 2-20  $\mu\text{m}$  soit plus faible que celui des fractions 20-2000  $\mu\text{m}$  et 0-2  $\mu\text{m}$ .

De tous ces résultats, il ressort (Fig. 3) que plus de 50% de Pase totale du sol est localisée dans les fractions supérieures à 2  $\mu\text{m}$  pour les sols à texture grossière. Une analyse statistique entre l'activité phosphatase totale et le contenu en carbone des différentes fractions de 21 échantillons semble confirmer ces résultats (Tableau 3) puisque Pase est plutôt corrélée aux contenus en carbone des fractions grossières pour les sols sableux, et au contenu en carbone des fractions finés pour les sols sablo-argileux à argileux.

#### Comparaison sols cultivés / sols non cultivés

Les sols cultivés, ont une activité phosphatase inférieure à celle des sols sous forêt ou savane (Fig. 3). Les diminutions observées oscillent entre 42 et 64% pour l'ensemble des situations TNR (n° 1 et 2), V (n° 9 et 11), DAV (n° 13 et 19), MSP (n° 20 et 22). Pour les situations TNR et V la différence absolue  $\Delta\text{Pase} = \text{Pase}(\text{végétation annuelle}) - \text{Pase}(\text{culture})$  permet de préciser le rôle des fractions dans l'expression de l'activité phosphatase après  $x$  années de mise en culture. Les différences de Pase observées dans les sols de la situation TNR, concernent essentiellement les fractions 20-2000  $\mu\text{m}$  comme le laissait supposer l'étude des relations statistiques Pase totale/C fractions (Tableau 3). Par contre, pour les sols plus argileux de la situation V, les différences de Pase concernent à la fois les fractions

Tableau 3. Coefficients de corrélation entre l'activité phosphatase et le contenu en carbone des différentes fractions pour des échantillons sableux (n° 1, 2, 3, 7, 8, 14, 14), sablo-argileux (n° 4, 5, 6, 9, 10, 11, 12, 13) et argileux (n° 16, 18, 21, 22, 23)

Fraction ( $\mu\text{m}$ )	Série 1			Série 2 Argileux
	Sableux	Sablo-argileux	Total	
20-2000	0,92 ***	0,22 *	0,54 **	0,61 *
2-20	0,79 **	0,59 *	0,53 **	0,94 ***
0-2	0,62 *	0,89 ***	0,60 **	0,90 ***

\* > 5%, \*\* < 5%, \*\*\* < 1%.

2-20  $\mu\text{m}$  et 20-2000  $\mu\text{m}$ . Ainsi, pour les sols à texture grossière, les fractions supérieures à 2  $\mu\text{m}$ , qui représentent généralement plus de 50% de la MO du sol, pourraient jouer un rôle important dans la dynamique du phosphore des sols tropicaux à argile 1:1.

#### CONCLUSION

La mesure d'activité phosphomonoestérasiq (Pase) de sols tropicaux à argile 1:1 et de leurs fractions granulométriques montre une grande variabilité. Cette activité phosphatase est fortement corrélée à la teneur de carbone du sol, mais l'est beaucoup plus faiblement aux autres caractéristiques chimiques étudiées. Tout facteur écologique ou agronomique modifiant la teneur de matière organique du sol, devrait donc conduire à une modification du niveau de l'activité phosphatase. Ainsi, la mise en culture s'accompagne d'une baisse significative de l'activité phosphatase alors que la remise en jachère ou en prairie s'accompagne d'une augmentation de Pase.

A l'aide d'un fractionnement granulométrique, il paraît possible de préciser la nature des compartiments organiques et organo-minéraux du sol impliqués dans l'activité enzymatique. Pour les quelques situations étudiées, on retiendra que:

- l'activité phosphatase est répartie dans toutes les fractions granulométriques des sols avec toutefois l'ordre global suivant: 20-2000  $\mu\text{m} \geq 0-2 \mu\text{m} > 2-20 \mu\text{m}$ ;
- pour les sols à texture sableuse à sablo-argileuse, ce sont les matières organiques associées aux fractions supérieures à 2  $\mu\text{m}$  (débris végétaux et fongiques et microagrégats organo-limoneux) qui sont essentiellement responsables des variations de Pase observées;

L'analyse d'un plus grand nombre de situations est toutefois nécessaire pour préciser ces tendances.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement MM. Cerni (CENA, Brésil), E. Fritsch, R. Pöss et C. Valentin (ORSTOM) pour le prêt de divers échantillons étudiés dans ce travail. Nous remercions également MM. Appiah, M. R. et Thomas, R. L. 1982. Inositol phosphate and organic phosphorus contents and phosphatase activity of some Canadian and Ghanaian soils. *Can. J. Soil Sci.* 62: 31-38. Balesdent, J., Mariotti, A. et Guillet, B. 1987. Natural  $^{13}\text{C}$  abundance as a tracer for soil organic matter dynamics studies. *Soil Biol. Biochem.* 19: 25-30.

- Balesdent, J., Wagner, G. H. et Mariotti, A. 1988. Soil organic matter turn over in long-term field experiments as revealed by the carbon-13 natural abundance. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52: 118-124.
- Barret, P., Cadet, P., Feller, C. et Albrecht, A. 1991. Le remodelage des terres à la Martinique 2. Variabilité intra-parcellaire du remodelage en relation avec la productivité végétale. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.* 26: 105-113.
- Bonmati, M., Ceccanti, B. et Nannipieri, P. 1991. Spatial variability of phosphatase, urease, protease, organic carbon and total nitrogen in soil. *Soil Biol. Biochem.* 23: 391-396.
- Brabant, P. 1990. Le sol des forêts claires du Cameroun. Tome 1, ORSTOM-MESIRES, 520 p.
- Burns, R. G. 1986. Interactions of enzymes with soil minerals and organic colloids. Pages 429-451. *Dans* P. M. Huang et M. Schnitzer (éd.): Interactions of soil minerals with natural organics and microbes. Special Publ. 17, SSSA, Madison, WI.
- CEE. 1988. Etude de la fertilité des sols dans les agricultures paysannes caribéennes. Effet des restitutions organiques. Rapport Final, Projet STDA-0178F. Rapp. Mult. ORSTOM-Martinique, 127 p. et ann.
- Cerri, C. C., Feller, C. et Chauvel, A. 1991. Evolução das principais propriedades de um latossolo vermelho escuro após desmatamento e cultivo por 12 e 50 anos com cana-de-açúcar. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.* 26: 37-50.
- Chakly, M. et Berthelin, J. 1983. Exemples d'interactions rhizosphériques "plantes-microorganismes-phosphates". Influence des interactions "bactéries-ectomycorhizes" sur l'assimilation du phosphore de phosphate tricalcique et de phytine, et la croissance de *Pinus caribea*. Pages 643-644. *Dans*: Proc. 3<sup>d</sup> Intern. Cong. Phosphorus Compounds, IMPHOS, 4-6 oct. 1983, Bruxelles, Belgique.
- Chevignard, T., Feller, C., Andreux, F. et Quantin, P. 1987. Le "remodelage" des terres en Martinique. Modification des propriétés de "ferrisols" et d'andosols cultivés en canne à sucre. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.* 23: 223-236.
- Chotte, J. L., Jocteur Montrozier, L., Villemin, G. et Albrecht, A. 1993. Study of soil microhabitats and the importance of the fractionation method. Pages 39-45. *Dans*: K. Mulongoy et R. Merckx (éd.): Soil organic matter dynamics and sustainability of tropical agriculture, Wiley, Chichester, UK.
- Christensen, B. T. 1992. Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates. *Adv. Soil Sci.* 20: 1-90.
- C.P.C.S. 1967. Classification des sols. Travaux C.P.C.S. 1936-1967. Rapp. Mult., INRA (éd.), Grignon, France, 96 p.
- Dick, R. P. et Tabatabai, M. A. 1986. Hydrolysis of polyphosphates by corn roots. *Plant Soil* 94: 247-256.
- Dick, W. A., Juma, N. G. et Tabatabai, M. A. 1983. Effects of soils on acid phosphatase and inorganic pyrophosphatase of corn roots. *Soil Sci.* 136: 19-25.
- Duval, L. 1962. Dosage céruléomolybdique de l'acide phosphorique dans les sols, les végétaux et les engrais. *Ann. Agro.* 13: 469-482.
- Dommergues, Y. et Mangenet F. 1970. Ecologie microbienne du sol. Chap. Les enzymes du sol. Pages 74-91. Masson, Paris.
- Eivazi, F. et Tabatabai, M. A. 1977. Phosphatases in soils. *Soil Biol. Biochem.* 9: 167-172.
- Elliott, E. T. et Cambardella, C. A. 1991. Physical separation of soil organic matter. *Agric. Ecosystems Environ.* 34: 407-419.
- Fauck, R., Moureaux, C. et Thomann, C. 1969. Bilan de l'évolution des sols de Séfa (Casamance, Sénégal) après quinze années de culture continue. *L'Agron. Trop.* 29: 1228-1248.
- Feller, C. 1988. Effet de différents systèmes de culture sur les stocks organiques de sols argileux tropicaux des Petites Antilles. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.* 24: 341-343.
- Feller, C. et Milleville, P. 1977. Evolution des sols de défriche récente dans la région des Terres Neuves (Sénégal Oriental). Présentation de l'étude. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.* 12: 199-211.
- Feller, C., Cheval, M. et Ganry, F. 1981. Décomposition et humification des résidus végétaux dans un agrosystème tropical. I. Influence d'une fertilisation azotée (urée) et d'un amendement organique (compost) sur la répartition du carbone et de l'azote dans différents compartiments d'un sol sableux. *L'Agron. Trop.* 26: 9-17.
- Feller, C., Burtin, G., Gérard, B. et Balesdent, J. 1991a. Utilisation des résines sodiques et des ultrasons dans le fractionnement granulométrique de la matière organique des sols. Intérêt et limites. *Sci. Sol.* 29: 77-93.
- Feller, C., Fritsch, E., Poss, R. et Valentin, C. 1991b. Effet de la texture sur le stockage et la dynamique des matières organiques dans quelques sols ferrugineux et ferrallitiques (Afrique de l'Ouest en particulier). *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.* 26: 25-36.
- Feller, C., François, C., Villemin, G., Portal, J. M., Toutain, F. et Morel, J. L. 1991c. Nature des matières organiques associées aux fractions argileuses d'un sol ferrallitique. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 312: 1491-1497.
- Feller, C., Schouller, E., Thomas, F., Rouiller, J. et Herbillon, A. J. 1992. N<sub>2</sub>-BET specific surface areas of some low activity clay soils and their relationships with secondary constituents and organic matter contents. *Soil Sci.* 154: 293-299.
- François, C., Feller, C., Guiraud, G., Loury, J. et Boudot, J. P. 1991. Immobilization of nitrogen from urea and plant residues in a ferrallitic soil. Study by size-fractionation. *Biol. Fert. Soils* 12: 182-188.
- Harrison, A. F. 1987. Soil organic phosphorus. A review of world literature. C.A.B. International. Oxon, 257 p.
- Helal, H. M. et Sauerbeck, D. R. 1984. Influence of plant roots on C and P metabolism in soil. *Plant Soil* 76: 175-182.
- HYPERBAV Equipe. 1990. Structure et fonctionnement hydro-pédologique d'un petit bassin versant de savane humide. Coll. ORSTOM. Etudes et Thèses, ORSTOM Paris, 307 p.
- Jeanroy, E. 1974. Analyse totale par spectrométrie d'absorption atomique des roches, sols, minerais, ciments, après fusion au métaborate de strontium. *Analusis* 2: 703-712.
- Juma, N. G. et Tabatabai, M. A. 1978. Distribution of phosphomonoesterase in soils. *Soil Sci.* 126: 101-108.
- Juma, N. G. et Tabatabai, M. A. 1988. Hydrolysis of organic phosphate by corn and soybean roots. *Plant Soil* 107: 31-38.
- Kroehler, C. J. et Linkins, A. E. 1988. The root surface phosphatases of *Eriophorium vaginatum*: Effects of temperature, pH, substrate concentration and inorganic phosphorus. *Plant Soil* 105: 3-10.
- Laurent, J. Y. et Brossard, M. 1991. Etude comparée de la détermination du phosphore total de sols tropicaux. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.* 27: 281-284.
- Pang, P. C. K. et Kolenko, H. 1986. Phosphomonoesterase activities in soils. *Soil Biol. Biochem.* 1: 35-40.
- Poss, R. 1991. Transferts de l'eau et des éléments minéraux dans les terres de barre du Togo. Conséquences agronomiques. Thèse Doct. Univ. Paris-6, 333 p.
- Quiquampoix, H. 1987. A stepwise approach to the understanding of extracellular enzyme activity in soil. I. Effect of electrostatic interactions on the conformity of a  $\beta$ -D-glucosidase adsorbed on different mineral surfaces. *Biochimie* 69: 753-763.
- Ramirez-Martinez, J. R. 1968. Organic phosphorus mineralization and phosphatase activity in soils. *Folia Microbiol.* 13: 161-170.
- Rojo, M. J., Garcedo, S. G. et Mateos, M. P. 1990. Distribution and characterization of phosphatase and organic phosphorus in soils fractions. *Soil Biol. Biochem.* 22: 169-174.

- Sedogo, M. P. 1981.** Contribution à la valorisation des résidus culturels en sol ferrugineux et sous climat tropical semi-aride (matière organique du sol et nutrition azotée des cultures). Thèse Doct. Ing. Sciences Agronomiques, I.N.P.L. Nancy, 198 p.
- Sharpley, A. N. 1985.** Phosphorus cycling in unfertilized and fertilized agricultural soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49: 905-911.
- Siband, P. 1974.** Evolution des caractères et de la fertilité d'un sol rouge de Casamance. *L'Agron. Trop.* 29: 1228-1248.
- Speir, T. W. et Cowling, J. C. 1991.** Phosphatase activities of pasture plants and soils: Relationships with plant productivity and soil fertility indices. *Biol. Fert. Soils* 12: 189-194.
- Tabatabai, M. A. 1982.** Soils enzymes. Pages 903-942. Dans A. L. Page, R. H. Miller et D. R. Keeney (éd.): *Methods of Soil Analysis. Part 2: Chemical and microbiological properties. Agronomy 9*, 2nd Edition, ASA-SSSA, Madison WI.
- Tabatabai, M. A. et Bremner, J. M. 1969.** Use of *p*-Nitrophenylphosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biol. Biochem.* 1: 301-307.
- Talineau, J. C., Bonzon, B., Fillonneau, C. et Hainnaux, G. 1980-1981.** Contribution à l'étude d'un agrosystème prairial dans le milieu tropical humide de la Côte d'Ivoire. 2. Analyse des données relatives à l'état de la matière organique. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.* 18: 29-48.
- Tarafdar, J. C. et Claassen, N. 1988.** Organic phosphorus compounds as a phosphorus source for higher plants through the activity of phosphatases produced by plant roots and microorganisms. *Biol. Fert. Soils* 5: 308-312.
- Tarafdar, J. C. et Jungk, N. 1987.** Phosphatase activity in the rhizosphere and its relation to the depletion of soil organic phosphorus. *Biol. Fert. Soils* 3: 199-204.
- Turchenek, L. W. et Oades, J. M. 1974.** Size and density fractionation of naturally occurring organo-minéral complexes. *Trans. 10th Intern. Cong. Soil Sci.* 2: 65-72.