

Influence de la teneur en éléments fins et de la nature des minéraux argileux sur la dénitrification dans divers sols tropicaux

Jean-Louis GARCIA*
Christian FELLER**

* Microbiologiste ORSTOM
Laboratoire de Microbiologie
ORSTOM, B.P. 1386, Dakar, Sénégal

** Pédologue ORSTOM
Laboratoire de Pédologie
ORSTOM, B.P. 1386, Dakar, Sénégal

Résumé

On a mesuré à l'aide du respiromètre de Warburg l'activité dénitrifiante de 39 sols tropicaux. Cette activité a été déterminée après avoir amené le pH de tous les sols au voisinage de la neutralité ($7 \pm 0,2$) et élevé les teneurs en carbone à 10 mg C/g sol.

Une corrélation de Spearman positive significative (au risque 1 %) a été obtenue entre la vitesse maximale de dénitrification et la teneur en éléments fins de l'ensemble des échantillons, traduisant l'influence de la texture du sol sur la dénitrification.

Par contre, aucun effet de la nature des minéraux argileux n'a pu être mis en évidence dans les conditions de l'expérience.

Mots-clés : Dénitrification - Eléments fins - Minéraux argileux - Sols tropicaux.

Abstract

INFLUENCE OF THE FINE ELEMENT CONTENT AND THE NATURE OF CLAY MINERALS ON THE DENITRIFICATION IN VARIOUS TROPICAL SOILS

The denitrifying capacity of 39 tropical soils was measured by Warburg respirometry. This activity was estimated after the pH of all the soil samples was adjusted to neutrality ($7 \pm 0,2$) and the carbon content was increased to 10 mg C per g dry soil.

The maximal rate of denitrification was positively rank correlated (0.01 probability level) with the content of fine elements of all soil samples, indicating an influence of soil texture on denitrification. The type of clay minerals did not affect denitrification.

Key words : Denitrification - Fine elements - Clay minerals - Tropical soils.

1. INTRODUCTION

De nombreux articles apparemment contradictoires, rapportent un effet stimulant ou inhibiteur des argiles sur l'activité microbienne dans le sol, et notamment sur la respiration (STOTZKY et REM, 1966 ; STOTZKY, 1966 a et b), la fixation d'azote non symbio-

tique, la nitrification et la réduction des sulfates (MARSHALL, 1971). La croissance bactérienne est souvent stimulée par la présence des argiles ; cette stimulation semble liée à l'absorption des microorganismes et des substrats énergétiques sur les argiles.

En ce qui concerne la dénitrification, REDMAN et PATRICK (1965) ont trouvé une corrélation positive

entre la vitesse de réduction des nitrates et la teneur en argile de 26 sols hydromorphes de Louisiane, tandis que lors d'une étude similaire sur 29 sols de rizière du Sénégal (GARCIA *et coll.*, 1974), une telle corrélation n'avait pas été mise en évidence. VAN DER STAAY et FOCHT (1975) ont montré que la production d'oxyde nitreux et de gaz carbonique augmentait avec la teneur en argiles dans des cultures hétérogènes de bactéries dénitrifiantes.

Peu d'études ont porté sur le rôle exercé par la minéralogie des argiles sur l'activité microbienne. LAHAV et KEYNAN (1962) ont montré que la respiration de *Bacillus subtilis* est stimulée par de hautes concentrations de montmorillonite et que dans ces conditions, la dispersion des bactéries dans la suspension est complète. Par contre, de faibles concentrations de montmorillonite inhibent la respiration chez ce même organisme et on observe alors une aggrégation des cellules bactériennes. D'après MARSHALL (1971) et STOTZKI (1966) des argiles comme la kaolinite et l'attapulгите ont peu d'effet sur la respiration tandis que les argiles du type 2 : 1, et en particulier la montmorillonite, stimulent la respiration. Cette stimulation résulterait de la faculté qu'ont les argiles du type 2 : 1 de maintenir le pH du système à un niveau favorable à la respiration (effet tampon).

Afin de savoir si la teneur en éléments fins (A + Lf : argiles + limons fins) des sols et la nature des minéraux argileux pouvait influencer l'activité dénitrifiante, la présente étude a été effectuée sur un large éventail de sols tropicaux naturels, en maintenant constants deux facteurs majeurs pour le processus, le pH et la teneur en substrats énergétiques.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. LES SOLS

Les échantillons analysés proviennent de sols prélevés au Sénégal et en Côte d'Ivoire lors d'études antérieures (Tabl. I). La classification de ces sols ainsi que certaines caractéristiques physico-chimiques des échantillons analysés (teneur en éléments fins inférieurs à 0,02 mm, teneur en matière organique et pH) sont indiquées au Tableau II. Les échantillons y sont regroupés en trois séries correspondant à des variations minéralogiques de la fraction argileuse :

— Série 1 (échantillons n° 1 à 19) : fraction argileuse constituée uniquement de Kaolinite.

— Série 2 (échantillons n° 20 à 29) : fraction argileuse constituée d'un mélange de kaolinite, smectite et parfois illite mais avec forte dominance

des kaolinites qui représentent plus de 50 % des argiles minéralogiques.

— Série 3 (échantillons n° 30 à 39) : fraction argileuse constituée d'un mélange de kaolinite, smectite et parfois illite et attapulгите, mais avec forte dominance des smectites qui représentent plus de 50 % des argiles minéralogiques.

Dans chaque série, les échantillons sont présentés en fonction de leur teneur croissante en éléments fins : argile + limons fins (A + Lf).

Les proportions relatives des principaux minéraux argileux (kaolinites, illites, smectites) sont estimées semi-quantitativement à l'aide de diagrammes diffractométriques aux rayons X sur la fraction inférieure à 0,002 mm. Celle-ci, extraite par sédimentation, est saturée en magnésium puis étalée sur lame de verre. Trois diagrammes sont alors enregistrés :

- diagramme de référence dit « normal » (lame séchée à l'air)
- diagramme après traitement au glycérol
- diagramme après chauffage à 550° C.

TABLEAU I

Rappel des études effectuées sur les sols analysés

| Sols | Discipline intéressée | Référence bibliographique |
|-----------------------|-----------------------|--|
| Fot NSI NS2 | Ecologie végétale | CORNET (A.), POUPON (H.) 1977 |
| MA 74 F SE 74 B2 | Agronomie | DIATTA (S.), 1975 |
| FKM 9 à 200 | Cartographie des sols | FELLER (C.), 1975 |
| PMF 6 à 9 | Pédologie | FELLER (C.), MILLEVILLE (P.), 1977 |
| 76 AS 13 DO OOC | Pédologie | MOREAU (R.), 1975 |

2.2. MESURE DE L'ACTIVITÉ DÉNITRIFIANTE

L'activité dénitrifiante est mesurée à l'aide d'un respiromètre de Warburg à 30° dans des fioles agitées de 150 ml, renfermant 20 g de sol saturé avec 8 ml d'une solution de nitrate de potassium (100 ppm N-NO₃⁻).

TABLEAU II

Classification des sols et caractéristiques des échantillons analysés

| | Echantillon (x) | | | | | Sol | | Végétation (xx) |
|---|-----------------|---------------|----------|--------|-----|--------|--|-----------------|
| | N° | Profondeur cm | A + Lf % | M.O. % | pH | Nom | Classification française | |
| Série 1 : kaolinite seule | 1 | 0-10 | 8 | 0,3 | 6,5 | FOT | Ferrugineux tropical peu lessivé modal | Sa |
| | 2 | 0-10 | 9 | 0,7 | 6,2 | SE74B2 | Ferrallitique faiblement désaturé intergrade ferrugineux | Ca |
| | 3 | 0-10 | 9 | 1,5 | 4,9 | 00C | Ferrallitique fortement désaturé | Ca |
| | 4 | 0-10 | 10 | 0,7 | 6,6 | PMF 8 | Ferrugineux tropical lessivé à taches | Cr |
| | 5 | 0-10 | 12 | 0,7 | 6,4 | PMF 9 | Ferrugineux tropical lessivé à taches | SA |
| | 6 | 0-10 | 12 | 2,4 | 4,4 | 13 D0 | Ferrallitique fortement désaturé | F |
| | 7 | 0-10 | 13 | 1,8 | 6,6 | MA74 F | Ferrallitique faiblement désaturé intergrade ferrugineux | F |
| | 8 | 0-10 | 15 | 0,7 | 5,6 | PMF 6 | Ferrugineux tropical lessivé à taches | Cr |
| | 9 | 10-20 | 15 | 0,6 | 6,5 | PMF 8 | Ferrugineux tropical lessivé à taches | Cr |
| | 10 | 20-40 | 17 | 0,3 | 5,7 | PMF 8 | Ferrugineux tropical lessivé à taches | Cr |
| | 11 | 40-60 | 21 | 0,4 | 5,5 | PMF 8 | Ferrugineux tropical lessivé à taches | Cr |
| | 12 | 30-60 | 21 | 0,5 | 4,0 | NS1 | Ferrugineux tropical lessivé peu profond | Sa |
| | 13 | 60-80 | 23 | 0,3 | 5,7 | PMF 8 | Ferrugineux tropical lessivé à taches | Cr |
| | 14 | 0-10 | 30 | 3,2 | 6,1 | 76 AS | Ferrallitique faiblement désaturé remanié | SA |
| | 15 | 10-20 | 33 | 2,4 | 5,7 | 76 AS | Ferrallitique faiblement désaturé remanié | SA |
| | 16 | 20-30 | 33 | 2,2 | 6,0 | 76 AS | Ferrallitique faiblement désaturé remanié | SA |
| | 17 | 60-80 | 33 | 0,5 | 4,5 | PMF 9 | Ferrugineux tropical lessivé à taches | SA |
| | 18 | 30-60 | 43 | 0,7 | 5,0 | NS2 | Peu évolué d'érosion sur matériaux gravillonnaires | Sa |
| | 19 | 60-80 | 47 | 0,4 | 4,1 | PMF 1 | Ferrugineux tropical lessivé hydromorphe | SA |
| Série 2 : dominance de kaolinite sur smectite | 20 | 0-25 | 11 | 1,0 | 5,3 | FKM 89 | Isohumique brun-subaride modal | Ca |
| | 21 | 0-40 | 14 | 0,4 | 5,0 | FKM 91 | Hydromorphe minéral à pseudogley | Ca |
| | 22 | 0-8 | 15 | 1,0 | 5,5 | FKM 36 | Sodique à structure dégradée de l'horizon B | N |
| | 23 | 40-60 | 26 | 0,2 | 6,0 | FKM142 | Hydromorphe minéral à pseudogley | SA |
| | 24(xxx) | 15-60 | 33 | 0,4 | 8,4 | FKM 36 | Sodique à structure dégradée de l'horizon B | N |
| | 25 | 2-20 | 36 | 0,8 | 4,5 | FKM 92 | Hydromorphe minéral à pseudogley | Ca |
| | 26 | 15-60 | 40 | 0,2 | 7,4 | PKM 37 | Hydromorphe minéral à pseudogley faiblement alcalisé | N |
| | 27(xxx) | 15-30 | 44 | 0,6 | 7,2 | FKM 30 | Brun eutrophe hydromorphe | Ca |
| | 28(xxx) | 17-50 | 47 | 0,2 | 8,5 | FKM 43 | Peu évolué d'apport alluvial, faiblement alcalisé | Sa |
| | 29 | 15-30 | 59 | 0,7 | 5,5 | FKM200 | Isohumique brun-subaride modal | N |
| Série 3 : dominance de smectite sur kaolinite | 30(xxx) | 0-20 | 23 | 1,0 | 6,0 | FKM 9 | Isohumique brun-subaride vertique | Ca |
| | 31(xxx) | 0-4 | 25 | 1,1 | 6,3 | FKM122 | Isohumique brun-subaride faiblement alcalisé | Sa |
| | 32 | 0-30 | 25 | 0,8 | 5,9 | FKM123 | Isohumique brun-subaride modal | Sa |
| | 33(xxx) | 4-11 | 27 | 0,8 | 7,6 | FKM122 | Isohumique brun-subaride faiblement alcalisé | Sa |
| | 34 | 20-60 | 28 | 0,9 | 5,8 | FKM 9 | Isohumique brun-subaride vertique | Ca |
| | 35 | 60-80 | 28 | 0,7 | 6,1 | FKM 9 | Isohumique brun-subaride vertique | Ca |
| | 36 | 30-50 | 31 | 0,6 | 5,7 | FKM123 | Isohumique subaride modal | Sa |
| | 37 | 50-80 | 35 | 0,3 | 5,8 | FKM123 | Isohumique brun-subaride modal | Sa |
| | 38(xxx) | 0-30 | 55 | 1,1 | 7,0 | FKM 33 | Vertisol lithomorphe à structure anguleuse modal | Ca |
| | 39(xxx) | 30-60 | 57 | 0,8 | 7,3 | FKM 33 | Vertisol lithomorphe à structure anguleuse modal | Ca |

(x) A + Lf = argiles + limons fins, M.O. = matière organique.

(xx) Abréviation pour la description de la végétation : Ca : culture après défriche ancienne ; Cr : culture après défriche récente ; F : forêt ; N : sol nu ; Sa : savane arbustive ; SA : savane arborée.

(xxx) Echantillons présentant de très faibles teneurs en « calcaire actif » (inférieures à 1 %). Dans tous les autres échantillons, aucune trace « calcaire actif » n'a été décelée.

Le taux de carbone des sols est amené à 10 % soit 1,7 % de matière organique en complétant la teneur en cette dernière par un apport de succinate de sodium, substrat non fermentescible. Le pH des sols est ensuite ajusté à $7 \pm 0,2$ par apport soit d'oxyde de calcium soit plus rarement d'acide chlorhydrique N. Les quantités nécessaires sont préalablement déterminées sur des échantillons utilisés à cet effet. La quantité de nitrate employée permet d'obtenir un dégagement gazeux maximum de 1,5 ml par fiole de mesure. L'incubation des sols est effectuée en atmosphère d'azote pur après circulation de ce gaz dans les fioles pendant 10 minutes. 1 ml de potasse à 40 %, placé dans le puits central des fioles, avec un morceau de papier filtre plissé, permet d'absorber le CO_2 produit pendant l'incubation.

Des mesures de pression à volume constant sont effectuées périodiquement jusqu'à stabilisation. Les lectures sont corrigées par la constante des systèmes fiole-manomètre et on calcule la vitesse maximale en ppm de N-NO_3^- réduit/h. Celle-ci est utilisée pour l'étude de corrélation entre l'activité dénitrifiante ainsi mesurée et la teneur en éléments fins des échantillons utilisés.

2.3. MÉTHODES STATISTIQUES UTILISÉES

La recherche de liaisons entre les variables a été effectuée par la méthode de corrélation des rangs de SPEARMAN (1904). Les coefficients de corrélation sont calculés au risque 1 %, risque justifié par l'absence de dispositif permettant l'estimation de l'erreur d'échantillonnage. Les résultats sont obtenus à l'aide du logiciel BMDP-3 S (U.C.L.A., 1977).

La recherche de constellations, par la méthode de regroupement en blocs de lignes et colonnes (Block clustering), a été menée à l'aide du logiciel BMDP-3 M. Des nuages de points ont, en outre, été établis par le logiciel BMDP-6 D. Ces traitements informatiques ont été effectués sur les ordinateurs du CNRS-CIRCE, à partir du terminal de l'ORSTOM.

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les vitesses maximales de dénitrification des différents échantillons sont reportées au Tableau III. Elles s'échelonnent de 0,15 à 11,27 ppm de N-N_2 dégagé/h. L'activité dénitrifiante se développe après un temps de latence qui varie de 5 à 100 h suivant l'échantillon, qui correspond à la multiplication de la

TABLEAU III

Activité dénitrifiante maximale des échantillons de sol saturés d'eau et ramenés à pH $7 \pm 0,2$ et 10 % de carbone, mesurée à 30° C au respiromètre de Warburg

| N° échantillon | A + Lf % | Activité dénitrifiante ppm N dégagé/h | N° échantillon | A + Lf % | Activité dénitrifiante ppm N dégagé/h |
|----------------|----------|---------------------------------------|----------------|----------|---------------------------------------|
| Série 1 | | | Série 2 | | |
| 1 | 8 | 0,55 | 20 | 11 | 0,54 |
| 2 | 9 | 1,60 | 21 | 14 | 0,90 |
| 3 | 9 | 5,74 | 22 | 15 | 3,90 |
| 4 | 10 | 0,63 | 23 | 26 | 5,18 |
| 5 | 12 | 1,62 | 24 | 33 | 3,97 |
| 6 | 12 | 4,58 | 25 | 36 | 5,40 |
| 7 | 13 | 2,83 | 26 | 40 | 0,90 |
| 8 | 15 | 1,11 | 27 | 44 | 5,83 |
| 9 | 15 | 0,90 | 28 | 47 | 4,95 |
| 10 | 17 | 3,24 | 29 | 59 | 4,35 |
| 11 | 21 | 4,27 | Série 3 | | |
| 12 | 21 | 2,41 | 30 | 23 | 3,10 |
| 13 | 23 | 2,85 | 31 | 25 | 7,95 |
| 14 | 30 | 3,40 | 32 | 25 | 1,28 |
| 15 | 33 | 4,88 | 33 | 27 | 6,27 |
| 16 | 33 | 3,01 | 34 | 28 | 5,63 |
| 17 | 33 | 1,89 | 35 | 28 | 4,27 |
| 18 | 43 | 4,16 | 36 | 31 | 1,41 |
| 19 | 47 | 2,32 | 37 | 35 | 0,15 |
| | | | 38 | 55 | 11,27 |
| | | | 39 | 57 | 6,85 |

population microbienne dénitrifiante. En ne retenant que la valeur maximale de la pente de la courbe de dénitrification, on se place au moment de la plus grande densité des dénitrifiants. D'autre part les conditions étant optimales en ce qui concerne les facteurs majeurs du processus (humidité, anaérobiose, pH, taux de carbone élevé) l'influence d'un facteur mineur comme la teneur en éléments fins peut jouer un rôle appréciable.

3.1. RECHERCHE DE « CONSTELLATIONS »

Afin de vérifier si ce partage des échantillons en 3 séries minéralogiques avait une signification vis à vis de l'activité dénitrifiante, nous avons effectué une recherche de « constellations ».

Les sorties d'ordinateurs pour les couples de ppm N_2/h - MO et ppm N_2/h - pH ne sont pas présentées ici.

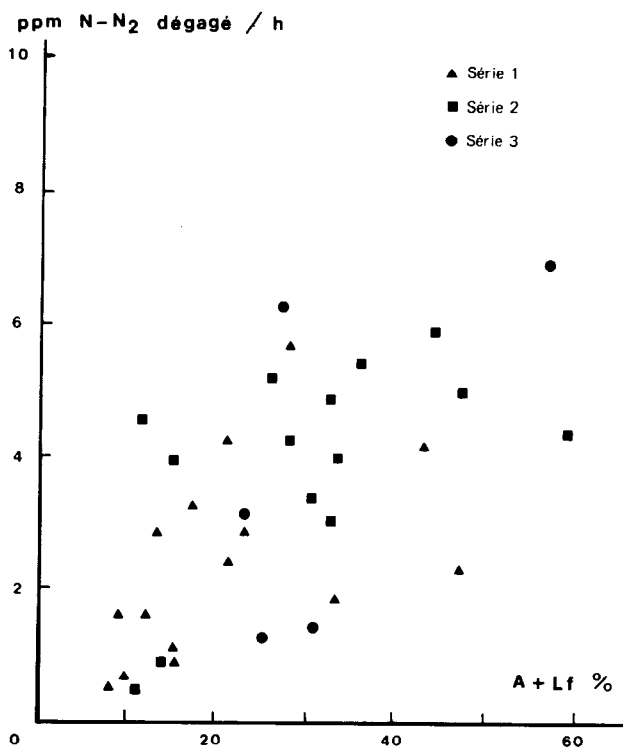


FIG. 1. - Relation entre la vitesse maximale de dénitrification et la teneur en éléments fins (< 0,02 mm) de 39 sols tropicaux de l'Afrique de l'Ouest.

A titre d'illustration, nous présentons seulement sur la figure 1 les points correspondant aux couples de valeurs ppm N_2/h - A + Lf. On notera simplement que les trois séries minéralogiques ne se différencient pas du tout vis à vis de l'activité dénitrifiante. Il en

est de même pour l'ensemble des résultats du traitement informatique.

Ainsi, on n'observe pas d'effet de la nature des minéraux argileux sur la vitesse de dénitrification du sol.

3.2. ÉTUDE DES CORRÉLATIONS DES RANGS ENTRE L'ACTIVITÉ DÉNITRIFIANTE (ppm N - N_2/h), LA TENEUR EN ÉLÉMENTS FINS (A + Lf) ET EN MATIÈRE ORGANIQUE ET LE pH DU SOL, POUR L'ENSEMBLE DES ÉCHANTILLONS

Les résultats sont rapportés au tableau IV. Pour 39 échantillons la corrélation des rangs de SPEARMAN est significative au risque 1 % si le coefficient de corrélation des rangs de SPEARMAN est supérieur à 0,42.

TABLEAU IV

Coefficients de corrélation des rangs de SPEARMAN

| | A + Lf | MO | pH | ppm N_2/h |
|-------------|--------|-------|------|-------------|
| A + Lf | 1,00 | | | |
| MO | -0,07 | 1,00 | | |
| pH | 0,14 | -0,11 | 1,00 | |
| ppm N_2/h | 0,42 | 0,36 | 0,13 | 1,00 |

$n = 39, k > 0,42$

Seule la corrélation entre l'activité dénitrifiante (ppm N_2/h) et la teneur en éléments fins (A + Lf) est à la limite de la signifiante.

La teneur en matière organique et le pH du sol ne sont significativement pas liés à l'activité dénitrifiante mesurée sur échantillons à pH et taux de carbone standardisés. On peut donc raisonnablement penser que l'uniformisation des valeurs de ces paramètres par addition d'oxyde de calcium ou d'acide chlorhydrique et par apport de succinate de sodium supprime les possibilités d'influences de ces deux facteurs sur la vitesse de dénitrification.

CONCLUSION

Les trois séries d'échantillons classés selon la minéralogie de leur fraction argileuse n'apparaissent pas différentes vis-à-vis de l'activité dénitrifiante.

Par contre il apparaît, dans les conditions de l'expérience, que la texture du sol exerce une influence sur la vitesse de dénitrification, laquelle augmente avec la teneur en éléments fins. Cependant la corrélation est à la limite de signifiante. Il serait

donc utile que ce travail soit repris sur un même nombre d'échantillons répartis également en trois sous-ensembles en fonction de la nature des minéraux argileux.

REMERCIEMENTS

Nous remercions la banque des données pédologiques de l'ORSTOM, Bondy, pour son aide et ses conseils dans le traitement statistique et informatique de ce travail.

Nous remercions également Monsieur Dommergues pour les discussions fructueuses que nous avons eues au cours de cette étude.

Manuscrit reçu au Service des Publications de L'ORSTOM, le 8 août 1980.

BIBLIOGRAPHIE

- CORNET (A.), POUPON (H.), 1977. - Description des facteurs du milieu et de la végétation dans cinq parcelles situées le long d'un gradient climatique en zone sahélienne au Sénégal. *Bull. IFAN*, t. sér. A, n° 2 : 241-298.
- DIATTA (S.), 1975. - Evolution sous culture des sols de plateau de Casamance continentale. Compte-rendu de deux années d'essai. *Agron. Trop.* XXX (4) : 344-353.
- FELLER (C.), 1975. - Etude des pâturages naturels du Ferlo-Boundou. Etude pédologique. *Doc. ronéo*, ORSTOM Dakar, 122 p.
- FELLER (C.), MILLEVILLE (P.), 1977. - Evolution des sols de défriche récente dans la région des Terres Neuves (Sénégal Oriental). *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, vol. XII, n° 3 : 199-211.
- GARCIA (J.-L.), 1977. - Evaluation de la dénitrification par la mesure de l'activité oxyde nitreux réductase. Etude complémentaire. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, vol. XII, n° 2 : 89-95.
- GARCIA (J.-L.), RAIMBAULT (M.), JACQ (V.), RINAUDO (G.), ROGER (P.), 1974. - Activités microbiennes dans les sols de rizières du Sénégal : relations avec les caractéristiques physico-chimiques et influence de la rhizosphère. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 11 : 169-185.
- LAHAV (N.), KEYNAN (A.), 1962. - The influence of bentonite and attapulgite on the respiration of *Bacillus subtilis*. *Can. J. Microbiol.*, 8 : 565-572.
- MARSHALL (K.C.), 1971. - Sorptive interaction between soil particles and microorganisms. In *Soil Biochemistry* (A.D. McLaren et J. Skujins, eds), vol. 2 : 409-445, M. Dekker Inc, New-York.
- MOREAU (R.), 1975. - Communication personnelle.
- REDMAN (F.H.), PATRICK (W.H. Jr.), 1965. - Effect of submergence on several biological and chemical soil properties. *Louisiana State Univ. Agric. Expt. Sta. Bull.*, 592, 28 p.
- SPEARMAN (C.), 1904. - The proof and measurement of association between two things. *Ann. J. Psych.*, 15 : 72-101.
- STOTZKY (G.), REM (L.T.), 1966. - Influence of clay minerals on microorganisms. I. Montmorillonite and Kaolinite on bacteria. *Can. J. Microbiol.*, 12 : 547-563.
- STOTZKY (G.), 1966 a. - Influence of clay minerals on microorganisms. II. Effect of various clay species, homoionic clays, and other particles on bacteria. *Can. J. Microbiol.*, 12 : 831-848.
- STOTZKY (G.), 1966 b. - Influence of clay minerals on microorganisms. III. Effect of particle size, cation exchange capacity, and surface area on bacteria. *Can. J. Microbiol.*, 12 : 1235-1246.
- U.C.L.A., 1977. - Programs revised November, 1978. BMDP-3 S — non parametric statistics, BMDP-3M — block clustering, BMDP-6D — bivariate (scatter) plots. University of California. Los Angeles.
- VAN DER STAAY (R.L.), FOCHT (D.D.), 1975. - Effects of surface area upon bacterial denitrification rates. *Soil Sci.*, 123 : 18-24.