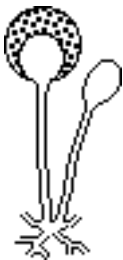
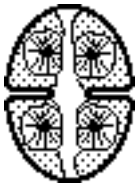


UNIVERSITE DE PROVENCE
AIX-Marseille 1
E.S.G.B.M.A - E.S.I.L.
Luminy



L'émission de méthane par les
sols:
mécanismes, intensité et régulation

Pierre ROGER,
Jean LE MER,
Catherine JOULIAN

Laboratoire de Microbiologie IRD
Institut de Recherche pour le
Développement
IRD (ex ORSTOM)

Dec. 1999

L'émission de méthane par les sols : mécanismes, intensité et régulation

Pierre ROGER*, Jean LE MER, Catherine JOULIAN

Résumé: L'émission de CH_4 par les sols est la résultante d'activités microbiennes antagonistes mais interdépendantes. Le CH_4 produit dans les zones anaérobies des sols submergés par la microflore méthanogène peut être réoxydé en CO_2 par une microflore méthanotrophe dans les zones aérobies des sols submergés et dans les sols exondés. Les sources de CH_4 sont essentiellement les sols submergés; toutefois la majorité (60 à > 90%) du CH_4 produit dans les zones anaérobies de ces sols est réoxydée dans les zones aérobies. Les sols continuellement exondés consomment le CH_4 atmosphérique, mais les activités sont très faibles, difficiles à mesurer et les micro-organismes impliqués ne sont pas caractérisés.

Les émissions de CH_4 par les sols submergés (rizières, zones marécageuses, sols d'estuaires, tourbières) s'expriment en $\text{mg CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ avec une médiane inférieure à $10 \text{ mg CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Les consommations de CH_4 des sols continuellement exondés ne dépassent qu'exceptionnellement $0,1 \text{ mg de CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Cette consommation décroît des sols de forêt aux sols de prairie et aux sols cultivés.

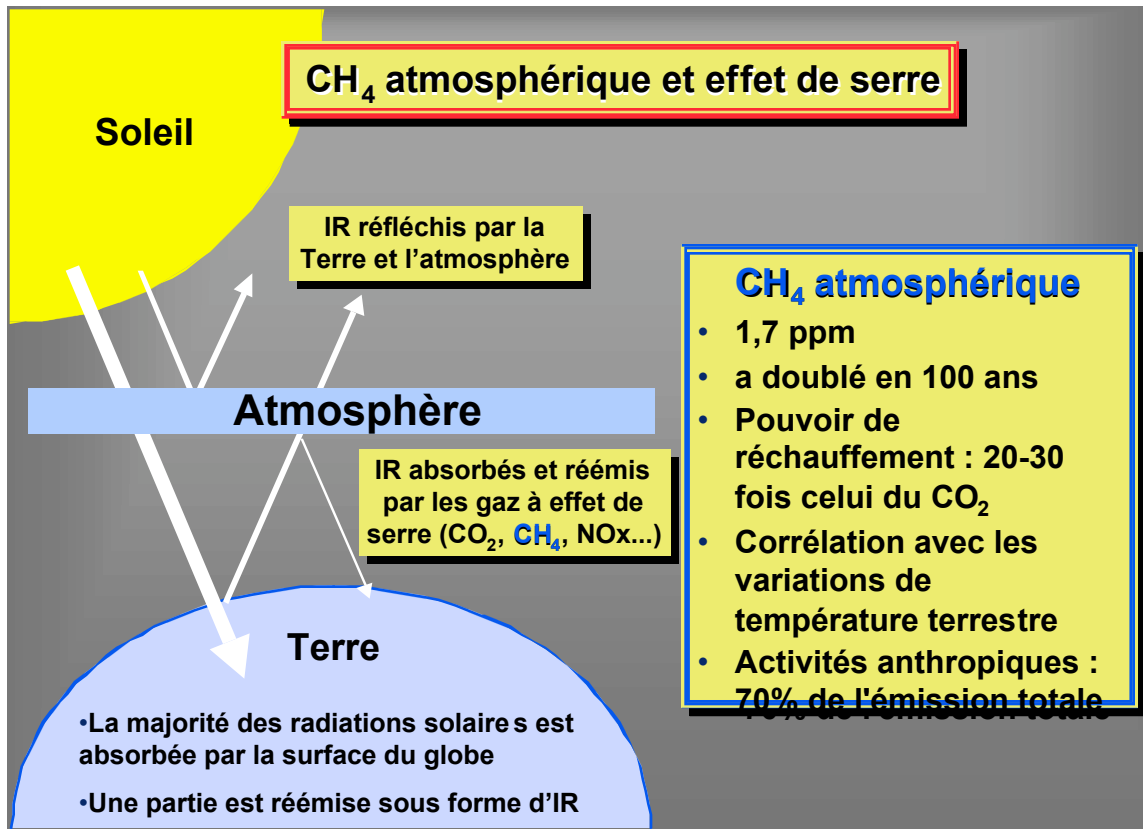
Les facteurs qui favorisent l'émission de CH_4 par les sols agricoles sont principalement la submersion et l'utilisation d'engrais organiques. L'introduction d'à-secs dans le cycle cultural est la méthode la plus efficace pour réduire l'émission de CH_4 par les rizières. Le potentiel méthanotrophe des sols exondés cultivés est principalement affecté par l'apport d'azote ammoniacal.

Mots clé: CH_4 , sols, production, consommation, émission, revue.

Laboratoire de Microbiologie IRD, Université de Provence, ESIL, Case 925, 163 Avenue de Luminy F-13288, Marseille Cedex 9, FRANCE. Tel.: 04 91 82 85 71; E-Mail: rogerpa@esil.univ-mrs.fr

1. INTRODUCTION

Le CH_4 a une concentration moyenne de 1,7 ppm et un temps de résidence d'environ 10 ans dans l'atmosphère. Sa forte capacité à absorber les infrarouges lui donne un pouvoir de réchauffement 20 à 30 fois supérieur à celui du CO_2 . Il est considéré, après le CO_2 et les CFCs, comme le troisième gaz responsable du réchauffement du globe. Des carottages dans la calotte glaciaire ont montré une augmentation de la concentration atmosphérique du CH_4 liée aux activités anthropiques et ont permis d'estimer les émissions à 180 Tg/an au 15^{ème} siècle ($1 \text{ Tg} = 10^{12} \text{ g}$) et 200 Tg/an au début du 18^{ème} (Khalil et Rasmussen 1994). Les estimations de l'IPCC pour 1994 sont de 535 Tg CH_4 avec une accumulation de 37 Tg.

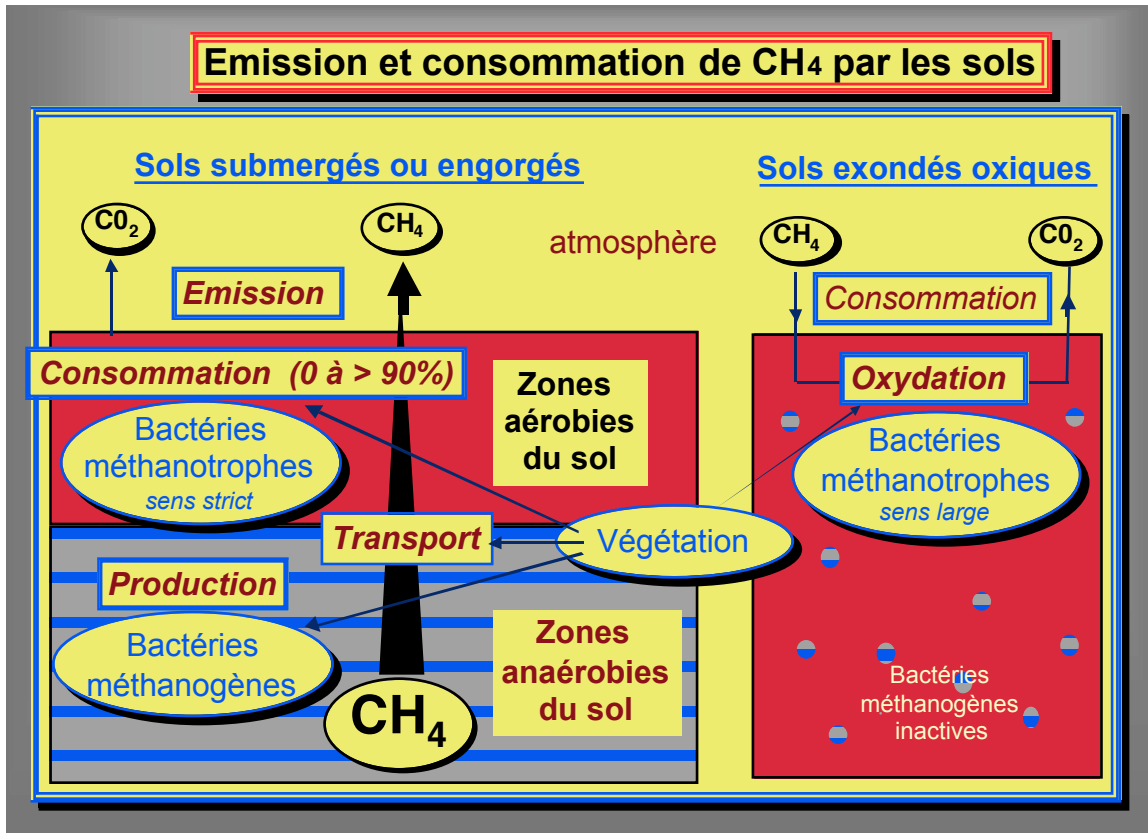


Diapo 1

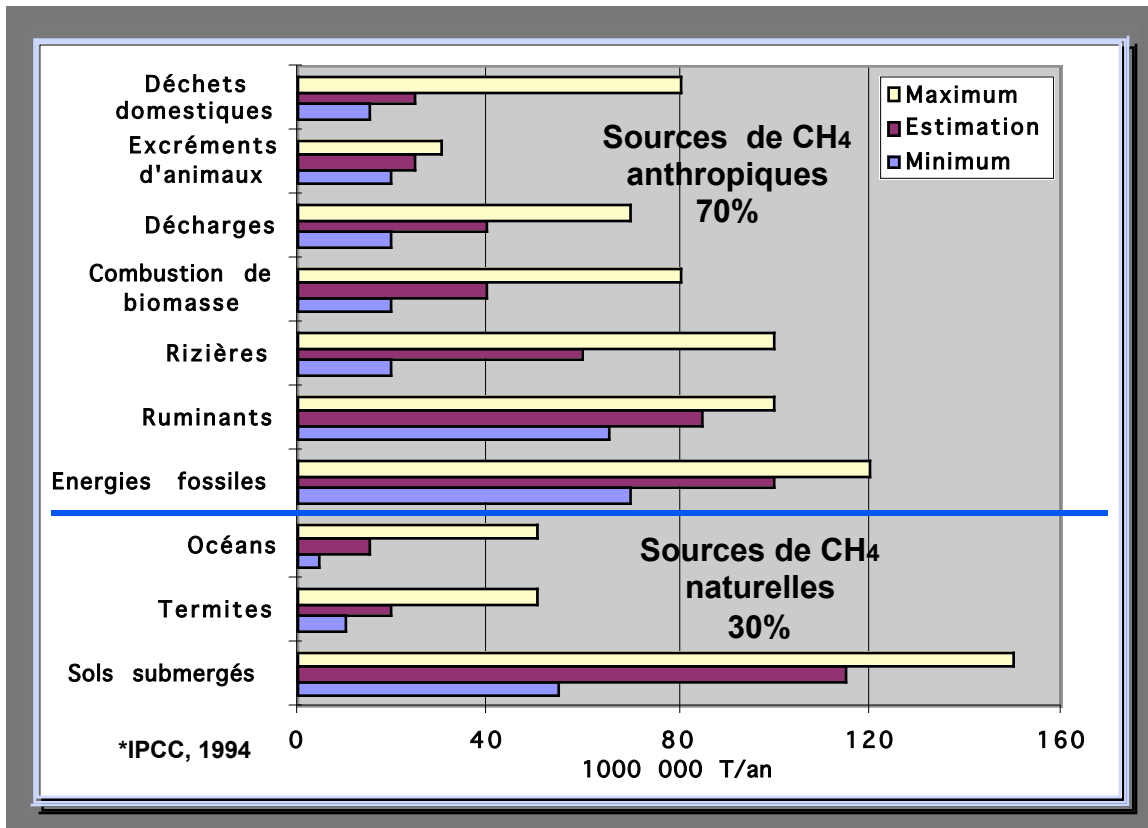
Le CH_4 atmosphérique est pour 70-80% d'origine biologique. Il est produit lors de la digestion anaérobie de la matière organique. Son émission par les sols résulte d'activités microbiennes antagonistes mais interdépendantes: la production dans des zones anaérobies par les méthanogènes et la reoxydation en CO_2 dans des zones aérobies par les méthanotrophes.

Les sols inondés sont la principale des sources naturelles de CH_4 , responsables d'environ 30% de l'émission totale. Environ 70% des émissions de CH_4 sont d'origine anthropique. Les ruminants domestiques et les rizières responsables de 20 à 50% des émissions totales, font de l'agriculture la principale source de CH_4 anthropique (IPCC 1994). En raison de son importance économique et de son fort potentiel d'émission de CH_4 , la rizière est l'écosystème le plus étudié. Sur la base d'une émission annuelle de 60 Tg de CH_4 par les rizières, la production d'un kg de riz correspond à l'émission de 120g de CH_4 .

Le principal puits de CH_4 est la troposphère où il est éliminé par oxydation par les radicaux hydroxyles. Il réagit aussi avec le chlore provenant des CFCs dans la stratosphère. Les sols oxiques constamment exondés, exposés à des concentrations atmosphériques de CH_4 , sont le second puits de CH_4 atmosphérique; la méthanotrophie y est faible mais en raison de leur grande superficie, ils consommeraient par an environ 10% du CH_4 atmosphérique (Topp et Pattey 1997).



Diapo 2



Diapo 3

Le rôle des sols comme source et puits de CH_4 a été discuté dans des synthèses générales (Tyler, 1991, Nedwell 1996, Topp et Pattey 1997), ou portant sur les rizières (Minami 1995, Neue 1997) et les forêts et sols cultivés tempérés (Stuedler et coll 1996).

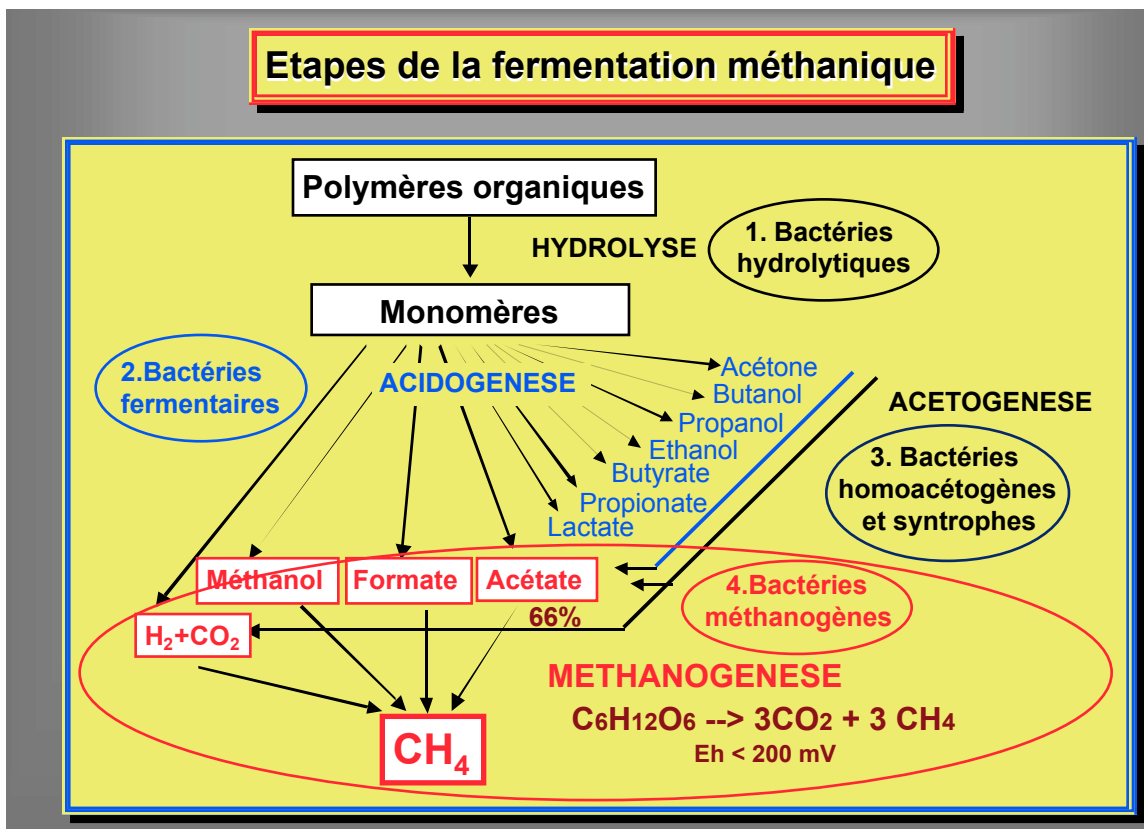
2. MECANISMES ET MICROFLORES IMPLIQUEES

2.1. Méthanogénèse

La minéralisation des polymères biologiques dans les environnements anoxiques se fait par fermentation méthanique et conduit à la libération de CH_4 et de CO_2 . Cette transformation, résumée par la réaction: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 \rightarrow 3\text{CO}_2 + 3\text{CH}_4$, nécessite les actions successives de quatre populations microbiennes: (1) une microflore hydrolytique aérobie, anaérobie facultative ou stricte qui transforme des polymères en monomères (glucides, acides gras, acides aminés); (2) une microflore fermentaire acidogène anaérobie facultative ou stricte qui produit des acides gras volatils et organiques, des alcools, de l' H_2 et du CO_2 à partir des monomères et des intermédiaires de fermentation (3); une microflore syntrophique ou homoacétogène qui produit de l'acétate à partir de certains de ces métabolites, et (4) la microflore méthanogène sensu stricto qui nécessite une anaérobiose stricte et de faibles potentiels d'oxydo-réduction ($\text{Eh} < -200 \text{ mV}$) et utilise un petit nombre de substrats simples ($\text{H}_2 + \text{CO}_2$, acétate, formate, méthanol, méthylamines, diméthylsulfure et des alcools) pour produire du CH_4 (Garcia 1998).

Dans les sols et les sédiments, environ 66% du CH_4 est produit à partir de l'acétate. Le reste résulte de la réduction du CO_2 par H_2 (Takai 1970) et éventuellement du méthanol issu de la dégradation des pectines des algues (Schink et Zeikus 1980).

Les méthanogènes sont probablement ubiquistes dans les sols. La méthanogénèse peut être rapidement initiée dans les sols de forêt et les sols arables par submersion (Mayer et Conrad 1990). Dans les rizières, les densités de méthanotrophes ne semblent que peu affectées par les alternances dessiccation-submersion (Mayer et Conrad 1990) et varient peu au cours du cycle cultural (Joulian et coll 1997).



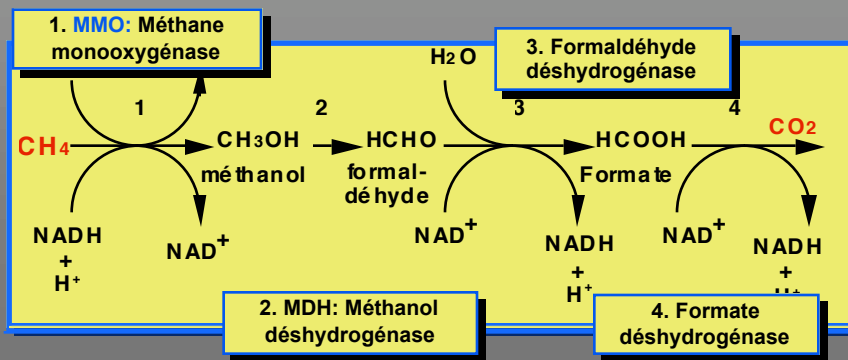
Groupes trophiques de bactéries méthanogènes (26 genres > 60 spp)

	Cocci (15)	Bâtonnets (9)	Bâtonnets engainés (1)	Sarcines (1)
Hydrogéntrophes (H ₂ + CO ₂)	majorité	majorité	aucun	peu
Formatrophes (Formate)	<i>Tous les formatrophes sont hydrogéntrophes</i>			
	plusieurs	plusieurs	aucun	aucune
Acétotrophes (Acétate)	2 espèces	aucun	tous	toutes
Méthylotrophes (Composés méthylés)	4 genres	aucun	aucun	toutes
Alcoolotrophes (2-butanol, 2-propanol...)	<i>Pas de formes strictes</i>			
	peu	peu	aucun	peu

Diapo

Bactéries méthanotrophes

- Aérobie
- Possèdent la pMMO membranaire et certaines la sMMO soluble
- Utilisent les composés en C₁ comme seule source de C et d'énergie
- Ubiquistes dans les sols et la rhizosphère des plantes aquatiques
- *Methylo- cystis, monas, coccus, bacter ...*



2.2. Méthanotrophie

Il existe deux formes d'oxydation du CH₄ dans les sols (Conrad et Rothfuss 1991, Bender et Conrad 1992). La première, dite de forte affinité, a lieu à des concentrations en CH₄ voisines de celles de

l'atmosphère. Elle est apparemment ubiquiste dans les sols oxiques n'ayant pas été exposés à de fortes concentrations de NH_4^+ (Topp et Hanson 1991). Cette activité est faible et s'exprime en $\text{g CH}_4 \text{ ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$. Les populations bactériennes responsables ne sont pas identifiées (Bender et Conrad 1992)

La seconde forme d'oxydation, dite de faible affinité, a lieu à des concentrations en CH_4 supérieures à un seuil de 11- 40 ppm (Conrad et Rothfuss 1991). Elle est le propre des bactéries dites méthanotrophes (Whalen et coll 1990, King et coll 1990) présentes dans les sols dont le pH est supérieur à 4,4 (Topp et Hanson 1991) et qui utilisent le CH_4 comme seule source de C et d'énergie.

Les deux grands types d'oxydation du CH_4

- **Oxydation du CH_4 de forte affinité**
 - Agit aux concentrations atmosphériques de CH_4 (seuil 10-40 ppmv)
 - Consomme le CH_4 atmosphérique
 - Ubiquiste dans les sols exondés non exposés à $\text{NH}_4\text{-N}$
 - Faible activité ($\text{g CH}_4 \text{ ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$)
 - Microorganismes impliqués: inconnus
- **Oxydation du CH_4 de faible affinité**
 - = méthanotrophie au sens strict
 - Agit aux concentrations de CH_4 supérieures à 10-40 ppmv
 - sols méthanogènes (rizières, marécages, décharges ...)
 - sols incubés sous méthane
 - Forte activité ($\text{kg CH}_4 \text{ ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$)
 - Microorganismes impliqués: méthanotrophes

La disponibilité en O_2 est le facteur limitant leur activité. Dans les sols submergés, les méthanotrophes se développent dans l'horizon oxydé du sol, dans la rhizosphère aérobie des plantes à aerenchyme, à l'intérieur des racines et à la base des tiges des plantes aquatiques (King et coll 1990) dont le riz (Bosse et Frenzel 1997). La méthanotrophie de faible affinité se développe in situ dans les sols méthanogènes (rizières, tourbières, décharges..) où la concentration du CH_4 dans l'eau intersticielle ou dans l'atmosphère des zones aérobies (premiers centimètres du sol) est supérieure au seuil de 11- 40 ppm (Bender et Conrad 1992). Cette activité se développe également dans les sols oxiques incubés sous une atmosphère artificiellement enrichie en CH_4 (Bosse et Frenzel 1997). Les activités méthanotrophes de faible affinité portent sur des concentrations en CH_4 très supérieures à la concentration atmosphérique, sont élevées et s'expriment en $\text{kg CH}_4 \text{ ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$.

2.3. Relations entre méthanogènes et méthanotrophes

Méthanogènes et méthanotrophes sont ubiquistes dans les sols de rizière (Escoffier et coll 1997; Jouliau et coll. 1997) et probablement dans la majorité des sols. Leurs populations se maintiennent en conditions défavorables, lors d'à-secs pour les méthanogènes anaérobies et lors de submersions pour les méthanotrophes aérobies. Méthanogènes et méthanotrophes coexistent dans les rizières où leurs densités sont corrélées. Les densités des méthanotrophes cultivables et la méthanotrophie potentielle sont généralement supérieures aux densités de méthanogènes cultivables et à la méthanogénèse potentielle (Jouliau et coll. 1997).

Dans les sols submergés (rizières et marécages), un très fort pourcentage du CH₄ produit dans les zones anaérobies est réoxydé dans les zones aérobies (Oremland et Culbertson, 1992, Sass et coll 1992) et les variations d'émission sont attribuées majoritairement aux variations de méthanotrophie (King et coll 1990). Dans les rizières, suivant la période du cycle cultural et les conditions d'irrigation, entre 0 et 97% du CH₄ produit est réoxydé par les méthanotrophes. L'oxydation rhizosphérique est quantitativement la plus importante et varie selon le stade de développement du riz (Denier van der Gon 1996). Environ 80 à 90% du CH₄ diffusant à travers l'interface oxydé sol-eau est consommé par les méthanotrophes (Conrad et Rothfuss 1991). Au moment des pics de production et sous irrigation continue, environ 70 % du CH₄ produit est oxydé (Sass et coll 1992).

2.4. Le transfert du méthane du sol à l'atmosphère

Dans les sols submergés non végétalisés, le transfert du CH₄ vers l'atmosphère se fait par diffusion et sous forme de bulles. Dans les sols végétalisés et en particulier dans les rizières, ces mécanismes deviennent minoritaires et la majeure partie du CH₄ s'échappe à travers les plantes dont les lacunes aërifères au niveau des feuilles, des tiges et des racines permettent les échanges gazeux entre le sol et l'atmosphère (Schütz et coll 1989b). L'émission vers l'atmosphère se fait par transfert passif au niveau de micropores sur les feuilles (Nouchi et coll 1994). Elle diffère avec les variétés de riz (Shao & Li 1997) sans doute à cause de différences morphologiques de l'aérenchyme et de la porosité des racines (Singh S. et coll 1998). Similairement, dans les marécages des zones tempérées, les plantes aquatiques à aérenchyme sont responsables d'environ 90% du transfert du CH₄ vers l'atmosphère (Whitting et Chanton 1992). Des variations nyctémérales de l'émission peuvent être observées en relation soit avec l'ouverture des stomates (*Scirpus* sp.), soit avec des phénomènes de convection liés à la température (*Phragmites* sp., *Oryza sativa*) (Vandernat et coll 1998).

3. METHODOLOGIES

La production de CH₄ est généralement estimée à partir de sol incubés en anaérobiose. La consommation de CH₄ in situ est généralement estimée en chambre close statique. Il existe d'autres méthodes telles que l'utilisation du radon comme traceur (Duenas et coll 1994) et celle du méthylfluoride (CH₃F) qui inhibe l'oxydation du CH₄ et permet de quantifier in situ production et consommation (Oremland et Culbertson 1992). Le potentiel méthanotrophe est estimé par incubation dans un dispositif clos sous atmosphère enrichie en CH₄ (20% V/V) (Le Mer et coll 1996). L'interprétation des mesures de méthanotrophie nécessite la connaissance des conditions d'incubation car la préincubation du sol sous atmosphère enrichie en CH₄ induit une augmentation exponentielle de cette activité. On observe des rapports de 10 à 200 entre les activités de sols de rizière réhumectés après dessiccation et préincubés à des concentrations en CH₄ de quelque ppmv (forte affinité) et ceux préincubés à des concentrations supérieures (faible affinité) (Bender et Conrad 1992).

L'émission in situ de CH₄ par un sol est généralement estimée par la méthode de la chambre close statique (Schutz et Seiler 1989). Une alternative est celle de la chambre "ouverte" dans laquelle on fait circuler un courant gazeux de composition connue.

La forte variabilité des mesures est un problème majeur. Les résultats doivent être relativisés en fonction des échelles spatiales et temporelles et de la sensibilité des méthodes, surtout pour les mesures de CH₄ aux concentrations atmosphériques (Topp et Pattey 1997).

Une forte variabilité spatiale est caractéristique des activités microbiennes telluriques. Dans le cas de l'émission de CH₄, la variabilité est accrue par l'hétérogénéité des voies de diffusion. Les mesures de flux de CH₄ dans des sols danois temporairement inondés ont des coefficients de variations de 166 à 1787 % (Ambus et Christensen 1995). Une revue bibliographique (Minami 1995) présente 127 estimations d'émission de CH₄ par des rizières (36 références). Les valeurs vont de 0 à 80 mg CH₄ m⁻² h⁻¹. L'étude des données montre une distribution log-normale (cv = 94%) avec une médiane de 9,6 mg CH₄ m⁻² h⁻¹ et un intervalle de confiance à 95% de - 27% et +37%.

L'émission de CH₄ présente des variations journalières parfois très importantes. La concentration de CH₄ dans l'air au dessus d'une rizière peut passer de 23 ppmv en début de journée à 1.75 ppmv en cours de journée (Seiler et coll 1984). Au cours du cycle cultural du riz, l'émission varie avec la disponibilité des substrats, l'Eh du sol, les pratiques culturales et la croissance du riz. On observe des pics (1) après incorporation de MO, (2) durant la phase de reproduction en relation avec une exsudation accrue, (3) à la fin du cycle en relation avec la sénescence et l'exfoliation racinaire accrue et (4) après la récolte lorsque la dessiccation du sol et la formation de fentes de retrait libère le CH₄ piégé sous forme de bulles. Le plus souvent, l'émission de CH₄ est plus élevée durant la seconde moitié du cycle (Huang et coll 1997, Singh et coll 1998).

Les estimations de flux de CH₄ nécessitent donc un nombre de répétitions élevé et des mesures intégrées à des intervalles de temps rapprochés. Pour obtenir in situ une précision de 10% sur des estimations de flux gazeux supérieurs à 0.15 mg m⁻² jour⁻¹ (CO₂ ou CH₄) avec la méthode de la chambre statique, entre 7 et 452 dispositifs sont nécessaires suivant les sites (Lessart et coll 1994).

4. ESTIMATIONS DES ACTIVITES DANS DIFFERENTS TYPES DE SOLS

Les estimations présentées dans cette section sont obtenue à partir de données collectées dans 57 références présentant des valeurs individuelles ou agrégées.

4.1. Méthanogénèse

Les données sur la production de CH₄ concernent principalement des mesures sur de petits échantillons de sols de rizière (n = 45) dont les valeurs sont comprises entre 0 et 78 kg CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹. Dans les sols de rizière enrichis en paille (n=22), ces valeurs montent jusqu'à 128 kg CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹. Les données sur les marécages et tourbières (n=5) sont comprises entre 0 et 50 kg CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹.

4.2. Méthanotrophie

Les valeurs correspondant à une méthanotrophie de forte affinité, mesurée dans des sols exondés, ont des médianes inférieures à 10g CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹. Les sols de forêt sont probablement les puits de CH₄ les plus efficaces; leur activité méthanotrophe parfois élevée peut en partie s'expliquer par une activité méthanogène significative à partir des litières (Keller et coll 1986). Les valeurs les plus faibles sont obtenues dans les sols cultivés (Tableau 1).

Les sols qui ont le potentiel le plus élevé pour la méthanotrophie sont originaires de sites fréquemment inondés ou engorgés et où une activité méthanogène significative est ou a pu se mettre en place (Nesbit et Brittenbeck 1992) et a engendré une activité méthanotrophe de faible affinité qui se chiffre parfois en kg CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹. Il s'agit de sols de rizière, de tourbière et de décharge (Whalen et coll 1990). Ces sols sont généralement des sources de CH₄ malgré leur fort niveau de méthanotrophie.

Tableau 1: Méthanotrophie dans différents types de sols (g CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹)

Environnement	Nb de données	Mini	Maxi	Médiane
Sols cultivés	13	0,00	866	5,5
Sols de prairie	7	1,75	485	6,5
Sols exondés non cultivés	6	0,10	228	8,3
Sols de forêt	17	0,16	1659	9,9
Sols submergés	9	0	7 x 10 ⁵	172
Sols de couverture de décharge	3	7 x 10 ⁴	1,7 x 10 ⁶	4,5 x 10 ⁵

4.3. Emission de méthane

Tableau 2: Emission de CH₄ dans différents types de sols (g CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹)

Environnement	Nb de données	Mini	Maxi	Médiane
Sols exondés temporairement engorgés	5	0	216	3
Environnement dulçaquicoles non végétalisés	5	0	10 x 10 ³	3 x 10 ³

Environnements marécageux	11	0	17 x 10 ⁵	720
Tourbières	4	6	2 x 10 ⁵	433
Rizières	23	1	29 x 10 ⁵	3 x 10 ⁵

Les émissions dans les sols exondés temporairement engorgés sont de l'ordre de quelque g CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹. Dans les sols submergés, les émissions les plus fortes (médiane: 3kg CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹) sont observées dans les rizières où la biomasse végétale importante fournit les substrats de la méthanogénèse et favorise le transfert du CH₄, et dans les environnement dulçaquicoles non végétalisés où l'absence de végétation entraîne une méthanotrophie réduite et une émission importante sous forme de bulles. Dans les environnement marécageux, on observe des émissions dont la médiane est de 700 g ha⁻¹ jour⁻¹. Les émissions sont plus faibles dans les tourbières acides (médiane: 700 g ha⁻¹ jour⁻¹) (Tab. 2).

5. LES FACTEURS QUI AFFECTENT L'EMISSION DE METHANE

Les facteurs qui influencent l'émission de CH₄ par les sols sont ceux qui conditionnent (1) la diffusion des gaz, et par suite les conditions d'oxydo-réduction (O₂) et de transfert du CH₄, en particulier la teneur en eau, la nature des argiles et la végétation, (2) les activités microbiennes en général : température, pH, Eh, disponibilité du substrat, propriétés physico-chimiques des sols, (3) la méthanogénèse, en particulier la compétition avec la dénitrification et la sulfato-réduction et (4) l'activité de la méthane-monooxygénase: teneurs en O₂, CH₄, ammonium, nitrate, nitrite et cuivre ...

5.1. Propriétés physico-chimiques des sols

5.1.1. Teneur en eau

L'engorgement permet la mise en place de la méthanogénèse dans les sols submergés et les horizons inférieurs des sols humides. Dans les zones humides, l'émissions de CH₄ diminue rapidement avec la profondeur de la nappe phréatique (Moore et Dalva 1993) et augmente avec l'abondance des plantes enracinées à aërenchyme, ces deux facteurs étant intercorrélés (Klinger et coll 1994, Shannon et White 1994). Les sols de prairie et des sols cultivés bien drainés peuvent, lorsqu'il sont temporairement engorgés, devenir des sources de CH₄ (Wang et Bettany 1995).

Dans les sols exondés, la méthanotrophie augmente jusqu'à une valeur voisine de la capacité au champ puis diminue rapidement lorsque la teneur en eau du sol augmente et que les transferts gazeux diminuent (Le Mer et coll 1996, Lessard et coll 1994, Sitaula et al, 1995).

Les méthanotrophes conservant leur viabilité en anaérobiose, les sols alternativement submergés et exondés peuvent avoir une forte activité méthanotrophe une fois drainés (Ambus et Christensen 1995).

5.1.2. Disponibilité en oxygène et Eh du sol

Dans les environnements méthanogènes la disponibilité en O₂ est le principal facteur limitant la méthanotrophie car les méthanotrophes y sont toujours présentes (Joulian et al 1997) à des densités peu affectées par l'état d'oxydation du sol. Les taux de méthanotrophie dans la rizière suivent l'ordre: rhizosphère, racines comprises > sol de surface > sol non rhizosphérique (Kumaraswamy et coll 1997). Dans les marécages de Floride, la méthanotrophie est significative dans les sols de tourbière qui permettent une bonne diffusion des gaz, alors qu'elle est négligeable dans les sols compacts de manière (King et coll 1990).

Une baisse de l'Eh favorise l'émission de CH₄ (1) en augmentant la méthanogénèse, (2) en réduisant la méthanotrophie par diminution de la taille des racines et (3) en augmentant le transfert des gaz à travers les plantes en favorisant la formation d'aërenchyme; une diminution de l'Eh de -200 à -300mV agmente de 10 fois la production et 17 fois l'émission de CH₄ (Kludze et Delaune 1995).

5.1.3. Teneur en matière organique

L'intensité des processus de réduction en sol submergé est liée à la teneur en matière organique (MO) et à la nature et la disponibilité des accepteurs d'électrons. L'Eh d'un sol de rizière riche en Fe actif et en MO peut atteindre -200 mV en moins de 15 jours (Neue et Roger, 1994). A condition de considérer des échantillons homogènes de sols (sols non salins [Garcia et coll 1974], sols à fort potentiel méthanogène [Wang et coll 1993b]), on observe très généralement une corrélation positive entre le potentiel méthanogène et la teneur en MO du sol (Yagi et Minami 1990).

5.1.4. pH

L'activité des méthanogènes telluriques, optimale au voisinage de la neutralité (Garcia, 1998) est très sensible aux variations de pH du sol (Wang et coll 1993a). Les méthanotrophes sont plus tolérantes aux variations de pH que les méthanogènes (Dunfield et coll 1993) mais sont également sensibles à l'acidification du milieu (Hütsch et coll 1994). Une adaptation des deux activités aux milieux acides est possible. Production et consommation de CH₄ dans des tourbières tempérées et subarctiques (pH 3,5 à 6,3) montrent des optima de 5,5 à 7.0 pour la méthanogénèse et de 5.0 à 6.5 pour la méthanotrophie (Dunfield et coll 1993). Les techniques d'écologie moléculaire employées dans des tourbières (pH < 4,7) montrent la présence de méthanotrophes acidophiles non cultivables sur les milieux classiques (Mc Donald et coll 1996).

5.1.5. Texture et minéralogie du sol

Dans les sols submergés, la texture intervient sur (1) la mise en place de l'anaérobiose nécessaire à la méthanogénèse, (2) la protection de la MO vis à vis de la décomposition, (3) le transfert et le piégeage du CH₄ produit dans le sol et (4) l'épaisseur du sol oxydé hébergeant les méthanotrophes.

Les sols argileux, mal drainés et aptes à l'anaérobiose, ne sont pas systématiquement les plus favorables à l'émission de CH₄ car certaines argiles protègent la MO de la minéralisation et une forte teneur en argile, favorisant la rétention de bulles de CH₄ dans le sol, diminue son émission (Sass et Fisher, 1994). Les sols de rizières riches en argiles gonflantes sont plus favorables à la méthanogénèse que les sols sableux, limoneux ou riches en kaolinites. Dans ces derniers, la densité augmente après la submersion, ralentissant les variations de pH et de Eh et la décomposition de la MO (Neue et coll 1990). L'émission de CH₄ est nettement plus forte dans un sable limoneux calcaire que dans un sol argileux (Denier van der Gon 1996). Dans les rizières sableuses du Texas, les émissions saisonnières de CH₄ (15 à 36 g m⁻²) augmentent avec la teneur en sable (19% à 32.%) (Sass et coll 1994).

5.1.6. Propriétés chimiques

Une forte teneur en Fe et Mn des sols, permettant une diminution rapide de l'Eh après submersion, favorise la méthanogénèse (Wang et coll 1993, Joulian et coll 1997) alors qu'une forte teneur en P assimilable favorise la méthanotrophie (Joulian et coll 1997). Dans les sols de rizières sulfatés et sulfatés acides, la compétition entre méthanogènes et sulfato-réducteurs pour l'H₂, et la plus faible productivité du riz, sont la cause d'une émission de CH₄ dix fois plus faible (2-4 mg m⁻² h⁻¹) que dans des sols non sulfatés (20-30 mg m⁻² h⁻¹) (Yagi et coll 1994). La salinité affecte plus la méthanotrophie que la méthanogénèse (Denier van der Gon 1996).

5.2. Facteurs climatiques

Méthanogènes et méthanotrophes ont des optima de température entre 30 et 40°C. La diminution de la température du sol réduit rapidement l'activité des méthanogènes et des autres bactéries impliquées dans la fermentation méthanique (Conrad et coll 1987). La méthanotrophie montre des tolérances plus étalées à la température que la méthanogénèse (Dunfield et coll 1993).

Dans les sols submergés des régions froides et tempérées, les variations saisonnières d'émission de CH₄ sont corrélées avec la température du sol (Klinger et coll 1994, Pulliam 1993). L'émission de CH₄ par des marécages et tourbières du Canada augmente de 6,6 fois entre 10 et 23 °C (Moore et Dalva 1993). Toutefois on observe encore des émissions significatives (3 à 49 mg CH₄ m⁻² jour⁻¹) dans des environnements engorgés sous la neige (Dise 1992).

Dans les sols exondés de forêt tempérée, la méthanotrophie ne montre pas de variations entre 10 et 30°C (King et Adamsen 1992), elle peut être affectée entre - 5 et 10 °C (Castro et coll 1995) mais ne s'annule pas à des températures moyennes inférieures à 1°C (Sitaula et coll 1995).

5.3. Rôle de la végétation dans les sols submergés

Dans les rizières, la présence de riz augmente de 4 à 5 fois l'émission de CH₄ (Lindau et Bollich 1993). La quantité de CH₄ émise au cours du cycle cultural est corrélée positivement avec la biomasse végétative aérienne et les paramètres du rendement (Singh S. et coll 1998). Le C émis sous forme de CH₄ correspond respectivement à environ 3% et 4,5% du C photosynthétique chez les variétés de riz à faible ou fort potentiel d'émission de CH₄ (Huang et coll 1997).

Dans les zones marécageuses, les plantes à aérénchyme favorisent l'émission en permettant le transfert du CH₄ alors que les plantes sans aérénchyme réduisent son émission, en partie par oxydation

rhizosphérique. Dans les zones colonisées par une végétation enracinée, la proportion de CH₄ dans le biogaz est plus faible (42-45%) que dans les zones sans végétation (60%), (Sorrell et Boon 1992) et les émissions de CH₄ sont de 3 à 30 fois inférieures à celle des zones végétalisées adjacentes (Hamilton et al 1994), ce qui confirme le rôle de la rhizosphère dans l'oxydation du CH₄. Dans des tourbières, avec une nappe phréatique à -20 cm, on observe une faible consommation de CH₄ dans les zones de broussailles et une émission dans les zones colonisées par des plantes à aerenchyme (Shannon et White 1994). De même, dans les toundras engorgées on observe pas d'émission de CH₄ en l'absence de végétation vasculaire, montrant le fort potentiel méthanotrophe de la couche aérobie supérieure de ces sols (Torn et Chapin 1993).

Les variations saisonnières de l'émission de CH₄ dans les écosystèmes tempérés submergés ou engorgés sont liées aux cycles végétatifs des plantes à aerenchyme et de la végétation flottante non enracinée qui affecte l'oxydation du CH₄ (Kelley et coll 1995). Dans ces environnements, l'éclaircissement, en permettant une photosynthèse benthique, augmente l'épaisseur du sol oxydé, donc l'oxydation du CH₄ (King et coll 1990).

Dans les sols submergés, l'émission de CH₄ est corrélée positivement avec la productivité végétale nette dont environ 3% est réémis sous forme de CH₄. L'augmentation de la concentration du CO₂ atmosphérique, en augmentant la productivité des écosystèmes, devrait également augmenter l'émission de CH₄ par les écosystèmes méthanogènes (Whiting et Chanton 1993).

5.4. Pratiques culturales

5.4.1. Effet de la gestion de l'eau dans les rizières

La riziculture sous eau est la plus développée car plus productive (jusqu'à 10 t ha⁻¹) qu'en sol exondé (0,5 à 4 t ha⁻¹). De nombreuses études montrent une diminution de 60% à plus de 90% de l'émission de CH₄ quand les rizières sont drainées une ou plusieurs fois au cours du cycle cultural (Sass et coll 1994, Neue et coll 1996, Bronson et coll 1997, Kanno et coll 1997, ...). De courts drainages induisent la formation de sulfate et de fer ferrique qui entraînent une compétition pour l'H₂ entre méthanogènes d'une part et les sulfato-réducteurs et ferro-réducteurs d'autre part, et qui se traduit par une inhibition persistante de la méthanogénèse après resubmersion (Ratering et Conrad 1998).

La gestion de l'eau entre cultures est aussi un facteur important. Une rizière laissée en jachère sèche émet moins de CH₄ pendant la culture suivante qu'une jachère inondée (Trolldenier, 1995).

5.4.2. Fertilisants organiques

Dans les rizières, la majorité des études montrent qu'un apport de MO multiplie l'émission de CH₄ par des facteurs de <2 à >9 (Bronson et coll 1997, Kanno et coll 1997; Lindau et Bollich 1993). La production et l'émission de CH₄ diminuent avec le C/N du matériel incorporé.

Dans des sols cultivés oxiques et des sols de forêt, l'incorporation d'engrais vert peut réduire la méthanotrophie de 40% (Nesbit et Breitenbeck 1992). Par contre les expériences de longue durée (140 ans) de la station de Rothamsted (UK) ne montrent pas d'effet inhibiteur à long terme d'une fertilisation à base de fumier (Hutsch et coll 1993).

5.4.3. Fertilisants minéraux

Dans les rizières, la fertilisation minérale, en augmentant la biomasse du riz, augmente l'émission de CH₄. Les effets dépendent ensuite du type d'engrais, de la quantité utilisée et du mode d'application. L'apport de nitrates et de sulfates provoque une compétition en défaveur des méthanogènes. En présence de sulfates, H₂ et l'acétate sont utilisés préférentiellement par les bactéries sulfato-réductrices. En présence de nitrates, H₂ est utilisé préférentiellement par les bactéries dénitrifiantes. Par rapport à une rizière non fertilisée, l'augmentation d'émission de CH₄ résultant de l'augmentation de la biomasse du riz par les engrais minéraux est maximale avec de l'urée, intermédiaire avec du nitrate de potassium et minimale avec du sulfate d'ammonium (Lindau 1994). De nombreuses expériences indiquent que le sulfate d'ammonium diminue les émissions de 20 à 60% par rapport à l'urée (Kimura et coll 1992; Lindau, 1994, Bronson et coll 1997, Cai et Coll 1997). La combinaison engrais organique-sulfate d'ammonium permet de réduire de 58% l'émission observée avec un engrais organique utilisé seul et augmente les rendements de 32% (Shao et Li 1997).

Une émission plus marquée lorsque les fertilisants azotés sont épandus en surface peut être due en partie à une inhibition de la méthanotrophie par l'ammonium (Conrad et Rothfuss, 1991).

Le sulfate de calcium utilisé pour restaurer la fertilité de sols de rizières salins ou alcalins, diminue l'émission de CH₄ de 30 à - 70% pour des apports de 1 à 10 t ha⁻¹ (Lindau et coll 1998). Cette inhibition semble être indépendante de la fertilisation azotée et s'observe dans des rizières recevant de l'urée ou un engrais vert (Denier van der Gon 1996). Par contre, l'addition de sulfate peut se révéler néfaste pour le riz, en favorisant la sulfato-réduction.

Dans les sols exondés, l'application d'azote minéral se traduit souvent par un effet inhibiteur de l'oxydation du CH₄ atmosphérique. L'inhibition varie en fonction de la nature des engrais

Une inhibition partielle ou totale par l'ammonium est rapportée par de nombreux auteurs, dans des sols cultivés (Conrad et Rothfuss 1991; Kightley et coll 1995; Kumaraswamy et coll 1997; Hütsch et coll 1994 ...), des sols de forêt (Castro et coll 1995, Sitaula et al 1995) et des sols de décharge (Kightley et coll 1995). Cette inhibition agit par compétition entre le CH₄ et l'ammonium et par accumulation de nitrite toxique (King et Schnell 1994). Elle persiste après l'arrêt de la fertilisation (Nesbit et Breitenbeck 1992, Hütsch et coll 1994). Dans les sols de forêt, on observe également une corrélation négative entre l'oxydation du CH₄ et la teneur en N assimilable (Sitaula et al 1995). L'urée, qui est ammonifiée, exerce aussi des effets inhibiteurs significatifs, par exemple de 5 à 20 fois dans des sols de pinède (Castro et coll 1994). Dans des sols de tourbière drainés et fertilisés, on observe une inhibition rapide de la méthanotrophie avec un effet plus marqué du NH₄Cl que du KNO₃ et de l'urée (Crill et coll 1994). Dans les sols cultivés, une fertilisation à base de nitrates ne semble pas affecter l'oxydation du CH₄ atmosphérique (Hütsch et coll 1994, Willison et al 1995, Nesbit et Breitenbeck 1992).

Les expériences de longue durée de la station expérimentale de Rothamstead (UK) permettent de classer le potentiel méthanotrophe des sols cultivés dans l'ordre forêt > pâturages > sols cultivés (Willison et al 1995), montrant une corrélation négative avec l'intensité de la fertilisation azotée minérale. Une comparaison de 13 sols d'origine identique sous forêt ou mis en culture montre que la mise en culture a diminué le potentiel d'oxydation du CH₄ d'environ 60% (Dobbie et coll 1996).

5.4.4. Autre pratiques culturales

Dans des sols cultivés exondés, le semis direct sans travail du sol augmente de 6 à 8 fois l'oxydation du CH₄ atmosphérique par rapport au sol labouré (Hütsch 1998) alors que le compactage du sol par les engins agricole peut la réduire de moitié (Hansen et coll 1993). La réduction de la consommation de CH₄ des sols exondés mis en culture peut résulter de la destruction de niches microaérophiles et de l'horizon de surface enrichi en MO qui se développent dans les sols non cultivés (Hütsch et coll 1994).

6. LES VOIES DE REDUCTION POSSIBLES

6.1. Sols méthanogènes cultivés (rizières)

Les stratégies de réduction de l'émission de CH₄ par les rizières peuvent s'orienter vers (1) l'inhibition de la méthanogénèse, (2) la stimulation de l'oxydation du CH₄ et (3) la limitation du transport du CH₄ par la plante. Les techniques potentielles font appel à la gestion de l'eau et des nutriments, à la sélection variétale et éventuellement à des inhibiteurs sélectifs.

Le drainage répété des parcelles au cours du cycle cultural est la méthode la plus efficace pour réduire l'émission de CH₄. Bien conduite, cette pratique n'affecte pas le rendement en riz (Sass et coll 1992) Des à-secs de quelques jours favorisent l'ancrage des jeunes pieds de riz en début de cycle, la croissance lors du tallage et la minéralisation de l'azote du sol. Ils diminuent l'accumulation de composés toxiques dans le sol au cours du cycle et aident à contrôler le développement des vecteurs de maladies humaines (Roger 1996). Des extrapolations indiquent que l'introduction d'à-secs dans 33% des rizières mal drainées de Chine réduirait de 10% les émissions agricoles de CH₄ (9.9 +/- 3.0 Tg) de ce pays (Kern et coll 1997). Par contre, cette pratique consomme 2 à 3 fois plus d'eau que la submersion continue (Sass et coll 1992). Elle augmente les taux de nitrification et les pertes d'azote par dénitrification et favorise l'émission de N₂O, gaz à effet de serre, lors de la remise en eau (Bronson et coll 1997, Cai et coll 1997, Ratering et Conrad 1998). Enfin cette pratique nécessite un bon planage des sols et une maîtrise de l'eau qui ne sont disponibles que dans un pourcentage modeste des rizières submergées (Kern et coll 1997).

Les pratiques de fertilisation aptes à réduire l'émission de CH₄ et adoptables par les riziculteurs sont: (1) la combinaison des engrais organiques avec de l'engrais azoté; (2) l'utilisation préférentielle d'engrais sulfatés lorsqu'ils ne risquent pas de générer une sulfato-réduction toxique pour le riz et (3)

l'enfouissement des engrais, qui combine de nombreux autres avantages tels que la diminution des pertes d'azote par volatilisation, la non inhibition de la fixation d'azote photo-dépendante et la diminution des populations de vecteurs de maladies humaines (Roger 1996)

Le fait que l'acétylène apporté sous forme de carbure de calcium encapsulé, augmente les rendements en riz de 30% par son effet inhibiteur sur la nitrification (Banerjee et coll 1990) mais diminue également de 35% l'émission de CH₄, offre des perspectives intéressantes pour une utilisation pratique.

Des différences variétales d'émission de CH₄ de près de 500% ont été observées. Toutefois certaines des caractéristiques variétales aptes à réduire l'émission de CH₄ (faible exsudation, biomasse racinaire réduite, aerenchyme peu développé) (Shao et Li 1997) sont à l'opposé de celles souhaitées pour favoriser la fixation d'azote associée au riz et son aptitude à croître et utiliser l'azote du sol en conditions de submersion.

6.2. Sols cultivés exondés

Les sols exondés sont des puits potentiels de CH₄. L'apport direct ou indirect d'ammonium dans les sols cultivés, de prairie et de forêt y produit une inhibition persistante de la capacité à oxyder le CH₄ atmosphérique. Il serait donc souhaitable d'y utiliser préférentiellement une fertilisation organique (Hutsch et coll 1993) et/ou à base de nitrates (Willison et al 1995) qui n'affectent pas le potentiel méthanotrophe des sols.

6.3. Sols non cultivés

Les sols méthanogènes non cultivés sont pratiquement des «sites orphelins». D'une façon générale, les mesures aptes à diminuer l'émission de CH₄ dans les environnements méthanogènes naturels ou à favoriser la consommation de CH₄ dans les sols exondés non cultivés ne peuvent être prises en charge que comme effet secondaire d'une mesure ayant un impact économique plus significatif à court terme. Par exemple, l'assainissement de marais impaludés ou le drainage et mise en culture de tourbières diminuent l'émission de CH₄. La revégétalisation par fertilisation de landes acides infertiles, à activité méthanotrophe négligeable, peut augmenter cette activité par le développement d'une végétation herbacée (Kruse et Iversen 1995).

Bien évidemment les techniques destinées à réduire la concentration de CH₄ atmosphérique qui sont adoptables dans les sols cultivés submergés et exondés, doivent se traduire par un bilan positif pour l'agriculteur, ce qui limite considérablement la portée pratique des méthodes potentielles.

7. UN BILAN DANS LES SOLS ?

Les bilans d'émission de gaz à effet de serre par les sols sont confrontés à

(1) la très grande variabilité spatiale, journalière, saisonnière et annuelle des mesures, (2) les difficultés méthodologiques dans la mesure in situ de consommation ou de production aux faibles concentrations de ces gaz, (3) l'imprécision des estimations quantitatives des différents types d'environnements et (4) l'absence d'estimations dans certains types d'environnements.

C'est sans doute ce qui explique que les estimations des bilans globaux d'émission de méthane par les sols et les principales sources n'ont que peu varié au cours des dix dernières années et que les fourchettes d'estimation ne se sont pas réduites (Tab. 3).

Tableau 3: Estimations d'émissions et de consommation de (Tg/an) pour des environnements sélectionnés.

Auteurs	Cicerone et Oremland, 1988	Tyler 1991	Reeburg et coll 1993	Lelieveld et coll 1993	IPCC 1994
Milieux submergés naturels	115 (100 - 200)	(120 - 200)	115	130 (60 - 200)	115 (55 - 150)
Rizières	100 (60 - 170)	(70 - 170)	100	95	60 (20 - 100)
Ruminants	80 (65 - 100)	(80 - 100)	80	80 (60 - 100)	85 (65 - 100)
Termites	40 (10 - 100)	(25 - 150)	20	10 (5 - 15)	20 (10 - 50)
Décharges	40 (30 - 70)	(5 - 70)	40	50 (25 - 75)	40 (20 - 70)
Sols exondés	Non estimé	Non estimé	-10	-30 (-5 - 55)	

Tableau 4: Estimation grossière des productions journalières moyennes dans les sols français*

	Surface	Activité médiane	Bilan
Sols exondés	km ²	g CH ₄ ha ⁻¹ j ⁻¹	t CH ₄ j ⁻¹
Total terres cultivées fertilisées	180500	-5,5	-99
Prairies et pâturages permanents	115000	-6,5	-75
Terre agricoles non cultivées	35810	-8,3	-30
Forêts	127850	-9,9	-127
TOTAL	639660		-330
Sols inondées hors zones maritimes			
Rizières	166	3000	50
Marais maraichers	80	720	6
Roselières	300	730	22
Tourbières	300	433	13
Sols humides à engorgement temporaire			
Prairies humides	10000	3	3
Landes humides	200	3	0,06
Boisements humides	2500	3	0,75

* Les activités sont celles des tableaux 1 et 2. Les estimations de surfaces sont tirées de l'Encyclopedia Universalis et de Barnaud 1998.

Une estimation extrêmement grossière du bilan de CH₄ sur les sols en France (Tab. 4) montre que les sols cultivés (-274 t CH₄ j⁻¹) et l'ensemble des sols (236 t CH₄ j⁻¹) sont un puits de méthane qui ne consomme toutefois qu'un faible pourcentage du méthane anthropique résultant des activités agricoles (élevage) et industrielles.

8. REFERENCES

1. Ambus P., Christensen S., 1995.- Spatial and seasonal nitrous-oxide and methane fluxes in danish forest-ecosystems, grassland-ecosystems, and agroecosystems. *J. Env. Quality*, **24**, 993-1001.
2. Banerjee N.K., Mosier A.R., Uppal K.F., Goswami N.N., 1990.- Use of encapsulated calcium carbide to reduce denitrification losses from urea fertilized flooded rice. *Mitteil. Deutsche Bodenkund. Gesellsch.*, **60**, 245-248.
3. Barnaud G., 1998.- Conservation des zones humides : concepts et méthodes appliqués à leur caractérisation. Thèse de doctorat, Université de Rennes I, décembre 1997. Coll. Patrimoines Naturels, **Vol. 34**, Service du Patrimoine Naturel / IEGB / MNHN, Paris, 451 p.
4. Bender M., Conrad R., 1992.- Kinetics of CH₄ oxidation in oxic soils exposed to ambient air or high CH₄ mixing ratios. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **101**, 261-270.
5. Bosse U., Frenzel P., 1997.- Activity and distribution of methane-oxidizing bacteria in flooded rice soil microcosms and in rice plants, *Oryza sativa*.- *Appl. Environ. Microbiol.*, **63**, 1199-1207.
6. Bronson K.F., Neue H.U., Singh U., 1997.- Automated chamber measurement of CH₄ and N₂O flux in a flooded rice soil. I. Effect of organic amendments, nitrogen source, and water management. *Soil Sci.Soc.Am.*, **61**, 981-987.
7. Cai Z.C., Xing G.X., Yan X.Y., Xu H., Tsuruta H., Yagi K., Minami K., 1997.- Methane and nitrous oxide emissions from rice paddy fields as affected by nitrogen fertilisers and water management. *Plant Soil*, **196**, 7-14.
8. Castro M.S., Peterjohn W.T., Melillo J.M., Gholz H.L., Lewis D., 1994.- Effects of nitrogen fertilization on the fluxes of N₂O, CH₄, and CO₂ from soils in a florida slash pine plantation. *Can. J. For. Res.*, **24**, 9-13.
9. Castro M.S., Steudler P.A., Melillo J.M., Aber J.D., Bowden R.D., 1995.- Factors controlling atmospheric methane consumption by temperate forest soils, *Global Biogeochem. Cycles*, **9**, 1-10.
10. Cicerone R.J., Oremland R.S., 1988.- Biogeochemical aspects of atmospheric methane. *Global Biogeochem. Cycles*, **2**, 299-327.
11. Conrad R., Rothfuss F., 1991.- Methane oxidation in the soil surface layer of a flooded rice field and the effect of ammonium. *Biol. Fertil. soils*, **12**, 28-32.

12. Conrad R., Lupton F.S., Zeikus J.G., 1987.- Hydrogen metabolism and sulfate-dependant inhibition of methanogenesis in a eutrophic lake sediment., Lake Mendota.-. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **45**, 107-115.
13. Crill P.M., Martikainen P.J., Nykanen H., Silvola J., 1994.- Temperature and N fertilization effects on methane oxidation in a drained peatland soil. *Soil Biol. Biochem.*, **26**, 1331-1339.
14. Denier van der Gon H.A.C., 1996.- Methane emission from wetland ricefields. PhD. Agric. Univ. Wageningen, The Netherlands. ISBN 90-5485-591-6. 182 pp.
15. Dise N.B., 1992.- Winter fluxes of methane from minnesota peatlands. *Biogeochemistry* 17, 71-83.
16. Dobbie K.E., Smith K.A., Prieme A., Christensen S., Degorska A., Orlanski P., 1996.- Effect of land-use on the rate of methane uptake by surface soils in Northern Europe. *Atmos. Environ.*, **30**, 1005-1011.
17. Duenas C., Fernandez M.C., Carretero J., Perez M., Liger E., 1994.- Consumption of methane by soils. *Environ.Monit. and Assess.*, **31**, 125-130.
18. Dunfield P., Knowles R., Dumont R., Moore T.R., 1993.- Methane production and consumption in temperate and subarctic peat soils - response to temperature and pH. *Soil Biol. Biochem.*, **25**, 321-326.
19. Escoffier S., Le Mer J., Roger P.A., 1997.- Enumeration of methanotrophic bacteria in ricefield soils by plating and MPN techniques: a critical approach. *Eur. J. Soil Biol.*, **33**, 41-51.
20. Garcia J., Raimbault M., Jacq V., Rinaudo G., Roger P.A., 1974.- Activités microbiennes dans les sols de rizière du Sénégal : relations avec les propriétés physico-chimiques et influence de la rhizosphère. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **11**, 169-185.
21. Garcia J.L., 1998.- Les bactéries méthanogènes. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, **84**, 23-33.
22. Hamilton J.D., Kelly C.A., Rudd J.W.M., Hesslein R.H., Roulet N.T., 1994.- Flux to the atmosphere of CH₄ and CO₂ from wetland ponds on the Hudson-Bay lowlands, Hbbs.-. *J. Geophys. Res. Atmos.*, **99**, 1495-1510.
23. Hansen S., Maehlum J.E., Bakken L.R., 1993.- N₂O and CH₄ fluxes in soil influenced by fertilization and tractor traffic. *Soil Biol. Biochem.*, **25**, 621-630.
24. Huang Y., Sass R.L., Fisher F.M., 1997.- Methane emission from texas rice paddy soils - 2 - seasonal contribution of rice biomass production to CH₄ emission. *Global Change Biol.*, **3**, 491-500.
25. Hutsch B.W., 1998.- Tillage and land use effects on methane oxydation rates and their vertical profiles in soil. *Biol. Fert. Soils* 27, 284-292.
26. Hutsch B.W., Webster C.P., Powlson D.S., 1993.- Long term effects of nitrogen fertilization on methane oxydation in soil of the broadbalk wheat experiment. *Soil Biol. Biochem.*, **25**, 1307-1315.
27. Hütsch B.W., Webster C.P., Powlson D.S., 1994.- Methane oxidation in soil as affected by land use, soil pH and N fertilization. *Soil Biol. Biochem.*, **26**, 1613-1622.
28. IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change, 1994.-. *Climate change 1994. Radiative forcing of climate change and an evaluation of the IPCC IS92 emission scenarios.* Cambridge Univ. Press, NY.
29. Joulain C., Escoffier S., Le Mer J., Neue H.U., Roger P.A., 1997.- Populations and potential activities of methanogens and methanotrophs in rice fields: relations with soil properties. *Eur. J. Soil Biol.*, **33**, 105-116.
30. Kanno T., Miura Y., Tsuruta H., Minami K., 1997.- Methane emission from rice paddy fields in all of japanese prefecture - relationship between emission rates and soil characteristics, water treatment and organic matter application. *Nutrient Cycling Agroecos.*, **49**, 147-151.
31. Kelley C.A., Martens C.S., Ussler W., 1995.- Methane dynamics across a tidally flooded riverbank margin. *Limnol. Oceanogr.*, **40**, 1112-1129.
32. Kern J.S., Gong Z.T., Zhang G.L., Zhuo H.Z., Luo G.B., 1997.- Spatial analysis of methane emissions from paddy soils in China and the potential for emissions reduction. *Nutrient Cycling Agroecos.*, **49**, 181-195.
33. Khalil M.A.K., Rasmussen R.A., 1994.- Global emissions of methane during the last several centuries. *Chemosphere*, **29**, 833-842.
34. Kightley D., Nedwell D.B., Cooper M., 1995.- Capacity for methane oxidation in landfill cover soils measured in laboratory-scale soil microcosms. *Appl. Environ. Microbiol.*, **61**, 592-601.

35. King G.M., Adamsen A.P.S., 1992.- Effects of temperature on methane consumption in a forest soil and in pure cultures of the methanotroph *Methylomonas rubra*. Appl. Environ. Microbiol., **59**, 2758-2763.
36. King G.M., Roslev P., Skovgaard H., 1990.- Distribution and rate of methane oxidation in sediments of the Florida Everglades. Appl. Environ. Microbiol., **56**, 2902- 2911.
37. King G.M., Schnell S., 1994.- Effect of increasing atmospheric methane concentration on ammonium inhibition of soil methane consumption. Nature, **370**, 282-284.
38. Klinger L.F., Zimmerman P.R., Greenberg J.P., Heidt L.E., Guenther A.B., 1994.- Carbon trace gas fluxes along a successional gradient in the Hudson-Bay lowland. J. Geophys. Res. Atmos., **99**, 1469-1494.
39. Kludze H.K., Delaune R.D., 1995.- Gaseous exchange and wetland plant-response to soil redox intensity and capacity. Soil Sci. Soc. Amer. J., **59**, 939-945.
40. Kruse C.W., Iversen N., 1995.- Effect of plant succession, ploughing, and fertilization on the microbiological oxidation of atmospheric methane in a heathland soil. FEMS Microbiol. Ecol., **18**, 121-128.
41. Kumaraswamy S., Ramakrishnan B., Satpathy S.N., Rath A.K., Misra S., Rao V.R. Sethunathan N., 1997.- Spatial distribution of methane-oxidizing activity in a flooded rice soil. Plant Soil., **191**, 241-248.
42. Le Mer J., Escoffier S., Chessel C., Roger P.A., 1996.- Microbiological aspects of methane emission by a ricefield soil from Camargue, France.-: 2. Methanotrophy and related microflora. Eur. J. Soil Biol., **32**, 71-80.
43. Lelieveld J., Crutzen P.J., Bruhl C., 1993.- Climate effects of atmospheric methane. Chemosphere, **26**, 739-768.
44. Lessard R., Rochette P., Topp E., Pattey E., Desjardins R.L., Beaumont G., 1994.- Methane and carbon-dioxide fluxes from poorly drained adjacent cultivated and forest sites. Can. J. Soil Sci., **74**, 139-146.
45. Lindau C.W., 1994.- Methane emissions from Louisiana rice fields amended with nitrogen fertilizers. Soil Biol. Biochem., **26**, 353-359.
46. Lindau C.W., Bollich P.K., 1993.- Methane emissions from Louisiana 1st and ratoon crop rice. Soil Sci., **156**, 42-48.
47. Lindau C.W., Wickersham P., Delaune R.D., Collins J.W., Bollick P.K., Scott L.M., Lambremont E.N., 1998.- Methane and nitrous oxide evolution and N-15 and Ra-226 uptake as affected by application of gypsum and phosphogypsum to Louisiana rice. Agric. Ecosyst. Environ., **68**, 165-173.
48. Mayer H.P., Conrad R., 1990.- Factors influencing the population of methanogenic bacteria and the initiation of methane production upon flooding of paddy soil. FEMS Microbiol. Ecol., **73**, 103-112.
49. Mc Donald I.R., Hall G.H., Pickup R.W., Colin Murrell J., 1996.- Methane oxidation potential and preliminary analysis of methanotrophs in blanket bog peat using molecular ecology techniques. FEMS Microbiol. Ecol., **21**, 197-211.
50. Minami K., 1995.- The effect of nitrogen fertilizer use and other practices on methane emission from flooded rice. Fert. Res., **40**, 71-84.
51. Moore T.R., Dalva M., 1993.- The influence of temperature and water-table position on carbon-dioxide and methane emissions from laboratory columns of peatland soils. J. Soil Sci., **44**, 651-664.
52. Nedwell D.B., 1996.- Methane production and oxydation in soils and sediments. Pages 33-50 in "Microbiology of atmospheric trace gases". Collin Murrell J, Kelly DP eds. , Springer, Pub.-. .
53. Nesbit SP, Breitenbeck GA, 1992.- A laboratory study of factors influencing methane uptake by soils. Agric. Ecosys. Environ., **41**, 39-54.
54. Neue H.U., 1997.- Fluxes of methane from rice fields and potential for mitigation. Soil Use Manag., **13**, 258-267 .
55. Neue H.U., Roger P.A., 1993.- Rice agriculture: factors controlling emissions. Pages 254-298 in Atmospheric methane: Sources, sinks, and role in global change. NATO ASI series, vol **113**. M A K Khalil, ed.- Springer-Verlag, Heidelberg Pub.
56. Neue H.U., Becker-Heidmann P., Scharpenseel H.W., 1990.- Organic matter dynamics, soil properties, and cultural practices in ricelands and their relationship to methane production. Pages

- 457-466 in A. F. Bouwman, editor. Soils and the greenhouse effect. John Wiley , Sons, Chichester, England.
57. Nouchi I., Hosono T., Aoki K., Minami K., 1994.- Seasonal-variation in methane flux from rice paddies associated with methane concentration in soil-water, rice biomass and temperature, and its modeling. *Plant Soil*, **161**, 195-208.
 58. Oremland R.S., Culbertson C.W., 1992.- Importance of methane-oxidizing bacteria in the methane budget as revealed by the use of a specific inhibitor. *Nature*, **356**, 421-423.
 59. Pulliam W.M., 1993.- Carbon-dioxide and methane exports from a southeastern floodplain swamp. *Ecol. Monogr.*, **63**, 29-53.
 60. Ratering S., Conrad R., 1998.- Effects of short-term drainage and aeration on the production of methane in submerged rice soil. *Global Change Biol.*, **4**, 397-407.
 61. Reeburg W.S., Whalen S.C., Alperin M.J., 1993.- The role of methylotrophy in the global methane budget pp 1-14 in *Microbial growth on C1 compounds* JC Murrell & DP Kelly eds. , Intercept Ltd, Andover, UK pub. .
 62. Roger P.A., 1996.- Biology and management of the floodwater ecosystem in wetland ricefields. International Rice Research Institute, PoBox 933, Manila, Philippines; ORSTOM, 214 rue La Fayette, Paris, France. 250 pp..
 63. Sass R.L., Fisher F.M., Wang Y.B., Turner F.T., Jund M.F., 1992.- Methane emission from rice fields: The effect of floodwater management. *Global. Biochem. Cycles*, **6**, 249-262.
 64. Sass R.L., Fisher F.M., Lewis S.T., Jund M.F., Turner F.T., 1994.- Methane emissions from rice fields - effect of soil properties. *Global Biogeochem. Cycles*, **8**, 135-140.
 65. Schink B., Zeikus J.G., 1980.- Microbial methanol formation : major end product of pectin metabolism. *Curr. Microbiol.*, **4**, 387-389.
 66. Schütz H., Seiler W., 1989a.- Methane flux measurements: Methods and results. In: *Exchange of trace gases between terrestrial ecosystems and the atmosphere*. Eds M.O. Andrae and D.S.
 67. Schütz H., Holzapfel-Pschorn A., Conrad R., Rennenberg H., Seiler W., 1989b.- A three years continuous record on the influence of daytime, season and fertilizer treatment on methane emission rates from an Italian rice paddy field. *J. Geophys. Res.*, **94**, 16405-16416 .
 68. Seiler W., Holzapfel-Pschorn A., Conrad R., Scharffe D., 1984.- Methane emission from rice paddies. *J of Atmospheric Chem.*, **1**, 241-268.
 69. Shannon R.D., White J.R., 1994.- 3-year study of controls on methane emissions from 2 Michigan peatlands. *Biogeochemistry*, **27**, 35-60.
 70. Shao K.S., Li Z., 1997.- Effect of rice cultivars and fertilizer management on methane emission in a rice paddy in Beijing. *Nutrient Cycling Agroecos.*, **49**, 139-146.
 71. Singh S., Kashyap A.K., Singh J.S., 1998.- Methane flux in relation to growth and phenology of a high yielding rice variety as affected by fertilization. *Plant Soil.*, **201**, 157-164.
 72. Sitaula B.K., Bakken L.R., Abrahamsen G., 1995.- CH₄ uptake by temperate forest soil - effect of n input and soil acidification. *Soil Biol. Biochem.*, **27**, 871-880.
 73. Sorrell B.K., Boon P.I., 1992.- Biogeochemistry of billabong sediments. II. Seasonal variations in methane production. *Freshwater Biol.*, **27**, 435-445.
 74. Steudler P.A., Jones R.D., Castro M.S., Melillo J.M., Lewis D.L., 1996.- Microbial controls of methane oxydation in temperate forest and agricultural soils. Pages 69-84 in "*Microbiology of atmosphéric trace gases*". Collin Murrell J, Kelly DP eds. , Springer, Pub.-. .
 75. Takai Y., 1970.- The mechanism of methane fermentation in flooded paddy soil. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **16**, 238-244.
 76. Topp E., Hanson R.S., 1991.- Metabolism of radiatively important trace gases by methane-oxidizing bacteria. pp 71-90 in JE Rogers and WB Whitman, ed.- *Microbial production and consumption of green house gases: methane, nitrogen oxydes and halomethanes*. Amer. Soc. Microbiol., Washinhgton D.C.
 77. Topp E., Pattey E., 1997.- Soils as Sources and Sinks for Atmospheric Methane. *Can. J. Soil Sci.*, **77**, 167-178.
 78. Torn M.S., Chapin F.S., 1993.- Environmental and Biotic Controls over Methane Flux from Arctic Tundra. *Chemosphere*, **26**, 357-368.
 79. Trolldenier G., 1995.- Methanogenesis during rice growth as related to the water regime between crop seasons. *Biol. Fertil. Soils*, **19**, 84-86.

80. Tyler S.C., 1991.- The global methane budget; pp 7-38 in Microbial production and consumption of greenhouse gases: methane, nitrogen oxydes and halimethanes JE Rogers & WB Whitman eds; Am. Soc. Microbiol. Washington DC.
81. Vandernat F.J.W.A., Middelburg J.J., Vanmeteren D., Wielemakers A., 1998.- Diel methane emission patterns from scirpus lacustris and phragmites australis. Biogeochemistry, **41**, 1-22.
82. Wang F.L., Bettany J.R., 1995.- Methane emission from a usually well-drained prairie soil after snowmelt and precipitation. Can. J. Soil Sci., **75**, 239-241.
83. Wang Z.P., Delaune R.D., Masscheleyn P.H., Patrick W.H., 1993.- Soil redox and pH effects on methane production in a flooded rice soil. Soil Sci. Soc. Am. J., **57**, 382-385.
84. Wang Z.P., Lindau C.W., Delaune R.D., Patrick W.H., 1993b.- Methane emission and entrapment in flooded rice soils as affected by soil properties. Biol. Fertil. Soils, **16**, 163-168.
85. Whalen S.C., Reeburgh W.S., Sandbeck K.A., 1990.- Rapid methane oxidation in a landfill cover soil. Appl. Environ. Microbiol., **56**, 3405-3411.
86. Whitting G.J., Chanton J.P., 1992.- Plant-dependent CH₄ emission in subarctic canadian fen. Global Biogeochem. Cycles, **6**, 225-231.
87. Willison T.W., Webster C.P., Goulding K.W.T., Powlson D.S., 1995.- Methane oxidation in temperate soils - effects of land- use and the chemical form of nitrogen-fertilizer. Chemosphere, **30**, 539-546.
88. Yagi K., Minami K., 1990.- Effects of organic matter application on methane emission from Japanese paddy fields. pp. 467-473 In Soil and the Greenhouse Effects. A. F. Bouwman Ed, John Wiley.
89. Yagi K., Chairaj P., Tsuruta H., Cholitul W., Minami K., 1994.- Methane emission from rice paddy fields in the central plain of Thailand. Soil Sci. Plant Nutr., **40**, 29-37.