

## La dénitrification dans la rhizosphère du riz

PAR J.-L. GARCIA

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

*Résumé.* — L'emploi de la méthode de réduction du  $N_2O$  montre que la dénitrification est stimulée dans la rhizosphère du riz, malgré l'apport d' $O_2$  par les racines. Il semble que des zones anaérobies existent où les exsudats de la plante fournissent aux germes dénitrifiants des donneurs d'e<sup>-</sup>.

*Summary.* — Using the  $N_2O$  reduction method, the author demonstrates that denitrification occurs in the rice rhizosphere notwithstanding  $O_2$  evolution from the roots. Anaerobic areas should exist where root exudates afford substrates for  $NO_3^-$  reduction. The problem of ammoniacal fertilizers is raised.

\*  
\* \*

### I. — INTRODUCTION

La dénitrification, découverte à la fin du siècle dernier, se définit comme une réduction dissimilatrice du nitrate en gaz ( $N_2O$  et  $N_2$ ) ; c'est un processus respiratoire anaérobie qui confère à certaines espèces de bactéries, la faculté d'utiliser le nitrate et d'autres composés oxygénés minéraux de l'azote, comme accepteurs finals d'électrons, en fournissant ainsi à ces organismes l'énergie nécessaire à leur croissance [34].

En agriculture, le processus de dénitrification aboutit à une perte d'azote présent initialement dans le sol ou apporté sous forme d'engrais. De très nombreuses études, tant en sol exondé qu'en sol inondé, ont été effectuées pour préciser l'influence de certains facteurs physico-chimiques sur la dénitrification ainsi que pour tenter de comprendre son mécanisme et les étapes intermédiaires. Parmi ces travaux, un petit nombre est consacré à l'influence des plantes vivantes, mais ils ont porté principalement sur les sols exondés où, dans la rhizosphère, l'anaérobiose s'établit par suite d'une consommation importante d'oxygène par les racines et les microorganismes qui prolifèrent à proximité [44].

La présente communication est un exposé des connaissances actuelles sur la dénitrification en sol inondé et plus spécialement dans la rhizosphère du riz où existe une zone aérobie engendrée par l'exsudation d'oxygène par les racines.

## II — INFLUENCE DES 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 et la salinité ont une influence moins marquée.

Les sols submergés, tels que ceux des rizières, sont anoxiques ; ils constituent donc un milieu particulièrement propice à la dénitrification [1, 7, 11, 25, 26, 29, 36, 37, 38, 41, 43, 47]. Celle-ci est en étroite relation avec le Eh [4] et ne commencerait, selon PATRICK [30] que lorsque le Eh atteint 338 mV dans un sol de pH 5,1. TUSNEEM et PATRICK [41], dans une récente revue de la littérature relative aux transformations de l'azote en sol submergé, ont exposé clairement les processus qui aboutissent en rizière, à une perte d'azote provenant des engrais ammoniacaux. La submersion entraîne d'importantes modifications biologiques et chimiques : alors que le potentiel d'oxydo-réduction baisse dans le sol [4], il s'établit une zone oxydée de quelques millimètres à quelques centimètres dans la couche de sol directement en contact avec la lame d'eau. L'oxygène provient de l'eau de submersion et est, en outre, fourni par les nombreuses colonies d'algues qui se développent à l'interface sol-eau et par diverses plantes aquatiques. Cette zone oxydée est propice à la vie microbienne aérobie et notamment à la nitrification. Les engrais ammoniacaux mis en surface y sont transformés en nitrate qui diffuse dans la zone réduite sous-jacente où il est perdu par dénitrification [39, 41, 46]. Il peut y avoir également immobilisation d'une partie de ce nitrate dans la fraction organique du sol [22]. L'enfouissement de l'engrais azoté à faible profondeur réduirait de beaucoup la perte d'azote [3] estimée selon certains auteurs à 20 à 50% de l'engrais ajouté [1, 12, 46]. 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 de nouveau submergé. PATRICK et WYATT [32] signalent ainsi une perte de 15 à 20% de l'azote total du sol après plusieurs cycles d'alternance.

Dans les sols submergés, la fraction de carbone organique soluble et facilement assimilable est l'un des facteurs majeurs. Il détermine le taux maximum de dénitrification lorsque les composés oxygénés de l'azote ne sont pas limitants. C'est ainsi que dans des sols de rizière, une corrélation positive hautement significative entre l'activité dénitrifiante potentielle et la teneur en carbone organique, a pu être mise en évidence [19, 37]. Cette action favorable du carbone organique sur l'activité dénitrifiante d'un sol se retrouve également dans l'effet rhizosphère qui sera examiné un peu plus loin.

La vitesse de dénitrification est faible en condition acide et augmente avec le pH pour atteindre un optimum vers la neutralité. Cependant, dans des sols de rizière, on n'a pu mettre en évidence qu'une corrélation faiblement significative entre la dénitrification et le pH [19], alors qu'une corrélation positive hautement significative était décelée entre le pH et le nombre initial de bactéries dénitrifiantes [19]. Le pH agit également sur l'accumulation des intermédiaires de la dénitrification, et l'on retrouve pour les sols de rizière ce qui a été démontré pour les sols exondés [15] : le nitrite ne s'accumule pas aux bas pH par suite de la forte vitesse de réduction de  $\text{NO}_2^-$  en milieu acide. Une production d'oxyde nitrique qui semblerait provenir d'une réduction chimique

du nitrite, est souvent observée ; une corrélation inverse hautement significative a été décelée entre l'accumulation de NO et le pH de sols de rizière du Sénégal [15]. 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 car il est rapidement réduit en azote [15].

L'activité dénitrifiante d'un sol est en étroite relation avec la température. Presque négligeable de 3 à 5 °C, la vitesse de réduction de  $NO_3^-$  augmente avec la température pour atteindre un optimum qui se situe aux environs de 60 à 65° ; elle est nulle à partir de 85° [28]. Cependant, dans un sol de rizière, GARCIA [16] a montré l'existence de deux maxima pour la réduction de  $N_2O$ , à 37° et 65° ; la deuxième température correspond à l'optimum d'activité d'une bactérie dénitrifiante thermophile, *Bacillus thermodenitrificans*.

La salinité peut se révéler un facteur important dans les sols salés comme les sols de delta ou certains sols de rizière de la côte ouest de l'Afrique. Pour 29 sols de rizière du Sénégal, une corrélation des rangs [9] inverse hautement significative a été mise en évidence 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. Seule une faible corrélation a été décelée entre l'activité dénitrifiante potentielle et le nombre initial de bactéries dénitrifiantes [19].

### III — NOUVELLE MÉTHODE D'ESTIMATION DE LA DÉNITRIFICATION

L'analyse par chromatographie en phase gazeuse de la séquence des produits formés au cours de la dénitrification dans une série de sols de rizière du Sénégal [15] a permis de mettre en évidence l'existence d'une étroite corrélation entre les vitesses de réduction du nitrate et de l'oxyde nitreux. Cette observation a conduit à l'élaboration d'une nouvelle méthode d'estimation de l'activité dénitrifiante basée sur la réduction de  $N_2O$ , substrat gazeux pouvant être très facilement ajouté à des échantillons de sol saturés d'eau sans un séchage préalable. La réduction de  $N_2O$  a été utilisée par ailleurs pour mesurer la dénitrification [40].

On mesure la disparition de  $N_2O$  de la phase gazeuse des flacons de mesure contenant les échantillons de sol dépourvus de nitrate, par chromatographie en phase gazeuse, dans les conditions optimales de réduction de ce gaz : flacons sérum de 250 ml en position allongée, quantité de sol inférieure à 50 g, saturé d'eau, anaérobiose parfaite obtenue après un vide poussé et répété, suivi d'un gazage à l'hélium, incubation à 37 °C en présence de  $N_2O$  et de krypton comme étalon interne. La vitesse de réduction mesurée pendant les six premières heures de l'incubation permet d'estimer une activité dénitrifiante du sol au moment du prélèvement, alors que la vitesse de réduction mesurée après une vingtaine d'heures d'incubation, représente l'activité dénitrifiante potentielle [16]. Une corrélation des rangs hautement significative et positive a été obtenue entre les résultats enregistrés par la nouvelle méthode et ceux fournis par la technique respirométrique de Warburg dans les mêmes conditions pour une série de sols de rizière,  $N_2O$  étant remplacé par  $KNO_3$ .

Une adaptation de cette méthode a permis d'effectuer des mesures au champ ; les échantillons de sol prélevés dans les rizières à l'aide d'une grosse seringue dont l'extrémité a été sectionnée, sont immédiatement incubés dans les flacons sérum dans une étuve portative ; les prélèvements d'atmosphère sont réalisés dans des tubes sous vide et analysés ultérieurement au laboratoire [18].

#### IV — EFFET RHIZOSPHERE 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 sous forme ammoniacale ; elles résultent principalement d'une nitrification préalable de  $\text{NH}_4^+$  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'oxygène par les racines. Bien que  $\text{NO}_3^-$  ne soit généralement pas décelé dans les sols submergés, la méthode d'estimation de la dénitrification basée sur la réduction de  $\text{N}_2\text{O}$  [18] a permis de déceler une activité dénitrifiante en rizière au moment du prélèvement, preuve de l'apparition puis de la réduction du nitrate.

De très nombreux travaux ont montré l'existence d'une exsudation d'oxygène par les racines de riz [2, 5, 8, 10, 20, 21, 42].

Il semble que le nombre de bactéries dénitrifiantes soit nettement plus élevé dans la rhizosphère du riz que dans le sol éloigné. Selon WU [45], ce nombre serait faible au début de la croissance et augmenterait brusquement en fin de tallage. Dans 23 sols de rizière du Sénégal, GARCIA [19] a trouvé un rapport R/S supérieur à 1 pour 20 d'entre eux. Cependant, MAHMOUD et IBRAHIM [24] signalent dans des sols de rizière d'Egypte, une densité de bactéries dénitrifiantes plus faible dans la rhizosphère que dans les sols non plantés. Mais il convient de rappeler qu'en condition aérobie, 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 [12] puis BROADBENT et TUSNEEM [11] ont signalé, lors d'essais en pots et au champ, que la culture du riz diminuait la perte d'azote observée lors d'un apport d'engrais ammoniacal. Ceci pourrait résulter de l'absorption de  $\text{NH}_4^+$  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 [7], GARCIA [14] a montré dans des cultures de riz en boîte de plastique [13], un effet stimulant du riz sur l'activité dénitrifiante potentielle. Cette stimulation, strictement localisée à la mince pellicule de sol adhérent aux racines, est d'autant plus marquée que le sol est plus pauvre en carbone organique. D'autre part, une corrélation positive hautement significative a été mise en évidence entre le poids sec de matériel végétal et l'activité dénitrifiante potentielle de la rhizosphère ; comme l'exsudation racinaire est liée à la quantité de matériel végétal [23], la dénitrification potentielle serait donc en relation avec la quantité

d'exsudats racinaires. Ce résultat a été confirmé par l'emploi de la mesure de la réduction de  $N_2O$  pour estimer la dénitrification [16]. Avec cette méthode, aucune activité  $N_2O$ -réductase n'a pu être 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 du  $NH_4^+$  du sol (il n'y a pas eu addition d'engrais dans cette expérience) ou de la présence de conditions défavorables telles que la libération de  $O_2$  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

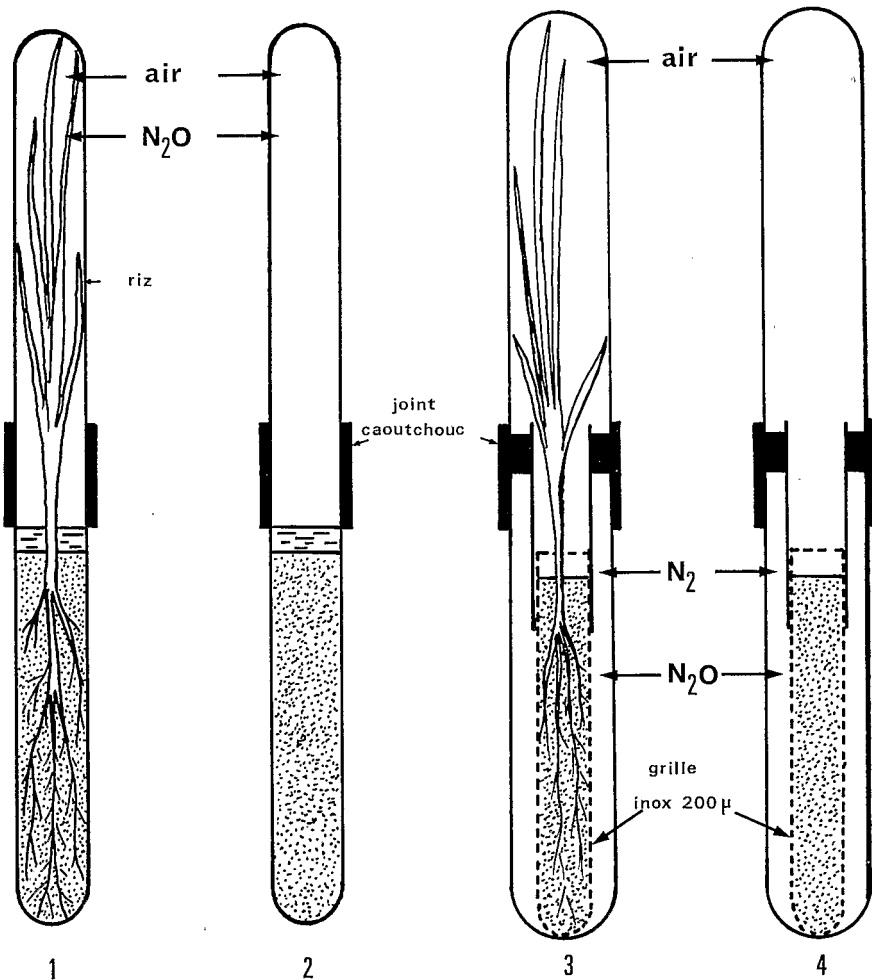


Fig. 1. — Dispositif expérimental pour la préincubation d'un sol de rizière planté et non planté, en présence de  $N_2O$ . 15 g de sol saturé d'eau dans un tube de verre de  $14 \times 200$  mm avec une plantule de riz de 3 semaines, sont mis en contact avec 200 ppm de  $N-N_2O$  pendant 3 jours avant d'effectuer la mesure de la réduction de  $N_2O$ .

croissance du riz, dans des échantillons prélevés en pot et au champ [18] ; l'effet rhizosphère positif du riz sur la dénitrification a également pu être confirmé [18].

La mesure de la vitesse de réduction du  $N_2O$  a, d'autre part, permis de démontrer la possibilité effective de dénitrification dans la rhizosphère du riz, malgré la présence de  $O_2$  excrété par les racines [17]. En effet, après pré-incubation 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 six heures est quatre fois plus élevée dans la rhizosphère (tube 3,  $V = 3,5$  ppm/h) donc malgré la présence de la plante vivante, que dans le sol témoin non planté (tube 4,  $V = 0,9$  ppm/h) (fig. 1). Quand la pré-incubation est effectuée en introduisant le  $N_2O$  au contact de la partie aérienne de la plantule, l'activité de la rhizosphère est deux fois moins élevée (tube 1,  $V = 1,7$  ppm/h) car la zone de sol atteinte par le  $N_2O$  qui diffuse probablement par la même voie que l'oxygène est plus restreinte dans ce cas. Malgré tout, puisqu'il y a eu induction de l'enzyme responsable de l'activité, induction qui est strictement inhibée par  $O_2$  [33], le  $N_2O$  a probablement diffusé dans une zone de sol où l'influence de  $O_2$  ne s'est pas manifestée, mais qui est atteinte par les exsudats racinaires, puisque l'activité 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.

La séquence nitrification-dénitrification résultant d'un apport d'engrais ammoniacal, peut donc également exister dans la rhizosphère du riz. Une récente expérimentation sur une culture de riz en pots, dont les résultats ne sont pas encore publiés, a montré, quinze jours après un apport d'urée, l'apparition d'une activité  $N_2O$ -réductase initiale assez élevée en sol nu comme dans la rhizosphère, alors qu'aucune trace de  $NO_3^-$  n'était décelée lors des prélèvements.

Pour réduire les pertes d'azote en rizière, à partir d'engrais ammoniacaux, des inhibiteurs de nitrification ont été testés [31, 35]. Une inhibition spécifique partielle de la dénitrification a été signalée, après usage de pesticides [6,27], et actuellement plusieurs recherches sont en cours dans ce sens au Japon. Mais il faut signaler, 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 le riz [45].

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] ABICHANDANI (C. T.) et PATNAIK (S.), 1958. — Nitrogen changes and fertilizer losses in lowland waterlogged soils. *J. Indian Soc. Soil Sci.*, 6, 87-93.
- [2] ALBERDA (T.), 1953. — Growth and root development of lowland rice and its relation to oxygen supply. *Pl. Soil*, 5, 1-28.
- [3] ALEKSIC (Z.), BROESHART (H.) et MIDDLEBOE (V.), 1968. — Shallow depth placement of  $(NH_4)_2SO_4$  in submerged rice soils as related to gaseous losses of fertilizer nitrogen and fertilizer efficiency. *Pl. Soil*, 24, 338-342.

- [4] AOMINE (S.), 1962. — A review of research on redox potentials of paddy soils in Japan. *Soil Sci.*, 6-13.
- [5] ARMSTRONG (W.), 1969. — Rhizosphere oxidation in rice : an analysis of intervarietal differences in oxygen flux from the roots. *Physiol. Plant.*, 22, 296-303.
- [6] AZAD (M. I.) et KHAN (A. A.), 1968. — Reduction of nitrogen losses through denitrification from paddy soil by the application of pesticides. *West. Pak. J. agr. Res.*, 6, 128-133.
- [7] BAILEY (L. D.) et BEAUCHAMP (E. G.), 1971. — Nitrate reduction and redox potentials measured with permanently and temporarily placed platinum electrodes in saturated soils. *Can. J. Soil Sci.*, 51, 51-58.
- [8] BARBER (D. A.), EBERT (M.) et EVANS (N. T. S.), 1962. — The movement of  $O^{15}$  through barley and rice plants. *J. expl. Botany*, 13, 397-403.
- [9] BAUZON (D.), VAN DEN DRIESSCHE (R.) et DOMMERGUES (Y.), 1969. — L'effet litière. I. Influence *in situ* des litières forestières sur quelques caractéristiques biologiques des sols. *Oecol. Plant.*, 4, 99-122.
- [10] BOULDIN (D. R.), 1958. — Speculations on the oxidation-reduction status of the rhizosphere of rice roots in submerged soils. *Tech. Repts. Ser. Int. At. Energy Agency*, 65, 128-139.
- [11] BROADBENT (F. E.) et TUSNEEM (M. E.), 1971. — Losses of nitrogen from some flooded soils in tracer experiments. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 35, 922-926.
- [12] DE (P. K.) et DIGAR (S.), 1955. — Influence of the rice crop on the loss of nitrogen gas from water-logged soils. *J. agr. Sci.*, 45, 280-282.
- [13] DOMMERGUES (Y.), COMBREMONT (R.), BECK (G.) et OLLAT (C.), 1969. — Note préliminaire concernant la sulfato-réduction rhizosphérique dans un sol salin tunisien. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 6, 115-129.
- [14] GARCIA (J.-L.), 1973. — Influence de la rhizosphère du riz sur l'activité dénitrifiante potentielle des sols de rizières du Sénégal. *Oecol. Plant.*, 8, 315-323.
- [15] GARCIA (J.-L.), 1973. — Séquence des produits formés au cours de la dénitrification dans les sols de rizières du Sénégal. *Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur)*, 124B, 351-362.
- [16] GARCIA (J.-L.), 1974. — Réduction de l'oxyde nitreux dans les sols de rizières du Sénégal : mesure de l'activité dénitrifiante. *Soil Biol. Biochem.*, 6, 79-84.
- [17] GARCIA (J.-L.), 1975. — Effet rhizosphère du riz sur la dénitrification. *Soil Biol. Biochem.*, 7, 139-141.
- [18] GARCIA (J.-L.), 1974. — Evaluation de la dénitrification dans les rizières par la méthode de réduction de  $N_2O$ . *Soil Biol. Biochem.*, 7, 251-256.
- [19] GARCIA (J.-L.), RAIMBAULT (M.), JACQ (V.), RINAUDO (G.) et 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.
- [20] JENSEN (C. R.), STOLZY (L. H.) et LETEY (J.), 1967. — Tracer studies of oxygen diffusion through roots of barley, corn and rice. *Soil Sci.*, 103, 23-29.
- [21] LUXMOORE (R. J.) et STOLZY (L. H.), 1970. — Oxygen diffusion in the soil-plant system. *Agron. J.*, 62, 322-324.
- [22] MACRAE (I. C.), ANCAJAS (R. R.) et SALANDANAN (S.), 1968. — The fate of nitrate nitrogen in some tropical soils following submergence. *Soil Sci.*, 105, 327-334.
- [23] MACURA (J.), 1966. — Interactions nutritionnelles plantes-bactéries et bases expérimentales de la bactérisation des graines. Rapport Général. *Ann. Inst. Pasteur*, suppl. 111, 9-38.
- [24] MAHMOUD (S.A.Z.) et IBRAHIM (A. N.), 1970. — Studies on the rhizosphere microflora of rice. *Acta agron. Acad. Hung.*, 19, 71-78.
- [25] MANN (L. D.), 1972. — Anaerobiosis in soils. Measurement of parameters contributing to denitrification. *Diss. Abstr., Int. B.*, 33 (6), 2437.
- [26] MANZANO (A. H.), 1969. — Tracer study of some nitrogen transformations in a soil under flooded conditions. *Diss. Abstr. Int. B.*, 29 (12), 4475.

- [27] MITSUI (S.), WATANABE (J.) et HONMA (M.), 1964. — The effect of pesticides on the denitrification in paddy soil. *Soil Sci. Pl. Nutr.*, 10, 15-23.
- [28] NÖMMIK (H.), 1956. — Investigations on denitrification. *Acta Agr. Scand.*, 6, 195-228.
- [29] PATNAIK (S.), 1965. — N<sup>15</sup> tracer studies on the transformation of applied nitrogen in submerged rice soils. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 61, 25-30.
- [30] PATRICK (W. H. Jr), 1960. — Nitrate reduction rates in a submerged soil as affected by redox potential. *7th Int. Congr. Soil Sci., Madison, II*, 494-500.
- [31] PATRICK (W. H. Jr), PETERSON (F. J.) et TURNER (F. T.), 1968. — Nitrification inhibitors for lowland rice. *Soil Sci.*, 105, 103-105.
- [32] PATRICK (W. H. Jr) et WYATT (R.), 1964. — Soil nitrogen loss as a result of alternate submergence and drying. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 28, 647-653.
- [33] PICHINOTY (F.), 1965. — L'inhibition par l'oxygène de la dénitrification bactérienne. *Ann. Inst. Pasteur*, suppl. 109, 248-255.
- [34] PICHINOTY (F.), 1973. — La réduction bactérienne des composés oxygénés minéraux de l'azote. *Bull. Inst. Pasteur*, 71, 317-395.
- [35] PRASAD (R.), TURNKHEDE (B. E.) et DAS (U. K.), 1966. — 2-chloro-6-(trichlorométhyl) pyridine for reducing nitrogen losses from upland paddy soils. *Current Sci. (India)*, 35, 312-313.
- [36] REDMAN (F. H.), 1965. — Effect of submergence on denitrification and physico-chemical properties of important Louisiana soils. *Diss. Abstr.*, 25, 5480.
- [37] REDMAN (F. H.) et PATRICK (W. H. Jr), 1965. — Effect of submergence on several biological and chemical soil properties. *Louisiana State Univ. agric. Expt. Sta. Bull.*, 592, 1-28.
- [38] SCHAEFER (R.), 1961. — Sur la réduction dissimilatrice des nitrates dans les sols hydromorphes. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, 252, 2591-2593.
- [39] SUZUKI (T.), 1967. — Characteristics of microorganisms in paddy field soils. *JARQ*, 2, 8-12.
- [40] TOOD (R. L.) et NUNER (J. H.), 1972. — Comparison of two techniques for assessing denitrification in terrestrial ecosystems. Contribution from the *Eastern Deciduous Forest Biome*, US-IBP, 2 pp.
- [41] TUSNEEM (M. E.) et PATRICK (W. H. Jr), 1971. — Nitrogen transformations in waterlogged soil. *Louisiana State Univ. agric. Expt. Sta. Bull.*, 657, 1-75.
- [42] VAN RAALTE (M. H.), 1941. — On the oxygen supply of rice roots. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 51, 43-57.
- [43] WANG (W. C.), 1963. — On the fate of nitrate in soils under flooded conditions. *Mem. Coll. Agric. Natn. Taiwan Univ.*, 7, 26-35.
- [44] WOLDENDORP (J. W.), 1963. — L'influence des plantes vivantes sur la dénitrification. *Ann. Inst. Pasteur*, 105, 426-433.
- [45] WU (M. M. H.), 1967. — Microbiological studies of the rhizosphere of rice in the poorly drained paddy soil. *Soils Fertil. Taiwan*, 23-31.
- [46] YAMANE (I.), 1957. — Nitrate reduction and denitrification in flooded soil. *Soil Pl. Food*, 3, 100-103.
- [47] YAMANE (I.), 1969. — Reduction of nitrate and sulfate in submerged soils with special reference to redox potential and water-soluble sugar content of soils. *Soil Sci. Pl. Nutr.*, 15, 139-148.



# BULLETIN

DE LA

# SOCIÉTÉ BOTANIQUE

DE FRANCE

Tome 122 1975

## LA RHIZOSPHERE

EXTRAIT

29 AOÛT 1977  
O. R. S. T. O. M.

Collection de Références

n° 8647 BioSoils