L'ÉMISSION ET LA CONSOMMATION DE MÉTHANE PAR LES SOLS : MÉCANISMES, BILAN, CONTRÔLE

METHANE EMISSION AND CONSUMPTION BY SOILS : MECHANISMS, BALANCE, CONTROL

par Pierre **Roger (*)**, Jean **Le Mer** et Catherine **Joulian**

(note présentée par Pierre **Roger**)

RÉSUMÉ

L'émission de CH_4 par les sols est la résultante d'activités microbiennes antagonistes, mais interdépendantes. Le CH_4 produit dans les zones anaérobies des sols submergés par la microflore méthanogène peut être réoxydé en CO_2 par la microflore méthanotrophe dans les zones aérobies des sols submergés et dans les sols exondés. Les sources de CH_4 sont essentiellement les sols submergés; toutefois la majorité (60 % à plus de 90%) du CH_4 produit dans les zones anaérobies de ces sols est réoxydée dans les zones aérobies. Les sols continuellement exondés consomment le CH_4 atmosphérique, mais les activités sont très faibles, difficiles à mesurer et les micro-organismes impliqués ne sont pas caractérisés. Les émissions de CH_4 par les sols submergés (rizières, zones marécageuses, sols d'estuaires, tourbières) s'expriment en mg CH_4 m^{-2} h^{-1} avec une médiane inférieure à 10 mg CH_4 m^{-2} h^{-1}. Les consommations de CH_4 des sols continuellement exondés ne dépassent qu'exceptionnellement 0,1 mg de CH_4 m^{-2} h^{-1}. Cette consommation décroît des sols de forêt aux sols de prairie et aux sols cultivés. Les facteurs qui favorisent l'émission de CH_4 par les sols agricoles sont principalement la submersion et l'utilisation d'engrais organiques. L'introduction d'à-secs dans le cycle cultural est la méthode la plus efficace pour réduire l'émission de CH_4 par les rizières. Le potentiel méthanotrophe des sols exondés cultivés est principalement affecté par l'apport d'azote ammoniacal.

Mots clés : méthane, sol, production, consommation, émission, revue, pollution atmosphérique, flore du sol, bactérie méthanogène, écosystème, cycle biogéochimique, propriété physico-chimique du sol.

SUMMARY

Methane emission by soils results from antagonistic but correlated microbial activities. Methane is produced in the anaerobic zones of submerged soils by methanogens and oxidized into CO_2 in the aerobic zones of wetland and in upland soils. Methanogens and methanotrophs are ubiquitous in soils where they remain viable under unfavorable conditions. Methane transfer from soil to atmosphere occurs mostly through the aerenchyma of aquatic plants, but also by diffusion and as bubbles escaping from wetland soils. Methane sources are mainly wetlands. However 60 % to more than 90% of CH_4 produced in the anaerobic zones of wetlands is reoxidized in their aerobic zones (rhizosphere and oxidized interface). Methane is consumed in most soils with a broad range of values. Highest consumption rates or potentials are observed in soils where methanogenesis is or has been effective and where CH_4 concentration is or has been much higher than in the atmosphere (ricefields, swamps, landfills..). Aerobic soils consume atmospheric CH_4 but their activities are very low and microorganisms involved are largely unknown. Methane emissions by cultivated or natural wetlands are expressed in mg CH_4 m^{-2} h^{-1} with a median lower than 10 mg CH_4 m^{-2} h^{-1}. Methanotrophy in wetlands is most often expressed with the same unit. Methane oxidation by aerobic upland soils is rarely higher than 0,1 mg CH_4 m^{-2} h^{-1}. Forest soils are the most active, followed by grasslands and then cultivated soils. Factors that favor CH_4 emission from cultivated wetlands are mostly submersion and organic matter addition. Intermittent drainage and utilization of the sulfate forms of N fertilizers reduce methane emission. Methane oxidation potential of upland soils is reduced by cultivation and most affected by ammonium N.

Key words : *methane, soil, production, emission, consumption, review, air pollution, soil flora, methanogens, ecosystems, cycling, soil chemicophysical properties.*

(*) Laboratoire de Microbiologie, IRD, Université de Provence, ESIL, Case 925, 163, avenue de Luminy F-13288 Marseille Cedex 9, E-Mail: rogerpa@esil.univ-mrs.fr.

C.R. Acad. Agric. Fr., 1999, 85, n° 6, pp.193-210. Séance du 18 mai 1999.

Fonds Documentaire IRD
010022343

Fonds Documentaire IRD
Cote : B* 22343 Ex : 1

1. INTRODUCTION

Le CH_4 a une concentration moyenne de 1,7 ppm et un temps de résidence d'environ 10 ans dans l'atmosphère. Sa forte capacité à absorber les infrarouges lui donne un pouvoir de réchauffement 20 à 30 fois supérieur à celui du CO_2. Il est considéré, après le CO_2 et les chloro-fluorocarbones (CFC), comme le troisième gaz responsable du réchauffement du globe. Des carottages dans la calotte glaciaire ont montré une augmentation de la concentration atmosphérique du CH_4 liée aux activités anthropiques (énergies fossiles, ruminants domestiques, rizières, combustion de biomasse, décharges ...) et ont permis d'estimer les émissions à 180 Tg/an au 15ème siècle (1 Tg = 10^{12} g) et 200 Tg/an au début du 18ème (33). Les estimations de *l'Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC) pour 1994 sont de 535 Tg CH_4 avec une accumulation de 37 Tg.

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

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

Le principal puits de CH_4 est la troposphère où il est éliminé chimiquement par oxydation par les radicaux hydroxyles. Il réagit aussi avec le chlore provenant des CFCs dans la stratosphère. Les sols oxiques constamment exondés, exposés à des concentrations atmosphériques de CH_4, sont le second puits de CH_4 atmosphérique; la méthanotrophie y est faible mais, en raison de leur grande superficie, ils consommeraient par an environ 10% du CH_4 atmosphérique (76).

Le rôle du sol comme source et puits de CH_4 a été discuté dans des synthèses générales (79, 52, 76), ou portant sur les rizières (50, 54) et les forêts et sols cultivés tempérés (73).

2. MÉCANISMES ET MICROFLORES IMPLIQUÉES

La terminologie utilisée dans cet article distingue:

– la méthanogénèse: production brute de CH_4 dans un sol par les bactéries méthanogènes,

– la méthanotrophie: consommation brute (oxydation) de CH_4 dans un sol par les bactéries méthanotrophes,

– l'émission de CH_4: terminologie utilisée lorsque le bilan "méthanogénèse moins méthanotrophie" est positif. L'émission s'observe dans les sols submergés ou engorgés qui sont des sources de CH_4,

– la consommation de CH_4: terminologie utilisée lorsque le bilan "méthanogénèse moins méthanotrophie" est négatif. La consommation s'observe dans des sols exondés qui sont des puits de CH_4.

2.1. Méthanogénèse

La minéralisation de la matière organique (MO) dans les environnements anoxiques se fait par fermentation méthanique et conduit à la libération de CH_4 et de CO_2. Cette transformation, résumée par la réaction: $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 3CO_2 + 3\ CH_4$, nécessite les actions successives de quatre populations microbiennes: une microflore hydrolytique aérobie, anaérobie facultative ou stricte qui transforme des polymères en monomères (glucides, acides gras, acides aminés); une microflore fermentaire acidogène, anaérobie facultative ou stricte qui produit des acides organiques, des alcools, de l'H_2 et du CO_2 à partir des monomères et des intermédiaires de fermentation; une microflore syntrophique ou homoacétogène qui produit de l'acétate à partir de certains de ces métabolites; et la microflore méthanogène *sensu stricto* qui nécessite une anaérobiose stricte et de faibles potentiels d'oxydo-réduction (Eh < -200 mV) et utilise un petit nombre de substrats simples (H_2 + CO_2, acétate, formate, méthanol, méthylamines, diméthylsulfure et des alcools) pour produire du CH_4 (21).

Dans les sols et les sédiments, on estime qu'environ deux tiers du CH_4 est produit à partir de l'acétate. Le reste résulte de la réduction du CO_2 par H_2 (74) et éventuellement du méthanol issu de la dégradation des pectines des algues (65).

Les méthanogènes sont probablement ubiquistes dans les sols. La méthanogénèse peut être rapidement initiée dans les sols de forêt et les sols arables par submersion (48). Dans les rizières, les densités de méthanogènes ne semblent être que peu affectées par les alternances dessiccation-submersion (48) et varient peu au cours du cycle cultural (29).

2.2.Méthanotrophie

Il existe deux formes d'oxydation du CH_4 dans les sols (11, 4). La première, dite de forte affinité, a lieu à des concentrations en CH_4 voisines de celles de l'atmosphère. Elle est apparemment ubiquiste dans les sols oxiques n'ayant pas été exposés à de fortes concentrations de NH_4^+ (75). Cette activité est faible et s'exprime en g CH_4 ha^{-1} $jour^{-1}$. Les populations bactériennes responsables ne sont pas identifiées (4).

La seconde forme d'oxydation, dite de faible affinité, a lieu à des concentrations en CH_4 supérieures à un seuil compris entre 11 et 40 ppm

(11). Elle est le propre des bactéries méthanotrophes qui utilisent le CH_4 comme seule source de C et d'énergie (84, 36) et qui sont présentes dans les sols dont le pH est supérieur à 4,4 (75). La disponibilité en O_2 est le facteur limitant leur activité. Dans les sols submergés, les méthanotrophes se développent dans l'horizon oxydé du sol, dans la rhizosphère aérobie des plantes à aérenchyme, à l'intérieur des racines et à la base des tiges des plantes aquatiques (36), dont le riz (5). La méthanotrophie de faible affinité se développe *in situ* dans les sols méthanogènes (rizières, tourbières, décharges..) où la concentration du CH_4 dans l'eau interstitielle ou dans l'atmosphère des zones aérobies (premiers centimètres du sol) est supérieure au seuil de 11 - 40 ppm (4). Cette activité se développe également dans les sols oxiques incubés sous une atmosphère artificiellement enrichie en CH_4 (5). Les activités méthanotrophes de faible affinité portent sur des concentrations en CH_4 très supérieures à la concentration atmosphérique, sont élevées et s'expriment en kg CH_4 ha^{-1} $jour^{-1}$.

2.3. Relations entre méthanogènes et méthanotrophes

Méthanogènes et méthanotrophes sont ubiquistes dans les sols de rizière (19, 29) et probablement dans la majorité des sols. Leurs populations se maintiennent en conditions défavorables, lors d'à-secs pour les méthanogènes anaérobies et lors de submersions pour les méthanotrophes aérobies. Méthanogènes et méthanotrophes coexistent dans les rizières où leurs densités sont corrélées. Les densités des méthanotrophes cultivables et la méthanotrophie potentielle sont généralement supérieures aux densités de méthanogènes cultivables et à la méthanogénèse potentielle (29).

Dans les sols submergés (rizières et marécages), un très fort pourcentage du CH_4 produit dans les zones anaérobies est réoxydé dans les zones aérobies (58, 63) et les variations d'émission sont attribuées majoritairement aux variations de méthanotrophie (36). Dans les rizières, suivant la période du cycle cultural et les conditions d'irrigation, entre 0 et 97% du CH_4 produit est réoxydé par les méthanotrophes. L'oxydation rhizosphérique est quantitativement la plus importante et varie selon le stade de développement du riz (14). Environ 80 à 90% du CH_4 diffusant à travers l'interface oxydé sol-eau est consommé par les méthanotrophes (11). Au moment des pics de production et sous irrigation continue, environ 70 % du CH_4 produit est oxydé (63).

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

Dans les sols submergés non végétalisés, le transfert du CH_4 vers l'atmosphère se fait par diffusion et sous forme de bulles. Dans les sols végétalisés et en particulier dans les rizières, ces mécanismes deviennent minoritaires et la majeure partie du CH_4 s'échappe à travers les plantes dont les lacunes aérifères au niveau des feuilles, des tiges et des racines permettent les échanges gazeux entre le sol et l'atmosphère (66). L'émission vers l'atmosphère se fait par transfert passif au niveau de micropores sur les feuilles (57). Elle diffère avec les variétés de riz (69), sans doute

à cause de différences morphologiques de l'aérenchyme et de la porosité des racines (70). De même, dans les marécages des zones tempérées, les plantes aquatiques à aérenchyme sont responsables d'environ 90% du transfert du CH_4 vers l'atmosphère (85). Des variations nycthémérales de l'émission peuvent être observées en relation soit avec l'ouverture des stomates (*Scirpus* sp.), soit avec des phénomènes de convection liés à la température (*Phragmites* sp., *Oryza sativa* L.) (80).

3. MÉTHODOLOGIE

La production de CH_4 est généralement estimée à partir de sol incubé en anaérobiose. La consommation de CH_4 *in situ* est généralement estimée en chambre close statique. Il existe d'autres méthodes telles que l'utilisation du radon comme traceur (17) et celle du méthylfluoride (CH_3F) qui inhibe l'oxydation du CH_4 et permet de quantifier *in situ* production et consommation (58). Le potentiel méthanotrophe est estimé par incubation dans un dispositif clos sous atmosphère enrichie en CH_4 (20% V/V) (42). L'interprétation des mesures de méthanotrophie nécessite la connaissance des conditions d'incubation car la préincubation du sol sous atmosphère enrichie en CH_4 induit une augmentation exponentielle de cette activité. On observe des rapports de 10 à 200 entre les activités de sols de rizière réhumectés après dessiccation et préincubés à des concentrations en CH_4 de quelque ppm (forte affinité) et ceux préincubés à des concentrations supérieures (faible affinité) (4).

L'émission *in situ* de CH_4 par un sol est généralement estimée par la méthode de la chambre close statique. Une alternative est celle de la chambre "ouverte" dans laquelle on fait circuler un courant gazeux de composition connue.

La forte variabilité des mesures est un problème majeur. Les résultats doivent être relativisés en fonction des échelles spatiales et temporelles et de la sensibilité des méthodes, surtout pour les mesures de CH_4 aux concentrations atmosphériques (76).

Une forte variabilité spatiale est caractéristique des activités microbiennes telluriques. Dans le cas de l'émission de CH_4, la variabilité est accrue par l'hétérogénéité des voies de diffusion. Les mesures de flux de CH_4 dans des sols danois temporairement inondés ont des coefficients de variation extrêmement élevés de 166 à 1787 % (1). Une revue bibliographique (50) présente 127 estimations d'émission de CH_4 par des rizières (36 références). Les valeurs vont de 0 à 80 mg CH_4 m^{-2} h^{-1}. L'étude des données montre une distribution log-normale (cv = 94%) avec une médiane de 9,6 mg CH_4 m^{-2} h^{-1} et un intervalle de confiance à 95% de -27% à +37%.

L'émission de CH_4 présente des variations journalières parfois très importantes. La concentration de CH_4 dans l'air au dessus d'une rizière peut passer de 23 ppmv en début de journée à 1,75 ppmv en cours de journée (67). Au cours du cycle cultural du riz, l'émission varie avec la dis-

ponibilité des substrats, l'Eh du sol, les pratiques culturales et la croissance du riz. On observe des pics après incorporation de MO en début de cycle cultural, pendant la phase de reproduction en relation avec une exsudation accrue, à la fin du cycle en relation avec la sénescence et l'exfoliation racinaire accrue et, enfin, après la récolte lorsque la dessiccation du sol et la formation de fentes de retrait libèrent le CH_4 piégé sous forme de bulles. Le plus souvent, l'émission de CH_4 est plus élevée durant la seconde moitié du cycle (24, 70).

Les estimations de flux de CH_4 nécessitent donc un nombre de répétitions élevé et des mesures intégrées à des intervalles de temps rapprochés. Pour obtenir *in situ* une précision de 10% sur des estimations de flux gazeux supérieurs à 0,15 mg m^{-2} $jour^{-1}$ (CO_2 ou CH_4) avec la méthode de la chambre statique, entre sept et 452 dispositifs sont nécessaires suivant les sites (44).

4. ACTIVITÉS DANS DIFFÉRENTS TYPES DE SOLS

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

4.1. Méthanogénèse

Les données sur la production de CH_4 concernent principalement des mesures sur de petits échantillons de sols de rizière (n = 45) dont les valeurs sont comprises entre 0 et 78 kg CH_4 ha^{-1} $jour^{-1}$. Dans les sols de rizière enrichis en paille (n=22), ces valeurs montent jusqu'à 128 kg CH_4 ha^{-1} $jour^{-1}$. Les données sur les marécages et tourbières (n=5) sont comprises entre 0 et 50 kg CH_4 ha^{-1} $jour^{-1}$.

4.2. Méthanotrophie

Les valeurs correspondant à une méthanotrophie de forte affinité, mesurées dans des sols exondés, ont des médianes inférieures à 10g CH_4 ha^{-1} $jour^{-1}$. Les sols de forêt sont probablement les puits de CH_4 les plus efficaces; leur activité méthanotrophe parfois élevée peut en partie s'expliquer par une induction de la méthanotrophie par une activité méthanogène significative dans les litières (31). Les valeurs les plus faibles sont obtenues dans les sols cultivés (tableau 1). Les sols qui ont le potentiel le plus élevé pour la méthanotrophie sont ceux de sites fréquemment inondés ou engorgés et où une activité méthanogène significative est ou a pu se mettre en place (53) et a engendré une activité méthanotrophe de faible affinité qui se chiffre parfois en kg CH_4 ha^{-1} $jour^{-1}$. Il s'agit de sols de rizière, de tourbière et de décharge (84). Ces sols sont généralement des sources de CH_4 malgré leur fort niveau de méthanotrophie.

Tableau 1: Consommation de CH_4 dans différents types de sols (g CH_4 ha^{-1} $jour^{-1}$).
Table 1: CH_4 consumption in various soil types (g CH_4 ha^{-1} day^{-1}).

Environnement	Nombre de données	Minimum	Maximum	Médiane
Sols cultivés	13	0,00	866	5,5
Sols de prairie	7	1,75	485	6,5
Sols exondés non cultivés	6	0,10	228	8,3
Sols de forêt	17	0,16	1659	9,9
Sols submergés	9	0	7×10^5	172
Sols de couverture de décharge	3	7×10^4	$1,7 \times 10^6$	$4,5 \times 10^5$

4.3. Émission de méthane

Les émissions dans les sols exondés temporairement engorgés sont de l'ordre de quelques g CH_4 ha^{-1} $jour^{-1}$. Dans les sols submergés, les émissions les plus fortes (médiane: 3 kg CH_4 ha^{-1} $jour^{-1}$) sont observées dans les rizières où la biomasse végétale importante fournit les substrats de la méthanogénèse et favorise le transfert du CH_4, et dans les environnement dulçaquicoles non végétalisés où l'absence de végétation entraîne une méthanotrophie réduite et une émission importante sous forme de bulles. Dans les environnements marécageux, on observe des émissions dont la médiane est de 700 g ha^{-1} $jour^{-1}$. Les émissions sont plus faibles dans les tourbières acides (médiane: 433 g ha^{-1} $jour^{-1}$) (tableau 2).

Tableau 2: Émission de CH_4 dans différents types de sols (g CH_4 ha^{-1} $jour^{-1}$).
Table 2: CH_4 emission in various soil types (g CH_4 ha^{-1} day^{-1}).

Environnement	Nombre de données	Minimum	Maximum	Médiane
Sols exondés temporairement engorgés	5	0	216	3
Milieux dulçaquicoles non végétalisés	5	0	10×10^3	3×10^3
Milieux marécageux	11	0	17×10^3	720
Tourbières	4	6	2×10^3	433
Rizières	23	1	29×10^3	3×10^3

5. LES FACTEURS QUI AFFECTENT L'ÉMISSION DE MÉTHANE

Les facteurs qui influencent l'émission de CH_4 par les sols sont ceux qui conditionnent :

– la diffusion des gaz, et par suite les conditions d'oxydo-réduction (O_2) et de transfert du CH_4 , en particulier la teneur en eau, la nature des argiles et la végétation ;

– les activités microbiennes en général: température, pH, Eh, disponibilité du substrat, propriétés physico-chimiques des sols ;

– la méthanogénèse, en particulier la compétition avec la dénitrification et la sulfato-réduction ;

– l'activité de la méthane-mono-oxygénase: teneurs en O_2, CH_4, ammonium, nitrate, nitrite et cuivre ...

5.1. Propriétés physico-chimiques des sols

5.1.1. Teneur en eau

L'engorgement permet la mise en place de la méthanogénèse dans les sols submergés et les horizons inférieurs des sols humides. Dans les zones humides, l'émission de CH_4 diminue rapidement avec la profondeur de la nappe phréatique (51) et augmente avec l'abondance des plantes enracinées à aérenchyme, ces deux facteurs étant intercorrélés (38, 68). Les sols de prairie et des sols cultivés bien drainés peuvent, lorsqu'ils sont temporairement engorgés, devenir des sources de CH_4 (81).

Dans les sols exondés, la méthanotrophie augmente jusqu'à une valeur voisine de la capacité au champ, puis diminue rapidement lorsque la teneur en eau du sol augmente et que les transferts gazeux diminuent (42, 44, 71).

Les méthanotrophes conservant leur viabilité en anaérobiose ; les sols alternativement submergés et exondés peuvent avoir une forte activité méthanotrophe une fois drainés (1).

5.1.2. Disponibilité en oxygène et Eh du sol

Dans les environnements méthanogènes, la disponibilité en O_2 est le principal facteur limitant la méthanotrophie car les méthanotrophes y sont toujours présentes (29) à des densités peu affectées par l'état d'oxydation du sol. Les taux de méthanotrophie dans la rizière suivent l'ordre: rhizosphère (racines comprises) > sol de surface > sol non rhizosphérique (41). Dans les marécages de Floride, la méthanotrophie est significative dans les sols de tourbière qui permettent une bonne diffusion des gaz, alors qu'elle est négligeable dans les sols compacts de marnière (36).

Une baisse du Eh favorise l'émission de CH_4 en augmentant la méthanogénèse, en réduisant la méthanotrophie par diminution de la taille des racines et en augmentant le transfert des gaz à travers les plantes en favorisant la formation d'aérenchyme; une diminution du Eh de -200 à -300 mV augmente de 10 fois la production et de 17 fois l'émission de CH_4 (39).

5.1.3. Teneur en matière organique

L'intensité des processus de réduction en sol submergé est liée à la teneur en MO et à la nature et la disponibilité des accepteurs d'électrons. L'Eh d'un sol de rizière riche en Fe actif et en MO peut atteindre -200 mV en moins de 15 jours (55). À condition de considérer des échantillons homogènes de sols (sols non salins [20], sols à fort potentiel méthanogène [83]), on observe très généralement une corrélation positive entre le potentiel méthanogène et la teneur en MO du sol (87).

5.1.4. pH

L'activité des méthanogènes telluriques, optimale au voisinage de la neutralité (21), est très sensible aux variations de pH du sol (82). Les méthanotrophes sont plus tolérantes aux variations de pH que les méthanogènes (18), mais sont également sensibles à l'acidification du milieu (27). Une adaptation des deux activités aux milieux acides est possible. Production et consommation de CH_4 dans des tourbières tempérées et subarctiques (pH 3,5 à 6,3) montrent des optima de 5,5 à 7,0 pour la méthanogénèse et de 5,0 à 6,5 pour la méthanotrophie (18). Les techniques d'écologie moléculaire employées dans des tourbières (pH < 4,7) montrent la présence de méthanotrophes acidophiles non cultivables sur les milieux classiques (49).

5.1.5. Texture et minéralogie du sol

Dans les sols submergés, la texture intervient sur la mise en place de l'anaérobiose nécessaire à la méthanogénèse, la protection de la MO vis-à-vis de la décomposition, le transfert et le piégeage du CH_4 produit dans le sol et (4) l'épaisseur du sol oxydé hébergeant les méthanotrophes.

Les sols argileux, mal drainés et aptes à l'anaérobiose, ne sont pas systématiquement les plus favorables à l'émission de CH_4 car (i) certaines argiles protègent fortement la MO de la minéralisation et (ii) une forte teneur en argile, favorisant la rétention de bulles de CH_4 dans le sol, diminue son émission (64). Les sols de rizière riches en argiles gonflantes sont plus favorables à la méthanogénèse que les sols sableux, limoneux ou riches en kaolinites. Dans ces derniers, la densité du sol augmente après la submersion, ralentissant les variations de pH et de Eh ainsi que la décomposition de la MO (56). L'émission de CH_4 est nettement plus forte dans un sable limoneux calcaire que dans un sol argileux (14). Dans les rizières sableuses du Texas, les émissions saisonnières de CH_4 (15 à 36 g m^{-2}) augmentent avec la teneur en sable (19% à 32%) (64).

5.1.6. Propriétés chimiques

Une forte teneur en Fe et Mn des sols, permettant une diminution rapide du Eh après submersion, favorise la méthanogénèse (82, 29) alors qu'une forte teneur en P assimilable favorise la méthanotrophie (29). Dans les sols de rizière sulfatés et sulfatés acides, la compétition entre méthanogènes et sulfato-réducteurs pour l'H_2 et la plus faible productivité du riz sont la cause d'une émission de CH_4 dix fois plus faible (2 - 4 mg m^{-2} h^{-1}) que dans des sols non sulfatés (20 - 30 mg m^{-2} h^{-1}) (88). La salinité affecte plus la méthanotrophie que la méthanogénèse (14).

6. FACTEURS CLIMATIQUES

Méthanogènes et méthanotrophes ont des optima de température entre 30 et 40°C. La diminution de la température du sol réduit rapidement l'activité des méthanogènes et des autres bactéries impliquées dans la fermentation méthanique (12). La méthanotrophie montre des tolérances plus larges à la température que la méthanogénèse (18).

Dans les sols submergés des régions froides et tempérées, les variations saisonnières d'émission de CH_4 sont corrélées avec la température du sol (38, 59). L'émission de CH_4 par des marécages et tourbières du Canada augmente de 6,6 fois entre 10 et 23°C (51). Toutefois, on observe encore des émissions significatives (3 à 49 mg CH_4 m^{-2} $jour^{-1}$) dans des environnements engorgés sous la neige (15). Dans les sols exondés de forêt tempérée, la méthanotrophie ne montre pas de variations entre 10 et 30°C (35) ; elle peut être affectée entre - 5 et 10 °C (9), mais ne s'annule pas à des températures moyennes inférieures à 1°C (71).

6.1. Rôle de la végétation dans les sols submergés

Dans les rizières, la présence de riz augmente de quatre à cinq fois l'émission de CH_4 (46). La quantité émise au cours du cycle cultural est corrélée positivement avec la biomasse aérienne et les paramètres du rendement (70). Le C émis sous forme de CH_4 correspond respectivement à environ 3% et 4,5% du C photosynthétique chez les variétés de riz à faible ou fort potentiel d'émission de CH_4 (24).

Dans les zones marécageuses, les plantes à aérenchyme favorisent l'émission en permettant le transfert du CH_4 alors que les plantes sans aérenchyme réduisent son émission, en partie par oxydation rhizosphérique. Dans les zones colonisées par une végétation enracinée, la proportion de CH_4 dans le mélange CH_4- CO_2 émis est plus faible (42-45%) que dans les zones sans végétation (60%) (72) et les émissions de CH_4 sont de trois à 30 fois inférieures à celle des zones non végétalisées adjacentes (22), ce qui confirme le rôle de la rhizosphère dans l'oxydation du CH_4. Dans des tourbières, avec une nappe phréatique à -20 cm, on observe une faible consommation de CH_4 dans les zones de broussailles et une émission dans les zones colonisées par des plantes à aérenchyme (68). De même, dans les toundras engorgées, on n'observe pas d'émission de CH_4 en l'absence de végétation vasculaire, montrant le fort potentiel méthanotrophe de la couche aérobie supérieure de ces sols (77).

Les variations saisonnières de l'émission de CH_4 dans les écosystèmes tempérés submergés ou engorgés sont liées aux cycles végétatifs des plantes à aérenchyme et de la végétation flottante non enracinée qui affecte l'oxydation du CH_4 (31). Dans ces environnements, l'éclairement, en permettant une photosynthèse benthique, augmente l'épaisseur du sol oxydé, donc l'oxydation du CH_4 (36).

Dans les sols submergés, l'émission de CH_4 est corrélée positivement avec la productivité végétale nette dont environ 3% est réémis sous forme de CH_4. L'augmentation de la concentration du CO_2 atmosphérique, en

augmentant la productivité des écosystèmes, devrait également augmenter l'émission de CH_4 par les écosystèmes méthanogènes (85).

6.2. Pratiques culturales

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

La riziculture sous eau est la plus développée car plus productive (jusqu'à 10 t ha^{-1}) qu'en sol exondé (0,5 à 4 t ha^{-1}). De nombreuses études montrent une diminution de 60% à plus de 90% de l'émission de CH_4 quand les rizières sont drainées une ou plusieurs fois au cours du cycle cultural (64, 56, 6, 30, ...). De courts drainages induisent la formation de sulfate et de fer ferrique, qui entraîne une compétition pour l'H_2 entre méthanogènes, d'une part, et les sulfato-réducteurs et ferri-réducteurs, d'autre part, et qui se traduit par une inhibition persistante de la méthanogénèse après resubmersion (60).

La gestion de l'eau entre cultures est aussi un facteur important. Une rizière laissée en jachère sèche émet moins de CH_4 pendant la culture suivante qu'une jachère inondée (78).

6.2.2. Fertilisants organiques

Dans les rizières, la majorité des études montrent qu'un apport de MO multiplie l'émission de CH_4 par des facteurs de <2 à >9 (6, 30, 46). La production et l'émission de CH_4 diminuent avec le C/N du matériel incorporé.

Dans des sols cultivés aérobies et des sols de forêt, l'incorporation d'engrais vert peut réduire la méthanotrophie de 40% (53). Par contre, les expériences de longue durée (140 ans) de la station de Rothamsted (UK) ne montrent pas d'effet inhibiteur à long terme d'une fertilisation à base de fumier (26).

6.2.3. Fertilisants minéraux

Dans les rizières, la fertilisation minérale, en augmentant la biomasse du riz, augmente l'émission de CH_4. Les effets dépendent ensuite du type d'engrais, de la quantité utilisée et du mode d'application. L'apport de nitrates et de sulfates provoque une compétition en défaveur des méthanogènes. En présence de sulfates, H_2 et l'acétate sont utilisés préférentiellement par les bactéries sulfato-réductrices. En présence de nitrates, H_2 est utilisé préférentiellement par les bactéries dénitrifiantes. Par rapport à une rizière non fertilisée, l'augmentation d'émission de CH_4 résultant de l'augmentation de la biomasse du riz par les engrais minéraux est maximale avec de l'urée, intermédiaire avec du nitrate de potassium et minimale avec du sulfate d'ammonium (45). De nombreuses expériences indiquent que le sulfate d'ammonium diminue les émissions de 20 à 60% par rapport à l'urée (45, 6, 7). La combinaison engrais organique - sulfate d'ammonium permet de réduire de 58% l'émission observée avec un engrais organique utilisé seul et augmente les rendements en riz de

32% (69). Le sulfate de calcium utilisé pour restaurer la fertilité de sols de rizière salins ou alcalins diminue l'émission de CH_4 de 30 à 70% pour des apports de 1 à 10 t ha^{-1} (47). Cette inhibition semble être indépendante de la fertilisation azotée et s'observe dans des rizières recevant de l'urée ou un engrais vert (14). L'addition de sulfate peut toutefois se révéler néfaste pour le riz, en favorisant la production d'H_2S toxique.

L'ammonium a un effet inhibiteur sur la méthanotrophie en raison de la similitude structurale entre la méthane-mono-oxygénase et l'ammonium- mono-oxygénase. Une émission plus marquée lorsque les fertilisants azotés sont épandus en surface (11) peut être due en partie à une inhibition de la méthanotrophie par l'ammonium formé à l'interface aérobie/anaérobie où les méthanotrophes se développent préférentiellement.

Dans les sols exondés, l'application d'azote minéral se traduit souvent par un effet inhibiteur de l'oxydation du CH_4 atmosphérique. L'inhibition varie en fonction de la nature des engrais.

Une inhibition partielle ou totale par l'ammonium est rapportée par de nombreux auteurs, dans des sols cultivés (11, 34, 41, 27 ....), des sols de forêt (9, 71) et des sols de décharge (34). Cette inhibition agit par compétition entre le CH_4 et l'ammonium et par accumulation de nitrite toxique (37). Elle persiste après l'arrêt de la fertilisation (53, 27). Dans les sols de forêt, on observe également une corrélation négative entre l'oxydation du CH_4 et la teneur en N assimilable (71). L'urée, qui est ammonifiée, exerce aussi des effets inhibiteurs significatifs, par exemple de cinq à 20 fois dans des sols de pinède (8). Dans des sols de tourbière drainés et fertilisés, on observe une inhibition rapide de la méthanotrophie avec un effet plus marqué du NH_4Cl que du KNO_3 et de l'urée (13). Dans les sols cultivés, une fertilisation à base de nitrates ne semble pas affecter l'oxydation du CH_4 (27, 86, 53).

Les expériences de longue durée de la station expérimentale de Rothamsted (UK) permettent de classer le potentiel méthanotrophe des sols cultivés dans l'ordre forêt > pâturages > sols cultivés (86), montrant une corrélation négative avec l'intensité de la fertilisation azotée minérale. Une comparaison de 13 sols d'origine identique sous forêt ou mis en culture montre que cette dernière a diminué le potentiel d'oxydation du CH_4 d'environ 60% (16).

6.2.4. Autres pratiques culturales

Dans des sols cultivés exondés, le semis direct sans travail du sol augmente de six à huit fois l'oxydation du CH_4 atmosphérique par rapport au sol labouré (25) alors que le compactage du sol par les engins agricoles peut la réduire de moitié (23). La réduction de la consommation de CH_4 des sols exondés mis en culture peut résulter de la destruction de niches microaérophiles et de l'horizon de surface enrichi en MO, qui se développent dans les sols non cultivés (27).

7. LES VOIES DE RÉDUCTION POSSIBLES

7.1. Sols méthanogènes cultivés (rizières)

Les stratégies de réduction de l'émission de CH_4 par les rizières peuvent s'orienter vers l'inhibition de la méthanogénèse, la stimulation de l'oxydation du CH_4 et la limitation du transport du CH_4 par la plante. Les techniques potentielles font appel à la gestion de l'eau et des nutriments, à la sélection variétale et éventuellement à des inhibiteurs sélectifs.

Le drainage répété des parcelles au cours du cycle cultural est la méthode la plus efficace pour réduire l'émission de CH_4. Bien conduite, cette pratique n'affecte pas le rendement en riz (63) Des à-secs de quelques jours favorisent l'ancrage des jeunes pieds de riz en début de cycle, la croissance lors du tallage et la minéralisation de l'azote du sol. Ils diminuent l'accumulation de composés toxiques dans le sol au cours du cycle et aident à contrôler le développement des vecteurs de maladies humaines (62).

Des extrapolations indiquent que l'introduction d'à-secs dans 33% des rizières mal drainées de Chine réduirait de 10% les émissions agricoles de CH_4 (9,9 $\pm$ 3,0 Tg) de ce pays (32). Par contre, cette pratique consomme deux à trois fois plus d'eau que la submersion continue (63). Elle augmente les taux de nitrification et les pertes d'azote par dénitrification et favorise l'émission de N_2O, gaz à effet de serre, lors de la remise en eau (6, 7, 60). Enfin, cette pratique nécessite un bon nivelage des sols et une maîtrise de l'eau qui ne sont disponibles que dans un pourcentage modeste des rizières submergées (32).

Les pratiques de fertilisation aptes à réduire l'émission de CH_4 et adoptables par les riziculteurs sont: (i) la combinaison des engrais organiques avec de l'engrais azoté; (ii) l'utilisation préférentielle d'engrais sulfatés lorsqu'ils ne risquent pas de générer une sulfato-réduction toxique pour le riz et (iii) l'enfouissement des engrais, qui combine de nombreux autres avantages tels que la diminution des pertes d'azote par volatilisation, la non-inhibition de la fixation d'azote photodépendante et la diminution des populations de vecteurs de maladies humaines (62).

Le fait que l'acétylène, apporté sous forme de carbure de calcium encapsulé, augmente les rendements en riz de 30% par son effet inhibiteur sur la nitrification (2), mais diminue également de 35% l'émission de CH_4 , offre des perspectives intéressantes pour une utilisation pratique.

Des différences d'émission de CH_4 de près de 500% ont été observées entre variétés de riz. Toutefois, certaines des caractéristiques variétales aptes à réduire l'émission de CH_4 (faible exsudation, biomasse racinaire réduite, aérenchyme peu développé) (69) sont à l'opposé de celles souhaitées pour favoriser, d'une part, la fixation d'azote associée au riz et, d'autre part, son aptitude à croître et utiliser l'azote du sol en conditions de submersion.

7.2. Sols cultivés exondés

Les sols exondés sont des puits potentiels de CH_4. L'apport direct ou indirect d'ammonium dans les sols cultivés, de prairie et de forêt y produit une inhibition persistante de la capacité à oxyder le CH_4 atmosphérique. Il serait donc souhaitable d'y utiliser préférentiellement une fertilisation organique (26) et/ou à base de nitrates (86) qui n'affectent pas le potentiel méthanotrophe des sols.

7.3. Sols non cultivés

Les sols méthanogènes non cultivés sont pratiquement des "sites orphelins". D'une façon générale, les mesures aptes à diminuer l'émission de CH_4 dans les environnements méthanogènes naturels ou à favoriser la consommation de CH_4 dans les sols exondés non cultivés ne peuvent être prises en charge financièrement que si elles constituent un effet secondaire d'une mesure ayant un impact économique plus significatif à court terme. Par exemple, l'assainissement de marais impaludés ou le drainage et la mise en culture de tourbières diminuent l'émission de CH_4. La revégétalisation par fertilisation de landes acides infertiles, à activité méthanotrophe négligeable, peut augmenter cette activité par le développement d'une végétation herbacée favorable à l'élevage (40).

Bien évidemment, les techniques destinées à réduire la concentration du CH_4 atmosphérique qui sont adoptables dans les sols cultivés submergés et exondés doivent se traduire par un bilan positif pour l'agriculteur, ce qui limite considérablement la portée pratique des méthodes potentielles.

8. UN BILAN DANS LES SOLS

Les bilans d'émission de gaz à effet de serre par les sols sont confrontés à la très grande variabilité spatiale, journalière, saisonnière et annuelle des mesures, à des difficultés méthodologiques dans la mesure *in situ* de consommation ou de production aux faibles concentrations de ces gaz, à l'imprécision des estimations quantitatives des différents types de milieux, à l'imprécision de la qualification de ces différents types de milieux et à l'absence d'estimations dans certains autres.

Ceci explique que les estimations des bilans globaux d'émission de méthane par les sols et les principales sources n'ont que peu varié au cours des dix dernières années et que les fourchettes d'estimation ne se soient pas réduites (tableau 3).

Une estimation extrêmement grossière du bilan de CH_4 sur les sols en France (tableau 4) montre que les sols cultivés (-274 t CH_4 j^{-1}) et l'ensemble des sols (-236 t CH_4 j^{-1}) constituent un puits de méthane qui ne consomme toutefois qu'un très faible pourcentage du CH_4 d'origine anthropique résultant des activités agricoles (élevage: 4500 t CH_4 j^{-1}) et industrielles ou des décharges (2250 t CH_4 j^{-1}) (cf. **Sauvant** et coll. et **Prud'homme** dans ce numéro).

Tableau 3 : Estimations d'émission et de consommation de CH_4 (Tg/an) par des milieux sélectionnés.
Table 3 : Estimates of CH_4 emission or consumption (Tg/an) by selected environments.

Année Auteurs	1998 Ref : 10	1991 Ref : 79	1993 Ref : 61	1993 Ref : 43	1994 Ref : 28
Milieux submergés naturels	115 (100 - 200)	(120 - 200)	115	130 (60 - 200)	115 (55 - 150)
Rizières	100 (60 - 170)	(70 - 170)	100	95	60 (20 - 100)
Ruminants	80 (65 - 100)	(80 - 100)	80	80 (60 - 100)	85 (65 - 100)
Termites	40 (10 - 100)	(25 - 150)	20	10 (5 -15)	20 (10 - 50)
Décharges	40 (30 - 70)	(5 - 70)	40	50 (25 - 75)	40 (20 - 70)
Sols exondés	Non estimé	Non estimé	-10	-30 ([-5] - [-55])	

Tableau 4 : Estimation grossière des émissions et consommations journalières moyennes dans les sols français*.
Table 4 : Rough estimates of average daily CH_4 emission or consumption (Tg/an) in French soils*.

	Surface km^2	Activité** g CH_4 ha^{-1} j^{-1}	Bilan t CH_4 j^{-1}	Total
Sols exondés				
Terres cultivées	180 500	-5,5	-99	
Prairies et pâturages	115 000	-6,5	-75	
Friches agricoles	35 810	-8,3	-30	
Forêts	127 850	-9,9	-127	-331
Sols inondés hors zones maritimes				
Rizières	166	3000	50	
Marais maraîchers	80	720	6	
Roselières	300	730	22	
Tourbières	300	433	13	91
Sols humides à engorgement temporaire				
Prairies humides	10 000	3	3	
Landes humides	200	3	0,06	
Boisements humides	2 500	3	0,75	3,81

* Les activités sont celles des tableaux 1 et 2. Les estimations de surfaces proviennent de *l'Encyclopedia Universalis* et de **Barnaud**, 1998 (3).
** Médiane

Remerciements

Les auteurs remercient J-L **Garcia** (Laboratoire de Microbiologie IRD, Marseille) pour ses commentaires sur le manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) AMBUS P., CHRISTENSEN S., 1995. – Spatial and seasonal nitrous-oxide and methane fluxes in Danish forest-ecosystems, grassland-ecosystems, and agroecosystems. J. Env. Quality, **24**, 993-1001.
(2) BANERJEE N.K., MOSIER A.R., UPPAL K.F., GOSWAMI N.N., 1990. – Use of encapsulated calcium carbide to reduce denitrification losses from urea fertilized flooded rice. Mitteil. Deutsche Bodenkund. Gesellsch., **60**, 245-248.
(3) BARNAUD G., 1998. – Conservation des zones humides : concepts et méthodes appliqués à leur caractérisation. Thèse de doctorat, Université de Rennes I, décembre 1997. Coll. Patrimoines Naturels, **Vol. 34**, Service du Patrimoine Naturel / IEGB / MNHN, Paris, 451 p..
(4) BENDER M., CONRAD R., 1992. – Kinetics of CH_4 oxidation in oxic soils exposed to ambient air or high CH_4 mixing ratios. FEMS Microbiol. Ecol., **101**, 261-270.
(5) BOSSE U., FRENZEL P., 1997. – Activity and distribution of methane-oxidizing bacteria in flooded rice soil microcosms and in rice plants, *Oryza sativa*. Appl. Environ. Microbiol., **63**, 1199-1207.
(6) BRONSON K.F., NEUE H.U., SINGH U., 1997. – Automated chamber measurement of CH_4 and N_2O flux in a flooded rice soil. I. Effect of organic amendments, nitrogen source, and water management. Soil Sci.Soc.Am., **61**, 981-987.
(7) CAI Z.C., XING G.X., YAN X.Y., XU H., TSURUTA H., YAGI K., MINAMI K., 1997. – Methane and nitrous oxide emissions from rice paddy fields as affected by nitrogen fertilisers and water management. Plant Soil, **196**, 7-14.
(8) CASTRO M.S., PETERJOHN W.T., MELILLO J.M., GHOLZ H.L., LEWIS D., 1994. – Effects of nitrogen fertilization on the fluxes of N_2O, CH_4, and CO_2 from soils in a Florida slash pine plantation. Can. J. For. Res., **24**, 9-13.
(9) CASTRO M.S., STEUDLER P.A., MELILLO J.M., ABER J.D., BOWDEN R.D., 1995. – Factors controlling atmospheric methane consumption by temperate forest soils, Global Biogeochem. Cycles, **9**, 1-10.
(10) CICERONE R.J., OREMLAND R.S., 1988. – Biogeochemical aspects of atmospheric methane. Global Biogeochem. Cycles, **2**, 299-327.
(11) CONRAD R., ROTHFUSS F., 1991. – Methane oxidation in the soil surface layer of a flooded rice field and the effect of ammonium. Biol. Fertil. soils, **12**, 28-32.
(12) CONRAD R., LUPTON F.S., ZEIKUS J.G., 1987. – Hydrogen metabolism and sulfate-dependant inhibition of methanogenesis in a eutrophic lake sediment., Lake Mendota. FEMS Microbiol. Ecol., **45**, 107-115.
(13) CRILL P.M., MARTIKAINEN P.J., NYKANEN H., SILVOLA J., 1994. – Temperature and N fertilization effects on methane oxidation in a drained peatland soil. Soil Biol. Biochem., **26**, 1331-1339.
(14) DENIER VAN DER GON H.A.C., 1996. – Methane emission from wetland ricefields. PhD. Agric. Univ. Wageningen, The Netherlands. ISBN 90-5485-591-6. 182 p..
(15) DISE N.B., 1992. – Winter fluxes of methane from Minnesota peatlands. Biogeochemistry, **17**, 71-83.
(16) DOBBIE K.E., SMITH K.A., PRIEME A., CHRISTENSEN S., DEGORSKA A., ORLANSKI P., 1996. – Effect of land-use on the rate of methane uptake by surface soils in Northern Europe. Atmos. Environ., **30**, 1005-1011.
(17) DUENAS C., FERNANDEZ M.C., CARRETERO J., PEREZ M., LIGER E., 1994. – Consumption of methane by soils. Environ.Monit. and Assess., **31**, 125-130.
(18) DUNFIELD P., KNOWLES R., DUMONT R., MOORE T.R., 1993. – Methane production and consumption in temperate and subarctic peat soils - response to temperature and pH. Soil Biol. Biochem., **25**, 321-326.
(19) ESCOFFIER S., LE MER J., ROGER P.A., 1997. – Enumeration of methanotrophic bacteria in ricefield soils by plating and MPN techniques: a critical approach. Eur. J. Soil Biol., **33**, 41-51.
(20) GARCIA J., RAIMBAULT M., JACQ V., RINAUDO G., ROGER P.A., 1974. – Activités microbiennes dans les sols de rizière du Sénégal : relations avec les propriétés physico-chimiques et influence de la rhizosphère. Rev. Ecol. Biol. Sol, **11**, 169-185.
(21) GARCIA J.L., 1998. – Les bactéries méthanogènes. C.R. Acad. Agric. Fr., **84**, 23-33.
(22) HAMILTON J.D., KELLY C.A., RUDD J.W.M., HESSLEIN R.H., ROULET N.T., 1994. – Flux to the atmosphere of CH_4 and CO_2 from wetland ponds on the Hudson-Bay lowlands, Hbls.-. J. Geophys. Res. Atmos., **99**, 1495-1510.
(23) HANSEN S., MAEHLUM J.E., BAKKEN L.R., 1993. – N_2O and CH_4 fluxes in soil influenced by fertilization and tractor traffic. Soil Biol. Biochem., **25**, 621-630.
(24) HUANG Y., SASS R.L., FISHER F.M., 1997. – Methane emission from Texas rice paddy soils - 2 - seasonal contribution of rice.biomass production to CH_4 emission. Global Change Biol., **3**, 491-500.
(25) HÜTSCH B.W., 1998. – Tillage and land use effects on methane oxydation rates and their vertical profiles in soil. Biol. Fert. Soils, **27**, 284-292.
(26) HUTSCH B.W., WEBSTER C.P., POWLSON D.S., 1993. – Long term effects of nitrogen fertilization on methane oxidation in soil of the broadbalk wheat experiment. Soil Biol. Biochem., **25**, 1307-1315.
(27) HÜTSCH B.W., WEBSTER C.P., POWLSON D.S., 1994. – Methane oxidation in soil as affected by land use, soil pH and N fertilization. Soil Biol. Biochem., **26**, 1613-1622.
(28) INTERGOVERNEMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC), 1994. – Climate change 1994. Radiative forcing of climate change and an evaluation of the IPCC IS92 emission scenarios. Cambridge Univ. Press, NY.
(29) JOULIAN C., ESCOFFIER S., LE MER J., NEUE H.U., ROGER P.A., 1997. – Populations and potential activities of methanogens and methanotrophs in rice fields: relations with soil properties. Eur. J. Soil Biol., **33**, 105-116.
(30) KANNO T., MIURA Y., TSURUTA H., MINAMI K., 1997. – Methane emission from rice paddy fields in all of Japanese prefecture - relationship between emission rates and soil characteristics, water treatment and organic matter application. Nutrient Cycling Agroecos., **49**, 147-151.
(31) KELLEY C.A., MARTENS C.S., USSLER W., 1995. – Methane dynamics across a tidally flooded riverbank margin. Limnol. Oceanogr., **40**, 1112-1129.
(32) KERN J.S., GONG Z.T., ZHANG G.L., ZHUO H.Z., LUO G.B., 1997. – Spatial analysis of methane emissions from paddy soils in China and the potential for emissions reduction. Nutrient Cycling Agroecos., **49**, 181-195.
(33) KHALIL M.A.K., RASMUSSEN R.A., 1994. – Global emissions of methane during the last several centuries. Chemosphere, **29**, 833-842.

(34) KIGHTLEY D., NEDWELL D.B., COOPER M., 1995. – Capacity for methane oxidation in landfill cover soils measured in laboratory-scale soil microcosms. Appl. Environ. Microbiol., **61**, 592-601.
(35) KING G.M., ADAMSEN A.P.S., 1992. – Effects of temperature on methane consumption in a forest soil and in pure cultures of the methanotroph *Methylomonas rubra*. Appl. Environ. Microbiol., **59**, 2758-2763.
(36) KING G.M., ROSLEV P., SKOVGAARD H., 1990. – Distribution and rate of methane oxidation in sediments of the Florida Everglades. Appl. Environ. Microbiol., **56**, 2902- 2911.
(37) KING G.M., SCHNELL S., 1994. – Effect of increasing atmospheric methane concentration on ammonium inhibition of soil methane consumption. Nature, **370**, 282-284.
(38) KLINGER L.F., ZIMMERMAN P.R., GREENBERG J.P., HEIDT L.E., GUENTHER A.B., 1994. – Carbon trace gas fluxes along a successional gradient in the Hudson-Bay lowland. J. Geophys. Res. Atmos., **99**, 1469-1494.
(39) KLUDZE H.K., DELAUNE R.D., 1995. – Gaseous exchange and wetland plant-response to soil redox intensity and capacity. Soil Sci. Soc. Amer. J., **59**, 939-945.
(40) KRUSE C.W., IVERSEN N., 1995. – Effect of plant succession, ploughing, and fertilization on the microbiological oxidation of atmospheric methane in a heathland soil. FEMS Microbiol. Ecol., **18**, 121-128.
(41) KUMARASWAMY S., RAMAKRISHNAN B., SATPATHY S.N., RATH A.K., MISRA S., RAO V.R. SETHUNATHAN N., 1997. – Spatial distribution of methane-oxidizing activity in a flooded rice soil. Plant Soil., **191**, 241-248.
(42) LE MER J., ESCOFFIER S., CHESSEL C., ROGER P.A., 1996. – Microbiological aspects of methane emission by a ricefield soil from Camargue, France.: 2. Methanotrophy and related microflora. Eur. J. Soil Biol., **32**, 71-80.
(43) LELIEVELD J., CRUTZEN P.J., BRUHL C., 1993. – Climate effects of atmospheric methane. Chemosphere, **26**, 739-768.
(44) LESSARD R., ROCHETTE P., TOPP E., PATTEY E., DESJARDINS R.L., BEAUMONT G., 1994. – Methane and carbon-dioxide fluxes from poorly drained adjacent cultivated and forest sites. Can. J. Soil Sci., **74**, 139-146.
(45) LINDAU C.W., 1994. – Methane emissions from Louisiana rice fields amended with nitrogen fertilizers. Soil Biol. Biochem., **26**, 353-359.
(46) LINDAU C.W., BOLLICH P.K., 1993. – Methane emissions from Louisiana 1st and ratoon crop rice. Soil Sci., **156**, 42-48.
(47) LINDAU C.W., WICKERSHAM P., DELAUNE R.D., COLLINS J.W., BOLLICK P.K., SCOTT L.M., LAMBREMONT E.N., 1998. – Methane and nitrous oxide evolution and N-15 and Ra-226 uptake as affected by application of gypsum and phosphogypsum to Louisiana rice. Agric. Ecosyst. Environ., **68**, 165-173.
(48) MAYER H.P., CONRAD R., 1990. – Factors influencing the population of methanogenic bacteria and the initiation of methane production upon flooding of paddy soil. FEMS Microbiol. Ecol., **73**, 103-112.
(49) MC DONALD I.R., HALL G.H., PICKUP R.W., COLIN MURRELL J., 1996. – Methane oxidation potential and preliminary analysis of methanotrophs in blanket bog peat using molecular ecology techniques. FEMS Microbiol. Ecol., **21**, 197-211.
(50) MINAMI K., 1995. – The effect of nitrogen fertilizer use and other practices on methane emission from flooded rice. Fert. Res., **40**, 71-84.
(51) MOORE T.R., DALVA M., 1993. – The influence of temperature and water-table position on carbon-dioxide and methane emissions from laboratory columns of peatland soils. J. Soil Sci., **44**, 651-664. .
(52) NEDWELL D.B., 1996. – Methane production and oxydation in soils and sediments. *In* Microbiology of atmospheric trace gases, Collin Murrell J, Kelly DP (eds.) , Springer-Verlag, Berlin, 33-50.
(53) NESBIT SP, BREITENBECK GA, 1992. – A laboratory study of factors influencing methane uptake by soils. Agric. Ecosys. Environ., **41**, 39-54.
(54) NEUE H.U., 1997. – Fluxes of methane from rice fields and potential for mitigation. Soil Use Manag., **13**, 258-267 .
(55) NEUE H.U., ROGER P.A., 1993. – Rice agriculture: factors controlling emissions. *In*: Atmospheric methane: Sources, sinks, and role in global change. Khalil M. A. K. (ed.), Springer-Verlag, Heidelberg , NATO ASI series, **vol 113**, 254-298.
(56) NEUE H.U., BECKER-HEIDMANN P., SCHARPENSEEL H.W., 1990. – Organic matter dynamics, soil properties, and cultural practices in ricelands and their relationship to methane production. *In*: Soils and the greenhouse effect. Bouwman A. F. (ed.), John Wiley & Sons, Chichester, England. 457-466.
(57) NOUCHI I., HOSONO T., AOKI K., MINAMI K., 1994. – Seasonal-variation in methane flux from rice paddies associated with methane concentration in soil-water, rice biomass and temperature, and its modeling. Plant Soil, **161**, 195-208.
(58) OREMLAND R.S., CULBERTSON C.W., 1992. – Importance of methane-oxidizing bacteria in the methane budget as revealed by the use of a specific inhibitor. Nature, **356**, 421-423.
(59) PULLIAM W.M., 1993. – Carbon-dioxide and methane exports from a southeastern floodplain swamp. Ecol. Monogr., **63**, 29-53.
(60) RATERING S., CONRAD R., 1998. – Effects of short-term drainage and aeration on the production of methane in submerged rice soil. Global Change Biol., **4**, 397-407.
(61) REEBURG W.S., WHALEN S.C., ALPERIN M.J., 1993. – The role of methylotrophy in the global methane budget. *In*: Microbial growth on C_1 compounds. Murrell J.C., Kelly D.P. (eds.) , Intercept Ltd, Andover, UK, 1-14.
(62) ROGER P.A., 1996. – Biology and management of the floodwater ecosystem in wetland ricefields. International Rice Research Institute, PoBox 933, Manilla, Philippines; IRD, 214 rue La Fayette, Paris, France. 250 p..
(63) SASS R.L., FISHER F.M., WANG Y.B., TURNER F.T., JUND M.F., 1992. – Methane emission from rice fields: The effect of floodwater management. Global. Biochem. Cycles, **6**, 249-262.
(64) SASS R.L., FISHER F.M., LEWIS S.T., JUND M.F., TURNER F.T., 1994. – Methane emissions from rice fields - effect of soil properties. Global Biogeochem. Cycles, **8**, 135-140.
(65) SCHINK B., ZEIKUS J.G., 1980. – Microbial methanol formation : major end product of pectin metabolism. Curr. Microbiol., **4**, 387-389.
(66) SCHÜTZ H., HOLZAPFEL-PSCHORN A., CONRAD R., RENNENBERG H., SEILER W., 1989. - A three years continuous record on the influence of daytime, season and fertilizer treatment on methane emission rates from an Italian rice paddy field. J. Geophys. Res., **94**, 16405-16416 .
(67) SEILER W., HOLZAPFEL-PSCHORN A., CONRAD R., SCHARFFE D., 1984. – Methane emission from rice paddies. J. Atmospheric Chem., **1**, 241-268.
(68) SHANNON R.D., WHITE J.R., 1994. – Three-year study of controls on methane emissions from two Michigan peatlands. Biogeochemistry, **27**, 35-60.
(69) SHAO K.S., LI Z., 1997. – Effect of rice cultivars and fertilizer management on methane emission in a rice paddy in Beijing. Nutrient Cycling Agroecos., **49**, 139-146.
(70) SINGH S., KASHYAP A.K., SINGH J.S., 1998. – Methane flux in relation to growth and phenology of a high yielding rice variety as affected by fertilization. Plant Soil., **201**, 157-164.
(71) SITAULA B.K., BAKKEN L.R., ABRAHAMSEN G., 1995. – CH_4 uptake by temperate forest soil - effect of N input and soil acidification. Soil Biol. Biochem., **27**, 871-880.
(72) SORRELL B.K., BOON P.I., 1992. – Biogeochemistry of billabong sediments. II. Seasonal variations in methane production. Freshwater Biol., **27**, 435-445.
(73) STEUDLER P.A., JONES R.D., CASTRO M.S., MELILLO J.M., LEWIS D.L., 1996. – Microbial controls of methane oxidation in temperate forest and agricultural soils. *In*: Microbiology of atmospheric trace gases. Collin Murrell J., Kelly D.P. (eds.), Springer-Verlag, Berlin, 69-84.

(74) TAKAI Y., 1970. – The mechanism of methane fermentation in flooded paddy soil. Soil Sci. Plant Nutr., **16**, 238-244.
(75) TOPP E., HANSON R.S., 1991. – Metabolism of radiatively important trace gases by methane-oxidizing bacteria. pp 71-90 *in* ROGERS J.E. and WHITMAN W.B., ed.. – Microbial production and consumption of green house gases: methane, nitrogen oxydes and halomethanes. Amer. Soc. Microbiol., Washington D.C.
(76) TOPP E., PATTEY E., 1997. – Soils as Sources and Sinks for Atmospheric Methane. Can. J. Soil Sci., **77**, 167-178.
(77) TORN M.S., CHAPIN F.S., 1993. – Environmental and Biotic Controls over Methane Flux from Arctic Tundra. Chemosphere, **26**, 357-368.
(78) TROLLDENIER G., 1995. – Methanogenesis during rice growth as related to the water regime between crop seasons. Biol. Fertil. Soils, **19**, 84-86.
(79) TYLER S.C., 1991. – The global methane budget. *In*: Microbial production and consumption of greenhouse gases: methane, nitrogen oxydes and halomethanes. ROGERS J.E., WHITMAN W.B. (eds.) Am. Soc. Microbiol. Washington DC. 7-38.
(80) VANDERNAT F.J.W.A., MIDDELBURG J.J., VANMETEREN D., WIELEMAKERS A., 1998. – Methane emission patterns from *Scirpus lacustris* and *Phragmites australis*. Biogeochemistry, **41**, 1-22.
(81) WANG F.L., BETTANY J.R., 1995. – Methane emission from a usually well-drained prairie soil after snowmelt and precipitation. Can. J. Soil Sci., **75**, 239-241.
(82) WANG Z.P., DELAUNE R.D., MASSCHELEYN P.H., PATRICK W.H., 1993. – Soil redox and pH effects on methane production in a flooded rice soil. Soil Sci. Soc. Am. J., **57**, 382-385.
(83) WANG Z.P., LINDAU C.W., DELAUNE R.D., PATRICK W.H., 1993b. – Methane emission and entrapment in flooded rice soils as affected by soil properties. Biol. Fertil. Soils, **16**, 163-168.
(84) WHALEN S.C., REEBURGH W.S., SANDBECK K.A., 1990. – Rapid methane oxidation in a landfill cover soil. Appl. Environ. Microbiol., **56**, 3405-3411.
(85) WHITTING G.J., CHANTON J.P., 1992. – Plant-dependent CH_4 emission in subarctic Canadian fen. Global Biogeochem. Cycles, **6**, 225-231.
(86) WILLISON T.W., WEBSTER C.P., GOULDING K.W.T., POWLSON D.S., 1995. – Methane oxidation in temperate soils - effects of land- use and the chemical form of nitrogen-fertilizer. Chemosphere, **30**, 539-546.
(87) YAGI K., MINAMI K., 1990. – Effects of organic matter application on methane emission from Japanese paddy fields. *In*: Soil and the Greenhouse Effects. BOUWMAN A. F. (ed.) John Wiley & Sons. 467-473.
(88) YAGI K., CHAIROJ P., TSURUTA H., CHOLITKUL W., MINAMI K., 1994. – Methane emission from rice paddy fields in the central plain of Thailand. Soil Sci. Plant Nutr., **40**, 29-37.