BULLETIN DE L'INSTITUT PASTEUR, 1975, *73*, p. 167 à 193

LA DÉNITRIFICATION DANS LES SOLS

par

J.-L. Garcia

PLAN

Pages

I. — Généralités 168

II. — Bactéries dénitrifiantes. 169

III. — Méthodes d'étude. 170

1) Mesure de l'activité dénitrifiante. 170
2) Dispositifs d'étude 171

IV. — Facteurs physico-chimiques. 171

1) Tension d'oxygène. 172
2) Humidité et submersion. 172
3) Matière organique 174
4) pH 175
5) Température 175
6) Salinité 176
7) Teneur en argile 177

V. — Mécanisme et étapes intermédiaires. 177

VI. — Effet rhizosphère. 179

1) Plantes en sol exondé. 179
2) Plantes en sol inondé. 181

(*) Laboratoire de Microbiologie du Sol, O. R. S. T. O. M., B. P. 1386, Dakar (Sénégal).

21 AOUT 1975
O. R. S. T. O. M.
Collection de Référence
n° 7671

VII. — Importance effective de la dénitrification dans le sol. . 184
1) Les pertes normales 184
2) Les pertes accidentelles 184
3) Les remèdes. 184

Mots-clés : Nitrate, Dénitrification, Sol, Eau, Rhizosphère ; Revue.

I. — GÉNÉRALITÉS

La découverte de la dénitrification dans les sols et des pertes consécutives d'azote sous forme gazeuse, date du siècle dernier. En 1882, Dehérain et Maquenne [41, 42] montraient que les nitrates étaient réduits dans la terre arable en N_2O et N_2, en présence d'une forte proportion de matière organique et en atmosphère privée d'oxygène. A la même époque, deux autres chercheurs français, Gayon et Dupetit [55, 56, 57], apportaient pour la première fois la preuve de l'origine microbienne de la dénitrification en isolant en cultures pures, deux germes : *Bacterium denitrificans* α et *B. denitrificans* β. Ces mêmes auteurs entrevoyaient la nature exacte du phénomène, véritable processus respiratoire qui confère à certaines espèces de bactéries la faculté d'utiliser le nitrate et d'autres composés oxygénés minéraux de l'azote comme accepteurs finaux d'électrons, en fournissant ainsi à ces organismes l'énergie nécessaire à leur croissance.

Depuis cette époque, de très nombreuses études ont été réalisées sur le sol ou sur des souches pures isolées du sol. Delwiche [44] donne, dans une revue bibliographique, de plus amples renseignements sur ces premiers travaux. Plusieurs monographies concernant l'étude de la dénitrification dans les sols ont été publiées par la suite [26, 67, 91, 115, 124, 167, 169]. Les plus récentes et les plus générales, présentées par Payne [114] et Pichinoty [117], donnent un aperçu exhaustif des connaissances actuelles concernant les aspects biochimiques et physiologiques de la réduction bactérienne des composés oxygénés minéraux de l'azote. Le lecteur trouvera également des informations dans les ouvrages de microbiologie des sols [4, 46, 120, 162].

Outre la dénitrification qui se définit comme une réduction dissimilatrice véritable du nitrate en gaz (N_2O et N_2), on reconnaît l'existence de deux autres types de réduction du nitrate chez les bactéries [79] : 1) la réduction dissimilatrice incidente, qui aboutit à la formation de nitrite hautement toxique et qui est réalisée par

de nombreuses bactéries faisant fermenter les hydrates de carbone ; 2) la réduction assimilatrice, qui conduit à la formation d'ammoniac utilisé pour la biosynthèse des protéines et des autres constituants cellulaires azotés, et qui est très répandue chez les bactéries, les algues, les champignons et les végétaux supérieurs.

II. — BACTÉRIES DÉNITRIFIANTES

Chez aucune espèce bactérienne dénitrifiante connue, la respiration du nitrate ne présente un caractère obligatoire puisqu'elle peut toujours être remplacée par un autre processus d'oxydoréduction : la respiration de l'oxygène. Par contre, ces bactéries sont généralement dénuées de pouvoir fermentaire et ne peuvent croître en anaérobiose qu'en présence de nitrate, de nitrite ou d'oxyde nitreux qui remplissent, dans ce cas, la fonction de l'oxygène en aérobiose. L'oxydation des composés organiques est complète pendant la dénitrification, le CO_2 étant le seul produit final. Les bactéries dénitrifiantes peuvent oxyder les mêmes substrats carbonés au cours de la respiration et de la dénitrification, avec cependant une exception pour les composés aromatiques qui nécessitent la participation d'oxygénases et ne sont utilisables qu'en aérobiose [138].

On connaît actuellement une vingtaine d'espèces bactériennes dénitrifiantes isolées du sol. Elles se répartissent en sept genres, dont deux sont chimiolithotrophes : *Pseudomonas aeruginosa*, *P. fluorescens* (biotypes B, C, D et F) [139], *P. stutzeri*, *P. stanieri* (variété de la précédente), *P. mendocina* [109] ; *Alcaligenes eutrophus (Hydrogenomonas eutropha)* ; *Paracoccus denitrificans (Micrococcus denitrificans)*, *P. halodenitrificans (M. halodenitrificans)* [39] ; *Alcaligenes odorans* var. *viridans* [36], *A. denitrificans* [118], *A. faecalis* [92] ; *Achromobacter cycloclastes* [72] ; *Hyphomicrobium* B522 et WC [137] ; *Thiobacillus denitrificans* [13, 71], *T. denitrificans* RT [16], *Thiobacillus* A2 [149] ; *Bacillus licheniformis (B. nitroxus)* [136, 160], *B. nitritollens* [43], *B. thermodenitrificans (B. kaustophilus)* [7, 170]. Pour l'isolement et la caractérisation sommaire de ces bactéries, le lecteur se reportera à la récente monographie de Pichinoty [117]. De leur côté, Smith et coll. [136] et Woldendorp [167] signalent tout un groupe de *Bacillus* capables de produire du gaz à partir du nitrate : *B. cereus*, *B. circulans*, *B. macerans*, *B. laterosporus* et *B. coagulans* ; cependant, ces organismes ne sont pas encore considérés comme des dénitrifiants.

En dehors de la multitude de travaux de biochimie et de physiologie portant sur des suspensions cellulaires ou des extraits acellu-

laires des souches isolées du sol, certains auteurs ont testé l'aptitude à la dénitrification de l'ensemble de la population dénitrifiante de sols hydromorphes [76, 121] ou de prairie [167], ainsi que l'influence de divers facteurs sur l'activité de ces populations, tels que la température et le pH [19, 54, 153, 155]. Au sein de ces populations, des différences nutritionnelles ont pu également être établies [155, 167]. A l'examen des résultats de plusieurs travaux, il ne semble pas exister de corrélation entre le nombre initial de bactéries dénitrifiantes d'un sol et l'activité dénitrifiante de la population considérée [54, 150, 167].

III. — MÉTHODES D'ÉTUDE

1) *Mesure de l'activité dénitrifiante.*

L'étude, au laboratoire, de la dénitrification dans les sols peut être réalisée par divers procédés. Le plus ancien d'entre eux consiste à déterminer soit la perte d'azote par la mesure de l'azote total au moyen de la méthode de Kjeldahl, soit la disparition du nitrate ou l'apparition du nitrite dans les extraits à l'eau [23]. Cette dernière technique peut être couplée à une analyse gazeuse lorsque l'on veut établir la séquence des produits formés lors de la dénitrification dans un sol. Plusieurs procédés peuvent être utilisés pour le dosage du nitrate, mais le plus rapide semble être celui qui consiste à le réduire en nitrite par un catalyseur approprié, le cadmium, le dosage de NO_2^- étant beaucoup plus sensible. On utilise pour cela une trousse d'analyse des eaux qui peut également servir sur le terrain.

Un deuxième procédé d'étude de la dénitrification consiste à mesurer la totalité du gaz formé au cours de la réduction du nitrate ajouté au sol, à l'aide de l'appareil de Dumas [75], de l'appareil de Van Slyke [172], d'un respiromètre électrolytique [95] ou, enfin, d'un respiromètre classique de Warburg [93] utilisé couramment avec des souches bactériennes pures. Mais cette méthode peut être faussée, surtout lors d'un enrichissement en carbone organique, par le dégagement de H_2 ou de CH_4 [81].

Un progrès très net a pu être accompli grâce à l'analyse de la composition des gaz produits lors de la dénitrification, par spectrométrie en infrarouge pour le N_2O [10, 161] et par spectrométrie de masse à l'aide de ^{15}N [65, 68, 69, 106, 165], ou par chromatographie en phase gazeuse avec détection par conductibilité thermique [135, 148] pour NO, N_2O et N_2. Cette dernière technique, la moins coûteuse et la plus simple, a également permis de mettre

au point une nouvelle méthode d'évaluation de la dénitrification basée sur la réduction de N_2O [51]. La méthode permet d'estimer, pendant les 6 premières heures de l'incubation, l'activité dénitrifiante initiale présente dans le sol au moment du prélèvement, alors que la vitesse de réduction de N_2O mesurée après une vingtaine d'heures d'incubation représente l'activité dénitrifiante potentielle qui se développe après l'introduction de l'oxyde nitreux [51].

2) *Dispositifs d'étude.*

Toutes ces méthodes peuvent être employées pour la mesure de l'activité dénitrifiante d'échantillons de sol secs, humidifiés et incubés en présence de nitrate dans des flacons appropriés. Des études ont également été menées à l'aide de dispositifs contenant des plantes pour l'étude de l'effet rhizosphère. C'est ainsi que des travaux concernant la dénitrification ont été faits à l'aide de lysimètres normaux [108, 123] ou à gaz [90, 96], par percolation d'une solution de nitrate au travers d'une colonne de sol [62, 164] ou par analyse des variations de composition de l'atmosphère de phytotrons spécialement conçus pour l'étude des pertes d'azote gazeux dans le système sol-plante [131, 141, 146]. Woldendorp [167, 168] a utilisé, quant à lui, le respiromètre de Warburg en plaçant, dans les coupes de mesure, des petites boîtes en matière plastique contenant un sol artificiel et des plantules de pois. Brar [22] a utilisé des racines lavées de fétuque mises en incubation en présence de nitrate ou de nitrite.

Des mesures ont également été effectuées sur des échantillons de sol prélevés au champ et incubés au laboratoire, sans perturbation [105, 144]. Très récemment, Garcia [53] a appliqué la méthode de réduction de N_2O à l'évaluation de la dénitrification dans les rizières en effectuant, dans une étuve portative, les incubations en anaérobiose des échantillons de sol immédiatement après le prélèvement ; les prélèvements d'atmosphère ont été effectués dans des tubes sous vide et analysés ultérieurement par chromatographie en phase gazeuse, au laboratoire. Enfin, un dispositif très simple vient d'être mis au point pour l'étude des phénomènes gazeux dans la rhizosphère du riz et notamment pour l'évaluation de la dénitrification par la méthode de réduction de N_2O [125].

IV. — FACTEURS PHYSICO-CHIMIQUES

L'activité dénitrifiante d'un sol dépend essentiellement des facteurs physico-chimiques ; certains, comme la tension d'oxygène, le degré

d'humidité et la teneur en carbone organique, sont très importants ; d'autres comme le pH, la température, la salinité, ont une influence moins marquée.

1) *Tension d'oxygène.*

Malgré Dehérain et Maquenne [42] qui ont montré que la réduction du nitrate dans la terre arable n'a lieu que si son atmosphère est complètement privée d'oxygène, de nombreux auteurs ont invoqué par la suite une dénitrification aérobie [25, 27, 38, 60, 100, 101]. Selon Allison et coll. [6, 34], bien que la dénitrification n'ait lieu que lorsque la pression partielle d'O_2 est très réduite, il est indéniable qu'au champ, la dénitrification est possible même dans des sols aérés et bien drainés. Cela peut s'expliquer par le fait que le sol est un milieu hétérogène où des zones aérobies et anaérobies plus ou moins étendues, peuvent coexister à peu de distance [63, 64]. Nömmik [106] a ainsi pu montrer l'existence d'une corrélation entre l'activité dénitrifiante d'un sol et sa teneur en gros agrégats : dans la zone interne des gros agrégats, la vitesse de diffusion de l'oxygène est plus lente que dans celle des petits agrégats.

De nombreux travaux ont montré que l'oxygène inhibe la dénitrification dans les sols [21, 24, 32, 58, 98, 126, 165] et, actuellement, l'absence de dénitrification dans des conditions rigoureusement aérobies est reconnue comme un fait indiscutable [116, 117]. L'ancienne controverse semble avoir eu une cause d'ordre technique, car l'observation courante montre qu'il est difficile de maintenir une concentration élevée d'oxygène dans une culture bactérienne douée d'une forte activité respiratoire : l'oxygène se dissout dans le milieu moins vite qu'il n'est consommé. C'est la raison pour laquelle les cultures très denses dénitrifient généralement en présence d'air.

L oxygène réprime la formation et inhibe le fonctionnement des enzymes de la dénitrification. C'est ainsi que la vitesse de réduction de N_2O dans un sol de rizière est diminuée de moitié en présence de 4 % d'O_2 [51].

2) *Humidité et submersion.*

L'étude de l'influence de la teneur en eau d'un sol sur la dénitrification montre que, en général, l'activité maximale est atteinte à la saturation [10, 24, 30, 35, 47, 58, 61, 73, 134]. L'humidification du sol affecte indirectement la dénitrification en entravant la diffusion d'O_2 dans le sol [165] ; en effet, la teneur en eau d'un sol modifie sa porosité à l'air [119]. Selon Nömmik [105], la dénitrification est

stoppée pour une teneur en eau inférieure ou égale à 60 % de la saturation, et N_2O prédomine dans la phase gazeuse quand le taux d'humidité est faible. Pour Mahendrappa et Smith [86], l'effet de l'humidification sur l'activité dénitrifiante d'un sol ne résulterait pas seulement de son influence sur la diffusion de l'oxygène. Ces auteurs invoquent aussi son influence sur la distribution des micro-organismes et (ou) des composés azotés, ainsi que sur la dilution des produits toxiques formés par le métabolisme microbien dans le sol. D'après ces auteurs, à chaque sol correspondrait — en conditions anaérobies — une teneur en eau optimale pour une activité dénitrifiante maximale.

Les sols submergés, tels que ceux des rizières, sont anoxiques et constituent ainsi un milieu particulièrement propice à la dénitrification [1, 14, 28, 88, 89, 99, 110, 127, 128, 132, 163, 173]. Celle-ci est en étroite relation avec l'Eh des sols immergés [8] et ne commencerait, selon Patrick [111], que lorsque l'Eh atteint 338 mV dans un sol dont le pH est de 5,1. Tusneem et Patrick [152], dans une récente revue de la littérature relative aux transformations de l'azote en sol submergé, ont exposé clairement les processus qui aboutissent à une perte d'azote en rizière, malgré l'emploi d'engrais ammoniacaux. La submersion entraîne d'importantes modifications biologiques et chimiques : alors que le potentiel d'oxydoréduction baisse dans le sol [8], à une distance de quelques millimètres à quelques centimètres de la couche supérieure, une zone oxydée s'établit directement au contact de la lame d'eau, zone dans laquelle O_2 est fourni par l'eau de submersion, par les nombreuses colonies d'algues se développant à la surface et par l'exsudation de diverses plantes aquatiques. Cette zone oxydée est propice à la vie microbienne aérobie et notamment à la nitrification des engrais ammoniacaux mis à la surface. Le nitrate produit diffuse dans la zone réduite sous-jacente où il est perdu par dénitrification [147, 152, 172]. Il peut y avoir également immobilisation d'une partie de ce nitrate dans la fraction organique du sol [84]. L'enfouissement de l'engrais azoté à faible profondeur réduirait de beaucoup la perte d'azote [3] estimée selon certains auteurs à 25-50 pour cent de l'engrais ajouté [1, 40, 172]. La succession submersion-assèchement du sol crée également des conditions idéales pour la dénitrification ; le nitrate formé pendant la période aérée est rapidement dénitrifié quand le sol est submergé de nouveau. Patrick et Wyatt [113] signalent ainsi une perte de 15 à 20 pour cent de l'azote total du sol après plusieurs cycles d'alternance. Le NO_3^- n'est généralement pas décelé dans le sol submergé. Cependant, par la méthode d'estimation de la dénitrification basée sur la réduction de N_2O, Garcia [53] a pu montrer l'existence d'une activité

dénitrifiante en rizière au moment du prélèvement, preuve de l'apparition puis de la réduction du nitrate.

3) *Matière organique.*

De très nombreuses études ont montré l'action favorable de la matière organique du sol sur son activité dénitrifiante [48, 75, 77, 78, 97, 104, 105, 132, 167]. La fraction de carbone organique soluble et facilement assimilable du sol fournit l'énergie nécessaire à l'activité et à la croissance des bactéries dénitrifiantes ; c'est un facteur majeur qui détermine le taux maximal de dénitrification lorsque les composés oxygénés de l'azote ne sont pas en quantité limitante et que les deux facteurs précédemment décrits (anaérobiose et humidification optimale) sont réunis [93].

Dans les sols de rizières, une corrélation positive hautement significative entre l'activité dénitrifiante potentielle et la teneur en matière organique, a pu être mise en évidence [54, 128]. Dans les sols exondés, l'apport de matière organique facilement assimilable entraîne une augmentation de l'activité microbienne, donc de la consommation d'O_2 qui peut aboutir rapidement à l'établissement de zones anaérobies propices à la dénitrification, si la teneur en eau est suffisante [106].

De nombreux travaux concernent l'influence de l'apport de divers substrats carbonés sur l'activité dénitrifiante des sols. L'enrichissement par les glucides présente l'inconvénient de permettre le développement de nombreux microorganismes qui entrent en compétition avec la microflore dénitrifiante et peuvent également produire de l'hydrogène lors de la fermentation des glucides. Les substrats carbonés non fermentescibles sont beaucoup plus sélectifs et peuvent aboutir à des résultats remarquables. Divers autres substrats ont été utilisés avec plus ou moins de succès. La luzerne donne de meilleurs résultats que la paille d'avoine ou de blé [73, 165]. Selon Bremmer et Shaw [24], il faut davantage de paille de blé que de glucose pour obtenir la même activité dénitrifiante ; ce sont les composés hydrosolubles et les constituants facilement décomposables de la paille qui agissent sur le phénomène. Selon ces mêmes auteurs, l'ordre d'influence décroissant obtenu avec divers substrats serait le suivant : cellulose, paille, engrais vert, sciure, lignine ; l'assimilation possible de ces matériaux varie avec leur résistance à la décomposition microbienne. L'effet de la paille serait également fortement réduit par le compostage [24]. Enfin, Guiraud et Berlier [66] ont montré que l'incorporation de paille avait un effet dépressif sur la culture du ray-grass en pot, à cause d'une perte précoce d'azote par dénitri-

fication. Selon ces auteurs, l'effet dépressif de la paille n'aurait donc pas seulement pour cause l'immobilisation temporaire de l'azote sous forme organique.

L'action favorable du carbone organique sur l'activité dénitrifiante d'un sol se retrouve également lorsque l'on examine l'influence des plantes sur le phénomène. Mais cela constitue un chapitre spécial qui sera abordé un peu plus loin.

4) *pH.*

La vitesse de dénitrification est très faible en milieu acide (pH 3,6 à 4,8) [24, 73, 165] et augmente avec le pH [70] pour devenir rapide à pH 8-8,6 [24, 58, 106] ; la dénitrification cesse à partir de pH 10,5 [106]. Selon Broadbent [25] et Wijler et Delwiche [165], l'optimum se situerait vers pH 6-6,3. Pour Valera et Alexander [154], la dénitrification ne serait conséquente que dans des habitats voisins de la neutralité, alors que d'autres auteurs ont trouvé une activité dénitrifiante appréciable dans une large gamme de pH [48, 77, 78, 82]. Selon Khan et Moore [77, 78], le pH ne serait pas un facteur limitant pour la dénitrification. Dans des sols de rizière, seule une corrélation faiblement significative a été mise en évidence entre l'activité dénitrifiante et le pH [54].

S'il intervient sur la vitesse de la dénitrification, le pH agit également sur l'accumulation des intermédiaires de la dénitrification. C'est ainsi que l'on observe une accumulation de nitrite à pH alcalin par suite de la faible vitesse de réduction de NO_2^- en milieu alcalin ; par contre, le nitrite constitue un intermédiaire très fugace à bas pH [37, 50]. Le facteur limitant la dénitrification serait la réduction de NO_3^- dans les sols acides et la réduction de NO_2^- dans les sols alcalins [37]. Par ailleurs, on observe souvent une production d'oxyde nitrique à pH acide, qui semblerait provenir d'une réduction chimique du nitrite [106, 165]. Une corrélation inverse hautement significative a été décelée entre l'accumulation de NO et le pH de sols de rizière [50]. Enfin, au-dessous de pH 7, le produit final majeur de la dénitrification est l'oxyde nitreux, tandis qu'à la neutralité, le N_2O ne s'accumule pas [37, 106, 165] ; les mêmes observations ont été effectuées dans des sols de rizières [50] ; la réduction du N_2O est inhibée à pH acide ou alcalin, tandis qu'à pH neutre, l'oxyde nitreux est rapidement réduit en azote.

5) *Température.*

L'activité dénitrifiante d'un sol est en étroite relation avec la température [11, 15, 24, 58, 106, 159]. Presque négligeable de 3 à

5° C [15, 24, 106, 133], elle augmente avec la température pour atteindre un optimum qui se situe aux environs de 60 à 65° [24, 106] et cesse entre 70 et 85°. Selon Nömmik [106], la dénitrification est déjà importante à 12-13° et peut ainsi entraîner une perte d'azote appréciable dans les champs des régions tempérées, pendant les mois pluvieux d'automne. Un effet stimulant de l'alternance gel-réchauffement a été signalé [94, 133] ; plus cette alternance est fréquente et plus l'écart de température est fort, plus grande est l'activation. L'expérience de Nömmik [106], conduite à une pression partielle d'O_2 de 80 à 170 mm de mercure, a montré l'existence d'une forte corrélation positive entre la dénitrification et la consommation d'oxygène aux différentes températures. Pour Woldendorp [169], la température influe également sur l'activité microbienne générale, sur la solubilité d'O_2 et sa vitesse de diffusion dans le sol, d'où l'impossibilité de faire la part exacte de l'influence de la température sur la dénitrification en conditions aérobies. Selon Bremner et Shaw [24], la vitesse de dénitrification dans le sol varie très peu de 25 à 60°. Enfin, Garcia [51] a récemment montré l'existence de deux maximums pour la réduction de N_2O par un sol de rizière, à 37 et à 65° ; la deuxième température correspond à l'activité optimale d'une bactérie dénitrifiante thermophile, *Bacillus thermodenitrificans*. En culture pure, l'optimum d'activité des bactéries dénitrifiantes se situe entre 30 et 37°.

Selon Nömmik [106], N_2O serait le produit majeur de la dénitrification à basse température, tandis qu'à haute température, N_2 s'accumulerait. Pour Bailey et Beauchamp [15], il y aurait une inhibition complète de la réduction de NO_3^- à 5°, mais la réduction de NO_2^- continuerait lentement ; l'abaissement de température ne modifierait pas l'accumulation de N_2O, mais entraînerait une diminution de production de N_2 et une augmentation de la quantité de NO. Ce dernier gaz proviendrait d'une réduction chimique du nitrite.

6) *Salinité.*

Ce facteur peut se révéler important dans les sols salés comme les sols de delta ou les sols de rizière de la côte ouest de l'Afrique. Pour 29 sols de rizière du Sénégal, on a noté une corrélation des rangs inverse qui est hautement significative entre l'activité dénitrifiante potentielle et la teneur en chlorures. Une corrélation identique existe également entre le nombre initial de bactéries dénitrifiantes et la teneur en chlorures [54]. Lorsque l'on enrichit un sol non salé avec des quantités croissantes de NaCl, l'activité dénitrifiante

diminue ; une teneur de 10 mg Cl^-/g de sol semble constituer le seuil de tolérance.

7) *Teneur en argile.*

Redman et Patrick [128] ont signalé l'existence d'une forte corrélation entre la vitesse de réduction du nitrate et la teneur en argile de 26 sols hydromorphes de Louisiane, avec un coefficient de corrélation de 0,820. Cependant, cette corrélation n'a pas été retrouvée sur 29 sols de rizières du Sénégal [54].

V. — MÉCANISME ET ÉTAPES INTERMÉDIAIRES

Différents schémas ont été proposés pour expliquer la succession des réactions qui interviennent dans la réduction du nitrate en gaz (N_2O et N_2). D'après Kluyver [79], le nitrite serait réduit en un composé hypothétique, le radical nitroxyle HNO qui se dimériserait en un composé très instable, l'acide hyponitreux $HO - N = N - OH$. Ce dernier donnerait N_2O par déshydratation et N_2 par hydrogénation ou réduction :

$$2HNO_3 \rightarrow 2HNO_2 \rightarrow 2HNO \rightarrow HO - N = N - OH \begin{cases} \nearrow N_2O \\ \searrow N_2 \end{cases}$$

D'autres composés ont été proposés pour le remplacement du nitroxyle et de l'hyponitrite, notamment la nitramide $\begin{matrix} H \\ H \end{matrix}\!\!>\!N - N<\!\!\begin{matrix} O \\ O \end{matrix}$ et l'hydroxylamine NH_2OH, de même que la nitrohydroxylamine NO_2NHOH. Mais aucune preuve formelle n'a pu être établie quant à la présence de l'un de ces composés dans le sol ou dans le milieu de culture d'une bactérie dénitrifiante. En outre, ces corps sont très instables pour la plupart et se décomposent spontanément en donnant N_2, N_2O et parfois NO.

Actuellement, on a tendance à considérer l'oxyde nitrique comme l'unique intermédiaire entre le nitrite et l'oxyde nitreux :

$$2NO_3^- \rightarrow 2NO_2^- \rightarrow 2NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2.$$

En effet, cette séquence a été établie avec certitude chez des bactéries appartenant à 5 genres différents [16, 72, 92, 117] parmi les 9 dans lesquels se rencontrent des espèces véritablement dénitrifiantes. Le lecteur trouvera un exposé des connaissances actuelles sur ce

point dans les récentes monographies de Payne [114] et de Pichinoty [117].

Cependant, ces présomptions ne semblent pas confirmées dans les études menées sur les sols. Il est indéniable que le nitrite constitue le premier intermédiaire de la dénitrification. Comme nous l'avons déjà vu, il s'accumule dans les sols alcalins, alors qu'on ne le décèle pas en grande quantité dans les sols acides où il est rapidement réduit.

Une production de NO au cours de la réduction du nitrate dans les sols a été signalée par plusieurs auteurs [31, 50, 106, 107, 134, 156, 157, 165] mais elle n'intervient pas toujours [37, 50, 156]. En général, les quantités détectées sont très faibles [50, 134, 156], au plus égales à 5 % du nitrate ajouté [31].

Cependant, Wijler et Delwiche [165] ont décelé 15 % de NO dans un sol acide et Garcia [50] jusqu'à 60 % dans un sol de rizière de pH 4,7. En enrichissant des sols forestiers en nitrite, Nömmik et Thorin [107] ont décelé 30 % de NO à pH 7,3. Selon Wijler et Delwiche [165], NO apparaît seulement si la teneur en eau est basse et l'oxygène absent. Cette production occasionnelle d'oxyde nitrique est attribuée à une décomposition chimique du nitrique en milieu acide [31, 106, 107, 129, 165] suivant la réaction

$$3HNO_2 \rightleftarrows 2NO + HNO_3 + H_2O.$$

Selon Nömmik [106], la réaction chimique a lieu même à pH 6,4 en présence d'une grande quantité d'ions Fe^{++}. Wijler et Delwiche [165] ont observé la formation de NO à pH 7,2 à un faible taux d'humidité. Une corrélation étroite a été mise en évidence entre la quantité de NO accumulée lors d'études effectuées en atmosphère confinée et la quantité de nitrite détectée [31, 50] de même qu'une corrélation inverse entre la quantité de NO et le pH d'une série de sols de rizière [50]. Par ailleurs, la production de NO, quand elle a lieu, est encore décelable dans les sols stérilisés et enrichis en nitrite [107]. Van Cleemput et Baert [157] ont même détecté l'oxyde nitrique dans des sols irradiés par ^{60}Co à la dose de 2,5 Mrad, alors qu'il n'y en avait pas dans les mêmes sols non irradiés. Cependant, en apportant 100 ppm de $N - NO_2^-$ dans 4 sols de rizière stérilisés durant 30 min à 120° et ayant produit plus de 25 % de NO lors de la dénitrification de NO_3^-, Garcia [50] n'a pu déceler aucune trace de NO après plusieurs jours d'incubation à 30°.

Dans tous les cas où une formation de NO a été observée, ce composé est ultérieurement réduit puisqu'il disparaît toujours de la phase gazeuse en donnant N_2O et N_2. Quand on introduit NO dans un sol, il est réduit lentement, la période de latence étant assez

longue [106]. Selon Cady et Bartholomew [33], il y aurait formation, dans les premiers stades de la dénitrification, d'autres composés qui agiraient sur les vitesses de réduction de NO_3^-, NO_2^- et NO. Étudiant la séquence des produits formés au cours de la dénitrification dans certains sols, plusieurs auteurs ont mis en évidence une perte momentanée d'azote en totalisant les composés azotés déterminés ; en fin d'expérience, la presque totalité de l'azote initial est cependant retrouvée sous forme de N_2 [50, 106]. Nömmik [106] attribue cette perte à l'accumulation d'un ou plusieurs composés intermédiaires non détectés par l'analyse ou bien à l'inhibition momentanée du dégagement de N_2O et N_2, la solubilité élevée de N_2O n'expliquant qu'en partie cette perte.

Quand on étudie la dénitrification dans les sols, on assiste toujours à une formation de N_2O ; lorsque les expériences sont conduites en atmosphère confinée, ce gaz est ultérieurement réduit en N_2, produit final de la dénitrification. Nous avons déjà vu que les proportions relatives de N_2O et N_2 dépendaient du pH, de la teneur en eau et (ou) de la température. N_2O prédomine également quand la concentration de nitrate est forte, car sa réduction ne commence que lorsque la majeure partie de NO_3^- a disparu [106]. Comme N_2O est très soluble dans l'eau, les sols submergés favorisent sa réduction en N_2, alors qu'il a tendance, en sols exondés, à s'échapper dans l'atmosphère où sa concentration est d'environ 0,5 vpm. A l'aide de l'azote marqué, Nömmik [106] a pu établir avec certitude que N_2O est un précurseur obligatoire de N_2 dans les sols, assertion admise par d'autres auteurs [31, 37, 156].

VI. — EFFET RHIZOSPHÈRE

Les études consacrées jusqu'à présent à l'influence des plantes vivantes sur le processus de dénitrification ne sont pas très nombreuses si on les compare aux innombrables expériences se rapportant à ce processus. Comme nous l'avons déjà vu, l'oxygène est le facteur majeur qui régit la dénitrification. Ainsi distinguerons-nous, pour l'effet rhizosphère, le cas des plantes en sol exondé (dont les racines consomment de l'oxygène) et le cas des plantes en sol inondé (dont les racines exsudent de l'oxygène).

1) *Plantes en sol exondé.*

Diverses études de dénitrification ont été effectuées dans la rhizosphère du blé [130, 142, 151], du haricot, du maïs, de l'orge [102],

du pois [168] et de plusieurs plantes fourragères [22, 131, 167].

Dans une revue des travaux russes sur la rhizosphère, Krasil'nikov [80] a constaté que, par rapport aux observations concernant le sol nu, le nitrate est absent de la zone des racines de différentes plantes, ou présent en faible quantité durant les premiers stades de la croissance et en fin de végétation. Les bactéries dénitrifiantes sont très nombreuses dans la rhizosphère et se chiffrent par millions voire par billions par gramme de sol sec [140]. Pour le blé, Rivière [130] a constaté un effet rhizosphère positif sur le nombre de bactéries dénitrifiantes à la germination, au tallage et à l'épiaison, avec un maximum au moment du tallage quand la plante a des besoins nutritifs accrus. Michoustine et coll. [102] ont montré que la perte en nitrate était maximale à la floraison du haricot et à l'épiaison du maïs ; pour cette dernière plante, le calcul de la quantité de carbone nécessaire à la perte d'azote constatée donnait un chiffre très nettement inférieur à l'estimation du carbone fourni par les exsudats racinaires. Au stade de l'épiaison, par exemple, pour un poids sec de matériel végétal de 70 g, il y a eu une perte de 264 mg d'azote ayant nécessité la présence de 684 mg de carbone ; or la quantité de carbone estimée à ce stade de la croissance du maïs, dans les exsudats et les débris racinaires, est de 3 000 à 7 000 mg.

Selon Allison [5], les pertes en azote seraient plus faibles dans les sols recouverts de plantes qu'en sol nu, car l'exportation par les plantes préviendrait la dénitrification. Woldendorp [166, 167, 168] conteste cette hypothèse dans une étude de la perte d'azote sous prairie. Selon cet auteur, il existerait un effet stimulant des plantes sur la dénitrification ; il résulterait de la consommation d'O_2 par les racines et de l'existence d'une microflore rhizosphérique active. La consommation d'O_2, mesurée au respiromètre de Warburg, est 20 fois plus grande en présence de racines vivantes que dans le cas de racines mortes. Les racines sont entourées d'une petite pellicule d'eau dans laquelle la pression partielle d'O_2 est presque nulle ; des conditions anaérobies nécessaires à une activité dénitrifiante élevée se rencontreront donc dans un sol planté. Selon Woldendorp [168], 10 à 20 % des engrais seraient perdus aux Pays-Bas sous l'influence de ce facteur. En comparant un sol stérile et un sol non stérile, l'auteur attribue, dans le cas de plantules de pois de 10 jours, 65 % de la consommation d'O_2 aux racines et 35 % aux microorganismes de la rhizosphère.

La dénitrification est également stimulée par les exsudations racinaires. Woldendorp [166, 167, 168] l'a démontré à l'aide de plantules cultivées sur un sol artificiel dépourvu de matière organique, et disposées dans les fioles de mesure d'un respiromètre de Warburg,

sous atmosphère anaérobie et en présence de nitrate. L'effet supérieur du pois par rapport au ray-grass, constaté lors de cette expérience, serait à attribuer, selon l'auteur, aux acides aminés excrétés en plus grande quantité par le pois. Des expériences avec des plantules à système racinaire stérile ensemencé par *Pseudomonas* sp. ont montré que cette bactérie peut utiliser les exsudats racinaires comme donneurs d'H^+ pour la dénitrification, tandis que *Bacillus* sp. en est incapable. Selon Woldendorp, les bâtonnets à Gram-négatif seraient les principaux responsables de la dénitrification sous prairie, et l'effet favorable des acides aminés découlerait du transfert rapide des protons au nitrate pendant la désamination de l'acide. Au cours d'une expérience sur la dénitrification à l'aide de racines excisées de plants de fétuque âgés d'un mois, Brar [22] a constaté que les racines, en respirant, entraînent une déficience en O_2 dans leur proche environnement, déficience favorable à la réduction du nitrate, mais les racines excisées ne fournissent pas suffisamment de substrats pour réduire en gaz le nitrite formé.

Enfin, tout récemment, à l'aide d'un dispositif spécial, Stefanson [141, 142, 143, 144, 145] a montré que les produits gazeux de la dénitrification sont plus abondants dans un sol portant des plants de blé et renfermant différentes quantités d'eau. En présence des plantes, on obtient beaucoup plus de N_2 que de N_2O, alors qu'en sol nu, on obtient le contraire. Selon l'auteur, la réduction du nitrate en azote serait directement influencée par la rhizosphère : en sol non planté, N_2O ne serait pas un précurseur obligatoire de N_2. A notre avis, une autre explication peut être donnée : en effet, en sol nu, N_2O serait libéré dans l'atmosphère au fur et à mesure de sa production, surtout si le sol n'est pas riche en carbone organique, tandis qu'en présence de plantes, les exsudats racinaires riches en substances carbonées directement assimilables permettraient la réduction de N_2O au fur et à mesure de sa production et entraîneraient une libération supérieure de N_2 dans l'atmosphère.

2) *Plantes en sol inondé.*

Il s'agit essentiellement du riz. Comme nous l'avons déjà vu, les pertes d'azote par dénitrification en sol inondé sont assez importantes, malgré l'emploi d'engrais ammoniacaux, et résultent principalement d'une nitrification préalable de NH_4^+ dans la mince couche de sol oxygénée au contact direct de l'eau de submersion et dans la zone aérobie de la rhizosphère du riz, engendrée par l'exsudation d'O_2 par les racines.

De très nombreux travaux ont en effet montré l'existence d'une

exsudation d'oxygène par les racines de riz [2, 9, 17, 20, 74, 83, 158]. Van Raalte [158] était l'un des premiers à montrer qu'O_2 est présent dans le cortex des racines et provient d'un transport des parties aériennes vers les racines. Alberda [2], dans une revue de la littérature concernant ce problème a montré que le riz développe, à la surface du sol, un tapis de fines racines abondamment ramifiées qui seraient capables de prélever l'oxygène du milieu qui serait transporté dans d'autres parties du système racinaire. Ces racines se développeraient en fin de tallage et demeureraient actives jusqu'à la maturité des graines. Selon Bouldin [20], la rhizosphère du riz ne serait pas beaucoup oxydée dans la région du sommet des racines ; par contre, la zone aérobie serait plus étendue dans les parties les plus âgées dans lesquelles les racines possèdent de larges espaces intercellulaires remplis d'air. Pour Armstrong [9], le riz peut tolérer des conditions très réductrices parce qu'il possède au niveau des racines un fort pouvoir oxydant résultant de la fourniture interne d'oxygène. Selon cet auteur, il existerait une différence entre les variétés de riz, en ce qui concerne la diffusion d'O_2 ; et les petites racines latérales pourraient oxygéner une zone aussi étendue sinon plus grande que la racine primaire qui leur a donné naissance. Enfin, Luxmoore et Stolzy [83] ont calculé qu'une racine de riz de 20 cm de long et de 0,2 cm de diamètre exsuderait 5 à 7 % d'O_2 au sommet de la racine ; un accroissement du diamètre entraînerait une augmentation de la concentration d'O_2 à l'intérieur et particulièrement le long des parois de la racine.

Il semble que le nombre de bactéries dénitrifiantes soit nettement plus élevé dans la rhizosphère du riz que dans le sol éloigné des racines. Selon Wu [171], ce nombre serait faible au début de la croissance et augmenterait brusquement en fin de tallage. Dans 20 des 23 sols de rizière du Sénégal étudiés, Garcia [49] a trouvé un rapport R/S (*) supérieur à 1. Cependant, Mahmoud et Ibrahim [87] ont observé, dans des sols de rizière d'Égypte, une densité de bactéries dénitrifiantes plus faible dans la rhizosphère que dans les sols non plantés. Mais il convient de rappeler qu'en aérobiose, les bactéries dénitrifiantes sont capables de se développer sans dissimiler le nitrate, donc, que leur présence en plus ou moins grand nombre ne reflète pas nécessairement l'importance du processus de dénitrification.

L'étude de la dénitrification dans la rhizosphère du riz est encore très fragmentaire. De et Digar [40], puis Broadbent et Tusneem [28] ont signalé, lors d'essais en pots et au champ, que la culture du riz

(*) R/S = nombre de bactéries du rhizoplan/nombre de bactéries dans le sol éloigné.

diminuait la perte d'azote observée lors d'un apport d'engrais ammoniacal. Cela résulterait de l'absorption de NH_4^+ par les plantes avant qu'il ne soit mobilisé puis perdu dans la séquence nitrification-dénitrification. Cette séquence se présente-t-elle effectivement dans la rhizosphère du riz ?

En utilisant le test statistique de la corrélation des rangs [18], Garcia [49] a observé, dans des cultures de riz en boîtes de plastique [45], un effet stimulant du riz sur l'activité dénitrifiante potentielle. Cette stimulation, strictement localisée à la mince pellicule de sol adhérant aux racines, est d'autant plus marquée que le sol est plus pauvre en carbone organique. Une corrélation positive hautement significative a été mise en évidence entre le poids sec de matériel végétal et l'activité dénitrifiante potentielle des bactéries de la rhizosphère ; comme l'exsudation racinaire est liée à la quantité de matériel végétal [85], la dénitrification potentielle serait donc en relation avec la quantité d'exsudats racinaires. Ce résultat a été confirmé par celui de la mesure de la réduction de N_2O qui permet d'estimer la dénitrification [51]. Avec cette méthode, aucune activité N_2O-réductase n'a été décelée dans la rhizosphère d'un riz de trois semaines, au moment du prélèvement. Cette absence d'activité dénitrifiante initiale peut résulter d'une absence de nitrification de NH_4^+ du sol (il n'y a pas eu addition d'engrais dans cette expérience) ou de la présence de conditions défavorables telle la libération d'O_2 dans la rhizosphère. L'application de la méthode de réduction de N_2O a cependant permis de déceler une activité dénitrifiante au moment du prélèvement, à différents stades de croissance du riz, dans des échantillons prélevés en pots et dans les champs [53] ; l'effet rhizosphère positif du riz sur la dénitrification a également pu être confirmé [53].

Par ailleurs, cette méthode a permis de démontrer la possibilité de dénitrification dans la rhizosphère du riz, malgré la présence d'O_2 excrété par les racines [52]. En effet, après préincubation en présence de N_2O, dans un dispositif approprié (une rhizosphère de riz représentée par le système plantule âgée de trois semaines et 15 g de sol dans lesquels elle s'est développée, en tube de verre), l'activité N_2O-réductase mesurée en 6 h est quatre fois plus élevée dans la rhizosphère — donc malgré la présence de la plante vivante — que dans le sol témoin non planté lorsque N_2O est introduit au contact même du sol, au travers d'un tamis « Inox » de 200 μ. Quand la préincubation est effectuée par introduction de N_2O au contact de la partie aérienne de la plantule enfermée dans un tube à essai maintenu par un joint de caoutchouc, l'activité de la rhizosphère est deux fois moins élevée, car la zone de sol atteinte par N_2O — qui diffuse

probablement par la même voie qu'O_2— est plus restreinte dans ce cas.

Cependant, puisqu'il y a eu induction de l'enzyme responsable de l'activité, induction qui est strictement inhibée par O_2 [116], le N_2O a probablement diffusé dans une zone du sol où l'influence d'O_2 ne s'est pas manifestée, mais qui est atteinte par les exsudats racinaires puisque l'activité y est plus grande que dans le sol nu. Il y aurait donc, dans la rhizosphère du riz, des zones anaérobies dans lesquelles les processus biologiques peuvent se manifester avec une plus grande intensité que dans le sol non planté, par suite de la présence d'une plus grande quantité de substances directement assimilables et d'une densité bactérienne plus élevée.

VII. — IMPORTANCE EFFECTIVE DE LA DÉNITRIFICATION DANS LE SOL

On reconnaît actuellement deux catégories de pertes d'azote par dénitrification [46].

1) *Les pertes normales.*

Elles sont lentes et progressives et découleraient de l'existence dans le sol — même bien drainé — de microhabitats anaérobies favorables à la dénitrification du nitrate apporté au sol sous forme d'engrais ou formé par nitrification dans les microsites voisins, aérobies [64]. Ces pertes peuvent représenter jusqu'à 10 et même 15 % de la production annuelle et de l'apport d'azote nitrique [46].

2) *Les pertes accidentelles.*

Elles sont rapides et importantes et elles apparaissent lorsque les conditions optimales pour la dénitrification sont réalisées, telles que la présence d'une quantité appréciable de nitrate dans un sol riche en carbone organique, l'anaérobiose consécutive aux pluies ou à l'irrigation, et une température assez élevée. Dans les régions tempérées, ces conditions peuvent se rencontrer en été ou pendant les mois pluvieux d'automne [106] et surtout dans les prairies [168]. Dans les régions tropicales, les pertes d'azote peuvent être considérables dans les rizières.

3) *Les remèdes.*

Pour réduire les pertes par dénitrification, on conseille généralement l'apport d'engrais sous forme ammoniacale dans tous les cas

où NH_4^+ est absorbé préférentiellement par la culture, notamment pour le riz. On peut également employer des inhibiteurs de nitrification [29, 59, 112, 122] pour réduire la formation de NO_3^- à partir de l'engrais ammoniacal. Enfin, il est conseillé de fractionner les apports de matière organique fraîche qui stimulent la microflore dénitrifiante.

Une inhibition spécifique partielle de la dénitrification a été signalée, après usage de pesticides [12, 103] et actuellement plusieurs recherches dans ce sens sont en cours au Japon. Rappelons, à ce propos, que la microflore dénitrifiante peut avoir une action bénéfique sur le sol — notamment en sol submergé — en éliminant certains acides toxiques pour les cultures [171].

RÉFÉRENCES

[1] Abichandani, C. F. & Patnaik, S., Nitrogen changes and fertilizer losses in lowland waterlogged soils. *J. Indian Soc. Soil Sci.*, 1958, *6*, 87-93.

[2] Alberda, T., Growth and root development of lowland rice and its relation to oxygen supply. *Plant a. Soil*, 1953, *5*, 1-28.

[3] Alecksic, Z., Broeshart, H. & Middelboe, V., Shallow depth placement of $(NH_4)_2SO_4$ in submerged rice soils as related to gaseous losses of fertilizer nitrogen and fertilizer efficiency. *Plant a. Soil*, 1968, *24*, 338-342.

[4] Alexander, M., « Introduction to soil microbiology ». John Wiley & Sons, New York, 1961.

[5] Allison, F. E., The fate of nitrogen applied to soils. *Advanc. Agron.*, 1966, *18*, 219-258.

[6] Allison, F. E., Carter, J. N. & Sterling, L. D., The effect of partial pressure of oxygen on denitrification in soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1960, *24*, 283-285.

[7] Ambroz, A., *Denitrobacterium thermophilum* spec. *nova*, ein Beitrag zur Biologie der thermophilen Bakterien. *Zentrbl. Bakt.*, 1913, *37*, 3-16.

[8] Aomine, S., A review of research on redox potentials of paddy soils in Japan. *Soil Sci.*, 1962, *94*, 6-13.

[9] Armstrong, W., Rhizosphere oxidation in rice: an analysis of intervarietal differences in oxygen flux from the roots. *Plant. Physiol.*, 1969, *22*, 296-303.

[10] Arnold, P. W., Losses of nitrous oxide from soil. *J. Soil Sci.*, 1954, *5*, 116-138.

[11] Avnimelech, Y., Nitrate transformation in peat. *Soil Sci.*, 1971, *111*, 113-118.

[12] Azad, M. I. & Khan, A. A., Reduction of nitrogen losses through denitrification from paddy soil by the application of pesticides. *West Pak. J. Agr. Res.*, 1968, *6*, 128-133.

[13] Baalsrud, K. & Baalsrud, K. S., Studies on *Thiobacillus denitrificans*. *Arch. Mikrobiol.*, 1954, *20*, 34-62.

[14] BAILEY, L. D. & BEAUCHAMP, E. G., Nitrate reduction and redox potentials measured with permanently and temporarily placed platinum electrodes in saturated soils. *Canad. J. Soil Sci.*, 1971, *51*, 51-58.

[15] BAILEY, L. D. & BEAUCHAMP, E. G., Effects of temperature on nitrate and nitrite ion reduction, nitrogenous gas production and redox potential in a saturated soil. *Canad. J. Soil Sci.*, 1973, *53*, 213-218.

[16] BALDENSPERGER, J. & GARCIA, J.-L., Reduction of oxidized nitrogen compounds by a new-strain of *Thiobacillus denitrificans*. *Arch. Mikrobiol.*, 1975 (sous presse).

[17] BARBER, D. A., EBERT, M. & EVANS, N. T. S., The movement of 015 through barley and rice plants. *J. exp. Botany*, 1962, *13*, 397-403.

[18] BAUZON, D., van den DRIESSCHE, R. & DOMMERGUES, Y., L'effet litière. I. Influence *in situ* des litières forestières sur quelques caractéristiques biologiques des sols. *Oecol. Plant*, 1969, *4*, 99-122.

[19] BOLLAG, J. M., ORCUTT, M. L. & BOLLAG, B., Denitrification by isolated soil bacteria under various environmental conditions. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1970, *34*, 875-879.

[20] BOULDIN, D. R., Speculations on the oxidation-reduction status of the rhizosphere of rice roots in submerged soils. *Techn. Repts. Ser. Int. At. Energy Agency*, 1958, *65*, 128-139.

[21] BRANDT, G. H., WOLCOTT, A. R. & ERICKSON, A. E., Nitrogen transformations in soil as related to structure, moisture and oxygen diffusion rate. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1964, *28*, 71-75.

[22] BRAR, S. S., Influence of roots on denitrification. *Plant a. Soil*, 1972, *36*, 713-715.

[23] BREMNER, J. M., Methods of soils analysis, *in* « Inorganic forms of nitrogen » (part 2) (C. A. Black), Amer. Soc. Agron. Inc. Publ., Madison, 1965.

[24] BREMNER, J. M. & SHAW, K., Denitrification in soil. II. Factors affecting denitrification. *J. agric. Sci.*, 1958, *51*, 40-52.

[25] BROADBENT, F. E., Denitrification in some California soils. *Soil Sci.*, 1951, *72*, 129-138.

[26] BROADBENT, F. E. & CLARK, F., Denitrification, *in* « Soil nitrogen » (Bartholomew W. V. & Clark F. E.) (p. 344-359). Amer. Soc. Agron. Inc., Madison, 1965.

[27] BROADBENT, F. E. & STOJANOVIC, B. F., The effect of partial pressure of oxygen on some soil nitrogen transformations. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1952, *16*, 359-363.

[28] BROADBENT, F. E. & TUSNEEM, M. E., Losses of nitrogen from some flooded soils in tracer experiments. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1971, *35*, 922-926.

[29] BUNDY, L. G. & BREMNER, J. M., Inhibition of nitrification in soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1973, *37*, 396-398.

[30] BURFORD, J. R. & MILLINGTON, R. J., Nitrous oxide in the atmosphere of a red-brown earth. 9th Int. Congr. Soil Sci., Adelaïde II, 1960, 505-511.

[31] CADY, F. B. & BARTHOLOMEW, M. V., Sequential products of anaerobic denitrification in Norfolk soil material. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1960, *24*, 477-482.

[32] CADY, F. B. & BARTHOLOMEW, W. V., Influence of low pO_2 on denitrification processes and products. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1961, *25*, 362-365.

[33] CADY, F. B. & BARTHOLOMEW, W. V., Investigations of nitric oxide reactions in soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1963, *27*, 546-549.

[34] Carter, J. N. & Allison, F. E., Investigations on denitrification in well-aerated soils. *Soil Sci.*, 1960, *90*, 173-177.

[35] Cawse, P. A. & Sheldon, D., Rapid reduction of nitrate in soil remoistened after air-drying. *J. agric. Sci.*, 1972, *78*, 405-412.

[36] Chatelain, R., Réduction des nitrites par *Alcaligenes odorans* var. *viridans*. *Ann. Inst. Pasteur*, 1969, *116*, 498-500.

[37] Cooper, G. S. & Smith, R. L., Sequence of products formed during denitrification in some diverse western soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1963, *27*, 659-662.

[38] Corbet, A. S. & Wooldridge, W. R., The nitrogen cycle in biological systems. 3. Aerobic denitrification in soils. *Biochem. J.*, 1940, *34*, 1036-1040.

[39] Davis, D. H., Doudoroff, M. & Stanier, R. Y., Proposal to reject the genus *Hydrogenomonas*: taxonomic implications. *Int. J. syst. Bact.*, 1969, *19*, 375-390.

[40] De, P. K. & Digar, S., Influence of the rice crop on the loss of nitrogen gas from water-logged soils. *J. agric. Sci.*, 1955, *45*, 280-282.

[41] Deherain, P. P., La réduction des nitrates dans la terre arable. *C. R. Acad. Sci.* (Paris), 1897, *124*, 269-273.

[42] Deherain, P. P. & Maquenne, L., Sur la réduction des nitrates dans la terre arable. *C. R. Acad. Sci.* (Paris), 1882, *95*, 691-693.

[43] Delaporte, B., Trois nouvelles espèces de *Bacillus* : *Bacillus similabadius* n. sp., *Bacillus longisporus* n. sp. et *Bacillus nitritollens* n. sp. *Ann. Inst. Pasteur*, 1972, *123*, 821-834.

[44] Delwiche, C. C., Denitrification, *in* « Inorganic nitrogen metabolism », 1955 (Symposium, McCollum. Pratt Institute, Baltimore) (McElroy W. D. & Glass B.) (p. 233-259). The Johns Hopkins Press, Baltimore, 1956.

[45] Dommergues, Y., Combremont, R., Beck, G. & Ollat, C., Note préliminaire concernant la sulfato-réduction rhizosphérique dans un sol salin tunisien. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 1969, *6*, 115-129.

[46] Dommergues, Y. & Mangenot, F., « Écologie microbienne du sol ». Masson & Cie, Paris, 1970.

[47] Ekpete, D. M. & Cornfield, A. H., Losses, through denitrification, from soil of applied inorganic nitrogen even at low moisture content. *Nature* (Lond.), 1964, *201*, 322-323.

[48] Ekpete, D. M. & Cornfield, A. H., Effect of pH and addition of organic materials on denitrification losses from soil. *Nature* (Lond.), 1965, *208*, 1200.

[49] Garcia, J.-L., Influence de la rhizosphère du riz sur l'activité dénitrifiante potentielle des sols de rizières du Sénégal. *Oecol. Plant.*, 1973, *8*, 315-323.

[50] Garcia, J.-L., Séquence des produits formés au cours de la dénitrification dans les sols de rizières du Sénégal. *Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur)*, 1973, *124 B*, 351-362.

[51] Garcia, J.-L., Réduction de l'oxyde nitreux dans les sols de rizières du Sénégal : mesure de l'activité dénitrifiante. *Soil Biol. Biochem.*, 1974, *6*, 79-84.

[52] Garcia, J.-L., Effet rhizosphère du riz sur la dénitrification. *Soil Biol. Biochem.*, 1975, *7* (sous presse).

[53] Garcia, J.-L., Évaluation de la dénitrification dans les rizières par la méthode de réduction de N_2O. *Soil Biol. Biochem.*, 1975, *7* (sous presse).

[54] GARCIA, J.-L., RAIMBAULT, M., JACQ, V., RINAUDO, G. & ROGER, P., Activités microbiennes dans les sols de rizières du Sénégal : relations avec les caractéristiques physico-chimiques et influence de la rhizosphère. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 1974, *11*, 169-185.

[55] GAYON, U. & DUPETIT, G., Sur la fermentation des nitrates. *C. R. Acad. Sci.* (Paris), 1882, *95*, 644-646.

[56] GAYON, U. & DUPETIT, G., Sur la transformation des nitrates en nitrites. *C. R. Acad. Sci.* (Paris), 1882, *95*, 1365-1367.

[57] GAYON, U. & DUPETIT, G., Recherches sur la réduction des nitrates par les infiniments petits. *Soc. Sci. Phys. Nat. Bordeaux*, 1886, *2* (sér. 3), 201-307.

[58] GILMOUR, C. M., TERESA, G. & BOLLEN, W. B., Determination of soil nitrogen losses in palouse soils. *Bact. Proc.*, 1957, *57*, 9 (A3).

[59] GORING, C. A. I., Control of nitrification by 2-chloro-6-trichloromethyl pyridine. *Soil Sci.*, 1962, *93*, 211-218.

[60] GREENLAND, D. J., Is aerobic denitrification important in tropical soils ? 6th Int. Congr. Soil Sci., 1956, B, 765-769.

[61] GREENLAND, D. J., Denitrification in some tropical soils. *J. agric. Sci.*, 1962, *58*, 227-233.

[62] GREENWOOD, D. J., Nitrification and nitrate dissimilation in soil. I. Method of studying nitrate dissimilation. *Plant a. Soil*, 1962, *17*, 365-377.

[63] GREENWOOD, D. J., Nitrification and nitrate dissimilation in soil. II. Effect of oxygen concentration. *Plant a. Soil.*, 1962, *17*, 378-391.

[64] GREENWOOD, D. J., Nitrogen transformations and the distribution of oxygen in soil. *Chem. Ind.*, 1963, 799-803.

[65] GUIRAUD, G. & BERLIER, Y., Détermination quantitative et isotopique, par spectrométrie de masse, des composés gazeux produits dans la dénitrification. *Chim. anal.*, 1970, *52*, 53-56.

[66] GUIRAUD, G. & BERLIER, Y., Étude avec l'aide de l'azote 15, de la dénitrification dans le sol notamment en présence de paille enfouie. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 1969, *55*, 1000-1007.

[67] HAUCK, R. D., Soil and fertilizer nitrogen. A review of recent work and commentary. 9th Int. Congr. Soil Sci. Adelaïde II, 1968, 475-486.

[68] HAUCK, R. D. & MELSTED, S. W., Some aspects of the problem of evaluating denitrification in soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1956, *20*, 361-364.

[69] HAUCK, R. D., MELSTED, S. M. & YANKWICH, P. E., Use of an isotope distribution in nitrogen gas in the study of denitrification. *Soil Sci.*, 1958, *86*, 287-291.

[70] HILTBOLD, A. E. & ADAMS, F., Effect of nitrogen volatilization on soil acidity changes due to applied nitrogen. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1969, *24*, 45-47.

[71] HUTCHINSON, M., JOHNSTONE, K. I. & WHITE, D., Taxonomy of anaerobic *Thiobacilli*. *J. gen. Microbiol.*, 1967, *47*, 17-23.

[72] IWASAKI, H. & MATSUBARA, T., A nitrite reductase from *Achromobacter cycloclastes*. *J. Biochem.* (Tokyo), 1972, *71*, 645-652.

[73] JANSSON, S. L. & CLARK, F. E., Losses of nitrogen during decomposition of plant material in the presence of inorganic nitrogen. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1952, *16*, 330-334.

[74] JENSEN, C. R., STOLZY, L. H. & LETEY, J., Tracer studies of oxygen diffusion through roots of barley, corn and rice. *Soil Sci.*, 1967, *103*, 23-29.

[75] JONES, E. J., Loss of elemental nitrogen from soils under anaerobic conditions. *Soil Sci.*, 1951, *71*, 193-196.

[76] JORDAN, J. H. Jr, PATRICK, W. H. Jr & WILLIS, W. H., Nitrate reduction by bacteria isolated from waterlogged crowley soil. *Soil Sci.*, 1967, *104*, 129-133.

[77] KHAN, M. F. A. & MOORE, A. W., Losses of added nitrogen from some Alberta soils. *Soil Sci.*, 1968, *106*, 232-234.

[78] KHAN, M. F. A. & MOORE, A. W., Denitrifying capacity of some Alberta soils. *Canad. J. Soil Sci.*, 1968, *48*, 89-91.

[79] KLUYVER, A. J., Some aspects of nitrate reduction, *in* « Microbial metabolism », Symposium, Rome, 1953 (p. 71-91).

[80] KRASIL'NIKOV, N. A., Interaction between soil microorganisms and plants, *in* « Soil microorganisms and higher plants » (p. 279-304), 1968, Acad. Sci. USSR.

[81] LASKOWSKI, D. & MORAGAN, J. T., The effect of nitrate and nitrous oxide on hydrogen and methane accumulation in anaerobically incubated soils. *Plant a. Soil*, 1967, *27*, 357-368.

[82] LOEWENSTEIN, H., ENGLEBERT, L. E., ATTOE, O. T. & ALLEN, O. N., Nitrogen loss in gaseous form from soils as influenced by fertilizers and management. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1957, *21*, 397-400.

[83] LUXMOORE, R. J. & STOLSY, L. H., Oxygen diffusion in the soil-plant system. *Agron. J.*, 1970, *62*, 322-324.

[84] MACRAE, I. C., ANCAJAS, R. R. & SALANDANAN, S., The fate of nitrate nitrogen in some tropical soils following submergence. *Soil Sci.*, 1968, *105*, 327-334.

[85] MACURA, J., Interactions nutritionnelles plantes-bactéries et bases expérimentales de la bactérisation des graines. Rapport général. *Ann. Inst. Pasteur*, 1966, *111* (suppl.), 9-38.

[86] MAHENDRAPPA, M. K. & SMITH, R. L., Some effects of moisture on denitrification in acid and alkaline soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1967, *31*, 212-215.

[87] MAHMOUD, S. A. Z. & IBRAHIM, A. N., Studies on the rhizosphere microflora of rice. *Acta agron. Acad. Hung.*, 1970, *19*, 71-78.

[88] MANN, L. D., Anaerobiosis in soils. Measurement of parameters contributing to denitrification. *Diss. Abstr. Int. B.*, 1972, *33*, 2437.

[89] MANZANO, A. H., Tracer study of some nitrogen transformations in a soil under flooded conditions. *Diss. Abstr. Int. B.*, 1969, *29*, 4475.

[90] MARTIN, A. E. & Ross, P. J., A nitrogen-balance study using labelled fertilizer in a gas lysimeter. *Plant a. Soil*, 1968, *28*, 182-186.

[91] MARTIN, A. E. & SKYRING, G. W., Losses of nitrogen from the soil-plant system. *Commonwealth Bur. Pastures Field Crops Bull.*, 1962, *46*, 19-34.

[92] MATSUBARA, T. & IWASAKI, H., Enzymatic steps of dissimilatory nitrite reduction in *Alcaligenes faecalis*. *J. Biochem.* (Tokyo), 1971, *69*, 859-868.

[93] McGARITY, J. W., Denitrification studies on some south Australian soils. *Plant a. Soil*, 1961, *14*, 1-21.

[94] McGARITY, J. W., Effect of freezing of soil on denitrification. *Nature* (Lond.), 1962, *196*, 1342-1343.

[95] McGARITY, J. W., GILMOUR, C. M. & BOLLEN, W. B., Use of an electrolytic respirometer to study denitrification in soil. *Canad. J. Microbiol.*, 1958, *4*, 303-316.

[96] McGARITY, J. W. & HAUCK, R. D., An aerometric apparatus for the evaluation of gaseous nitrogen transformations in fields soils. *Soil Sci.*, 1969, *108*, 335-344.

[97] McGARITY, J. W. & MYERS, R. J. K., Denitrifying activity in solodized solonetz soils of eastern Australia. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1968, *32*, 812-817.

[98] MEEK, B. D., GRASS, L. B. & MACKENZIE, A. J., Applied nitrogen losses in relation to oxygen status of soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1969, *33*, 575-578.

[99] MEEK, B. D., GRASS, L. B., WILLARDSON, L. S. & MACKENZIE, A. J., Nitrate transformations in a column with a controlled water table. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1970, *34*, 235-239.

[100] MEEK, B. D. & MACKENZIE, A. J., The effect of nitrite and organic matter on aerobic gaseous losses of nitrogen from a calcareous soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1965, *29*, 176-178.

[101] MEIKLEJOHN, J., Aerobic denitrification. *Ann. appl. Biol.*, 1940, *27*, 558-573.

[102] MICHOUSTINE, E. N., HAKIM, A., BAZLIEVITCH, S. D. & LEGG, J. O., Le processus de la dénitrification et les pertes de l'azote par le sol. *Ann. Inst. Pasteur*, 1965, *109* (suppl.), 235-247.

[103] MITSUI, S., WATANABE, J. & HONMA, M., The effect of pesticides on the denitrification in paddy soil. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 1964, *10*, 15-23.

[104] MYERS, R. J. K. & MCGARITY, J. W., Factors influencing high denitrifying activity in the subsoil of solodized solonetz. *Plant a. Soil*, 1971, *35*, 145-160.

[105] MYERS, R. J. K. & MCGARITY, J. W., Denitrification in undisturbed cores from a solodized solonetz B horizon. *Plant a. Soil*, 1972, *37*, 81-89.

[106] NÖMMIK, H., Investigations on denitrification in soil. *Acta Agr. Scand.*, 1956, *6*, 195-228.

[107] NÖMMIK, H. & THORIN, J., Transformations of ^{15}N-labelled nitrite and nitrate in forest raw humus during anaerobic incubation, *in* « Isotopes and radiation in soil plant relationships including forestry » (p. 369-382). IAEA-Vienna, 1972.

[108] OVERREIN, L. N., Lysimeter studies on tracer nitrogen in forest soil. I. Nitrogen losses by leaching and volatilization after addition of urea N15. *Soil Sci.*, 1968, *106*, 280-290.

[109] PALLERONI, N. J., DOUDOROFF, M., STANIER, R. Y., SOLANES, R. E. & MANDEL, M., Taxonomy of the aerobic pseudomonas: the properties of the *Pseudomonas stutzeri* group. *J. gen. Microbiol.*, 1970, *60*, 215-231.

[110] PATNAIK, S., N15 tracer studies on the transformation of applied nitrogen in submerged rice soils. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 1965, *61*, 25-30.

[111] PATRICK, W. H. Jr, Nitrate reduction rates in a submerged soil as affected by redox potential, *in* « 7th Int. Congr. Soil Sci. Madison », 1960, II (p. 494-500).

[112] PATRICK, W. H. Jr, PETERSON, F. J. & TURNER, F. T., Nitrification inhibitors for lowland rice. *Soil Sci.*, 1968, *105*, 103-105.

[113] PATRICK, W. H. Jr & WYATT, R., Soil nitrogen loss as a result of alternate submergence and drying. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1964, *28*, 647-653.

[114] PAYNE, W. J., Reduction of nitrogenous oxides by microorganisms. *Bact. Rev.*, 1973, *37*, 409-452.

[115] PERIGAUD, S., La dynamique de l'azote dans les sols hydromorphes. *Bull. A. F. E. S.*, 1963, *1*, 1-58.

[116] PICHINOTY, F., L'inhibition par l'oxygène de la dénitrification bactérienne. *Ann. Inst. Pasteur*, 1965, *109* (suppl.), 248-255.

[117] PICHINOTY, F., La réduction bactérienne des composés oxygénés minéraux de l'azote. *Bull. Inst. Pasteur*, 1973, *71*, 317-395.

[118] PICHINOTY, F. & CHATELAIN, R., Réduction du nitrate, du nitrite et de l'oxyde nitreux par *Alcaligenes denitrificans* et *Alcaligenes odorans*. *Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur)*, 1973, *124 B*, 445-449.

[119] PILOT, L. & PATRICK, W. H. Jr, Nitrate reduction in soils. Effect of soil moisture tension. *Soil Sci.*, 1972, *114*, 312-316.

[120] POCHON, J. & de BARJAC, H., « Traité de microbiologie des sols », Dunod, Paris, 1958.

[121] POCHON, J. & NAGHIB, A. J., Sur la microflore dénitrifiante des tourbes acides. *Ann. Inst. Pasteur*, 1956, *90*, 510-512.

[122] PRASAD, R., TURNKHEDE, B. B. & DAS, U. K., 2-chloro-6-(trichloromethyl) pyridine for reducing nitrogen losses from upland paddy soils. *Current Sci.* (India), 1966, *35*, 312-313.

[123] PRATT, P. F., CHAPMAN, H. D. & GRABER, M. J., Gains and losses of nitrogen and depth distribution of nitrogen and inorganic carbon in the soil of a lysimeter investigation. *Soil Sci.*, 1960, *90*, 293-297.

[124] QUASTEL, J. H., Soil metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1965, *16*, 217-240.

[125] RAIMBAULT, M., RINAUDO, G., GARCIA, J.-L. & BOUREAU, M., Device for the study of gaseous metabolisms in the rice rhizosphere. *Soil Biol. Biochem.*, 1975 (sous presse).

[126] REDDY, K. R. & PATRICK, W. H. Jr, Effect of alternate aerobic and anaerobic conditions on redox potential, organic matter decomposition and nitrogen loss in a flooded soil. *Soil Biol. Biochem.*, 1975, *7* (sous presse).

[127] REDMAN, F. H., Effect of submergence on denitrification and physico-chemical properties of important Louisiana soils. *Diss. Abstr.*, 1965, *25*, 5480.

[128] REDMAN, F. H. & PATRICK, W. H. Jr, Effect of submergence on several biological and chemical soil properties. *Louisiana State Univ. Agric. Expt. Sta. Bull.*, 1965, *592*, 28.

[129] REUSS, J. O. & SMITH, R. L., Chemical reactions of nitrites in acid soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1965, *29*, 267-270.

[130] RIVIÈRE, J., Contribution à l'étude de la rhizosphère du blé. Thèse Fac. Sci. Univ. Paris, 1959, série A, n° 3328, 245 p.

[131] ROSS, P. J., MARTIN, A. E. & HENZELL, E. F., A gas-tight growth chamber for investigating gaseous nitrogen changes in the soil plant: atmosphere system. *Nature* (Lond.), 1964, *204*, 444-447.

[132] SCHAEFER, R., Sur la réduction dissimilatrice des nitrates dans les sols hydromorphes. *C. R. Acad. Sci.* (Paris), 1951, *252*, 2591-2593.

[133] SCHAEFER, R., Influence du régime thermique d'incubation, en particulier d'un gel répété, sur la réduction dissimilative des nitrates dans un mull et un hydromull calciques. *Ann. Inst. Pasteur*, 1964, *107* (suppl. au n° 3), 282-292.

[134] SCHWARTZBECK, R. A., MCGREGOR, J. M. & SCHMIDT, E. L., Gaseous nitrogen losses from nitrogen fertilized soils measured with infrared and mass spectroscopy. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1961, *25*, 186-189.

[135] SMITH, D. H. & CLARK, F. E., Some useful techniques and accessories for adaptation of the gas chromatograph to soil nitrogen studies. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1960, *24*, 111-115.

[136] SMITH, N. R., GORDON, R. E. & CLARK, F. E., Aerobic sporeforming bacteria. *Monogr. U. S. Dep. Agric.*, 1952, n° 16.

[137] Sperl, G. T. & Hoare, D. S., Denitrification with methanol: a selective enrichment for *Hyphomicrobium* species. *J. Bact.*, 1971, *108*, 733-736.

[138] Stanier, R. Y., Doudoroff, M. & Adelberg, E. A., « The microbial word » (p. 214). Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs (N. J.), 1970.

[139] Stanier, R. Y., Palleroni, N. J. & Doudoroff, M., The aerobic pseudomonads: a taxonomic study. *J. gen. Microbiol.*, 1966, *43*, 159-171.

[140] Starkey, R. L., Interrelationships between microorganisms and plant roots in the rhizosphere. *Bact. Rev.*, 1959, *22*, 154-176.

[141] Stefanson, R. C., Sealed growth chambers for studies of the effects of plants on the soil atmosphere. *J. Agric. Engng. Res.*, 1970, *15*, 295-301.

[142] Stefanson, R. C., Soil denitrification in sealed soil-plant systems. I. Effect of plants soil water content and soil organic matter content. *Plant a. Soil*, 1972, *37*, 113-127.

[143] Stefanson, R. C., Soil denitrification in sealed soil-plant systems. II. Effect of soil water content and form of applied nitrogen. *Plant a. Soil*, 1972, *37*, 129-140.

[144] Stefanson, R. C., Soil denitrification in sealed soil-plant systems. III. Effect of disturbed and undisturbed soil samples. *Plant a. Soil*, 1972, *37*, 141-149.

[145] Stefanson, R. C., Effect of plant growth and form of nitrogen fertilizer on denitrification from south Australian soils. *Austr. J. Soil Res.*, 1972, *10*, 183-195.

[146] Stefanson, R. C. & Greenland, D. J., Measurement of nitrogen and nitrous oxide evolution from soil-plant systems using sealed growth chambers. *Soil Sci.*, 1970, *109*, 203-206.

[147] Suzuki, T., Characteristics of microorganisms in paddy field soils. *Jap. agric. Res. quart.*, 1967, *2*, 8-12.

[148] Tackett, J. L., Theory and application of gas chromatography in soil aeration research. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1968, *32*, 346-350.

[149] Taylor, B. F. & Hoare, S. L., *Thiobacillus denitrificans* as an obligate chemolithotroph. *Bact. Proc.*, 1969, 63.

[150] Todd, R. L. & Nuner, J. H., Comparison of two techniques for assessing denitrification in terrestrial ecosystems. Contribution from the Eastern Deciduous Forest Biome, 1972, US-IBP, 2 p.

[151] Trolldenier, G., Einfluss der stickstoff und Kaliumernährung von Weizen sowie der Sauerstoffversorgung der Wurzeln auf Bakterienzahl, Wurzelatmung und Denitrifikation in der Rhizosphäre. *Zbl. Bakt.*, I. Abt. Orig., 1971, *126*, 130-141.

[152] Tusneem, M. E. & Patrick, W. H. Jr, Nitrogen transformations in waterlogged soil. *Louisiana State Univ. Agric. Expt. Sta. Bull.*, 1971, *657*, 75.

[153] Valera, C. L., Investigations on the denitrifying flora of the soil. *Diss. Abst.*, 1959, *20*, 1929-1930.

[154] Valera, C. L. & Alexander, M., The significance of pH in bacterial denitrification. *Bact. Proc.*, 1959, 25.

[155] Valera, C. L. & Alexander, M., Nutrition and physiology of denitrifying bacteria. *Plant a. Soil*, 1961, *15*, 268-280.

[156] van Cleemput, O., Étude de la dénitrification dans le sol. *Pédologie* (Gand), 1971, 367-376.

[157] van Cleemput, O. & Baert, L., The denitrification process in closed anaerobic conditions of γ-irradiated and non irradiated soil samples. *Meded. Fac. Landbouwwetensch. Gent*, 1972, *37*, 1177-1184.

[158] van Raalte, M. H., On the oxygen supply of rice roots. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 1941, *51*, 43-57.

[159] van Schreven, D. A., Nitrogen transformations in the former subaqueous soils of polders recently reclaimed from lake Ijssel. II. Losses of nitrogen due to denitrification and leaching. *Plant a. Soil*, 1963, *18*, 163-175.

[160] Verhoeven, W., Aerobic sporeforming nitrate reducing bacteria, Thesis, Uitgeverij Waltman, Delft, 1952.

[161] Wagner, G. H. & Smith, G. E., Nitrogen losses from soils fertilized with different nitrogen carriers. *Soil Sci.*, 1958, *85*, 125-129.

[162] Waksman, S. A., Soil microbiology, John Wiley and Sons, Inc., New York, 1952.

[163] Wang, W. C., On the fate of nitrate in soils under flooded conditions. *Mem. Coll. Agric. Nat. Taïwan Univ.*, 1963, *7*, 26-35.

[164] Wheeler, B. E. J., The conversion of amino-acids in soils. II. Denitrification in percolated soils. *Plant a. Soil*, 1963, *19*, 219-232.

[165] Wijler, J. & Delwiche, C. C., Investigations on the denitrifying process in soil. *Plant a. Soil*, 1954, *5*, 155-169.

[166] Woldendorp, J. W., The quantitative influence of the rhizosphere on denitrification. *Plant a. Soil*, 1962, *17*, 267-270.

[167] Woldendorp, J. W., The influence of living plants on denitrification. *Meded. Landbhoogesch. Wageningen*, 1963, *63*, 1-100.

[168] Woldendorp, J. W., L'influence des plantes vivantes sur la dénitrification. *Ann. Inst. Pasteur*, 1963, *105*, 426-433.

[169] Woldendorp, J. W., Losses of soil nitrogen. *Stikstof*, 1968, *12*, 32-46.

[170] Wolf, J. & Barker, A. N., The genus *Bacillus* : aids to the identification of its species, *in* « Identification methods for microbiologists » (Gibbs, B. M. et Shapton, D. A.) (part B, 93-109). Academic Press, New York, 1968.

[171] Wu, M. M. H., Microbiological studies of the rhizosphere of rice in the poorly drained paddy soil. *Soils Fertil. Taïwan*, 1967, 23-31.

[172] Yamane, I., Nitrate reduction and denitrification in flooded soil. *Soil Plant food.*, 1957, *3*, 100-103.

[173] Yamane, I., Reduction of nitrate and sulfate in submerged soils with special reference to redox potential and water-soluble sugar content of soils. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 1969, 139-148.

IMPRIMERIE BARNÉOUD S. A. — LAVAL