

Les sols : sources et puits de méthane

P. Roger et J. Le Mer

Laboratoire de Microbiologie IRD, IFR-BAIM, Marseille - Universités de Provence et de la Méditerranée
ESIL, Case 925, 163 Avenue de Luminy F-13288, Marseille Cedex 9, FRANCE.

RÉSUMÉ

Les sols, exondés ou inondés, abritent à la fois des populations de bactéries méthanogènes anaérobies, responsables de la production de méthane (CH_4) et des bactéries méthanotrophes aérobies, responsables de son oxydation en CO_2 .

Les sols submergés sont des sources de CH_4 où l'émission de ce gaz est la résultante d'une production dans les zones anaérobies et d'une réoxydation importante (60 à > 90 %) dans les zones aérobies que sont la rhizosphère des plantes aquatiques et l'interface sol-eau. Les émissions de CH_4 par les sols submergés (rizières, zones marécageuses, sols d'estuaires, tourbières...) s'expriment en $\text{mg CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ avec une médiane inférieure à $10 \text{ mg CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Les sols continuellement exondés consomment le CH_4 atmosphérique, mais les activités sont très faibles, difficiles à mesurer et les micro-organismes impliqués ne sont que très imparfaitement caractérisés. La consommation de CH_4 dans ces sols ne dépasse qu'exceptionnellement $0,1 \text{ mg de CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Elle décroît des sols de forêt aux sols de prairie et aux sols cultivés.

Les sols agricoles, source de CH_4 , sont essentiellement les rizières où la submersion et l'utilisation d'engrais organiques favorisent l'émission de CH_4 . L'introduction d'à-secs dans le cycle cultural et l'utilisation d'engrais sulfatés permettent de réduire l'émission de CH_4 par les rizières.

Le potentiel méthanotrophe des sols exondés est réduit par la mise en culture et principalement par l'apport d'azote ammoniacal.

Les estimations au niveau régional et planétaire des émissions et consommations de CH_4 par les sols sont encore extrêmement imprécises en raison de difficultés méthodologiques aussi bien au niveau de l'évaluation des activités locales que de celle des superficies concernées.

Mots clés

CH_4 , sol, production, consommation, émission, effet de serre, revue.

SUMMARY**SOILS AS A SOURCE AND RISK OF METHANE**

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 ebullition.

Methane sources are mainly wetlands. However 60 to > 90 % of the 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 activities. 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.). Oxic soils consume atmospheric CH_4 but their activities are very low and microorganisms implied are largely unknown.

Methane emissions by cultivated or natural wetlands are expressed in $\text{mg CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ with a median lower than $10 \text{ mg CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Methanotrophy in such soils is most often expressed with the same unit. Methane oxydation by oxic upland soils is rarely higher than $0,1 \text{ mg CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Forest soils are the most active, followed by grasslands. Cultivated soils are the less active. Factors that favor CH_4 emission from cultivated wetlands are mostly submersion and organic fertilizers use. Intermittent drainage and utilization of sulfate forms of N fertilizers reduce CH_4 emission. Methane oxidation potential of upland soils is reduced by cultivation and most affected by ammonium N.

Global estimates of CH_4 emission and consumption by soils are still extremely imprecise because of high uncertainties in estimates of specific local activities and corresponding areas at regional, country and global levels.

Key-words

Methane, soil, production, emission, consumption, greenhouse effect, review.

RESUMEN**LOS SUELOS: fuentes y pozos de metano**

Los suelos, inundados y no inundados, contienen simultáneamente poblaciones de bacterias metanogénicas anaérobias responsables de la producción de CH_4 y bacterias metanotróficas aerobias responsables de su oxidación en CO_2 .

Los suelos inundados son fuente de CH_4 en donde las emisiones de dicho gas es el resultado de la producción en zonas anaerobias y de una reoxidación importante (60 a 90 %) en zonas aerobias en la rizósfera de las plantas acuáticas y en la interfase suelo-agua. Las emisiones de CH_4 de los suelos inundados (arrozales, pantanos, suelos lodosos, turba...) se expresan en $\text{mg CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ con una mediana inferior a $10 \text{ mg CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Los suelos nunca inundados consumen el CH_4 atmosférico pero las actividades son muy bajas, difíciles de medir y los microorganismos implicados no están perfectamente caracterizados. El consumo de CH_4 en estos suelos es normalmente inferior a $0,1 \text{ mg CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Este consumo decrece de los suelos de bosques, a los de pastizales y de cultivo.

Los suelos agrícolas fuente de CH_4 son esencialmente los arrozales en donde las inundaciones y la utilización de abono orgánico favorece la emisión de CH_4 . La introducción de periodos secos en los ciclos de cultivos es el método más eficiente para reducir la producción de CH_4 en los arrozales.

El potencial metanotrófico de los suelos nunca inundados es reducido por el cultivo y principalmente por la fertilización con nitrógeno amoniacal.

Las estimaciones, a nivel regional y mundial de las emisiones y del consumo de CH_4 en los suelos son todavía imprecisas debido a las dificultades metodológicas de evaluación de las actividades locales y de las superficies involucradas en este fenómeno.

Palabras clave

Metano, suelo, producción, consumo, emisión, efecto invernadero, revista

Le CH_4 a une concentration moyenne de 1,7 ppm et un temps de résidence d'environ 10 ans dans l'atmosphère. Sa forte capacité à absorber les infrarouges lui donne un pouvoir de réchauffement 20 à 30 fois supérieur à celui du CO_2 . Il est considéré, après le CO_2 et les CFCs, comme le troisième gaz responsable du réchauffement du globe. Des carottages dans la calotte glaciaire ont montré une augmentation de la concentration atmosphérique du CH_4 liée aux activités anthropiques et ont permis d'estimer les émissions à 180 Tg/an au xv^e siècle ($1 \text{ Tg} = 10^{12} \text{ g}$) et 200 Tg/an au début du 18^e (Khalil et Rasmussen 1994). Les estimations de l'IPCC pour 1994 sont de 535 Tg/an CH_4 avec une accumulation de 37 Tg (Janssen *et al.*, 1999). Selon les estimations de l'IPCC (2001), l'augmentation annuelle de la concentration du CH_4 atmosphérique a varié de 0 à 13 ppb an⁻¹ et a été en moyenne de 7ppb an⁻¹ soit une augmentation annuelle de 0,4 %

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

Les sols inondés sont la principale des sources naturelles de CH_4 , responsables d'environ 30 % de l'émission totale. Environ 70 % des émissions de CH_4 sont d'origine anthropique. Les ruminants domestiques et les rizières responsables de 20 à 50 % des émissions totales, font de l'agriculture la principale source de CH_4 anthropique (IPCC 1995). En raison de son importance économique et de son fort potentiel d'émission de CH_4 , la rizière est l'écosystème le plus étudié. Sur la base d'une émission annuelle de 60 Tg de CH_4 par les rizières et d'une production annuelle de 600 millions de tonnes de riz, la production d'un kg de grain correspondrait environ à l'émission de 100 g de CH_4 .

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

Le rôle des sols comme source et puits de CH_4 a été récemment discuté dans des synthèses générales (Topp et Pattey 1997, Roger *et al.* 1999, Le Mer et Roger 2001), ou portant sur les rizières (Minami 1995, Neue 1997) et les forêts et sols cultivés tempérés (Stuedler *et al.*, 1996).

Depuis janvier 1999 plus de 65 articles ont été publiés sur ce thème. Cette revue résume les connaissances acquises et présente ces nouveaux résultats.

MECANISMES ET MICROFLORES IMPLIQUEES

Méthanogénèse

La minéralisation des polymères biologiques dans les environnements anoxiques se fait par fermentation méthanique et conduit à la libération de CH_4 et de CO_2 . Cette transformation, implique les actions successives de quatre populations microbiennes : (1) une microflore hydrolytique aérobie, anaérobie facultative ou stricte qui transforme des polymères en monomères (glucides, acides gras, acides aminés) ; (2) une microflore fermentaire acidogène anaérobie facultative ou stricte qui produit des acides gras volatils et organiques, des alcools, de l' H_2 et du CO_2 à partir des monomères et des intermédiaires de fermentation (3) ; une microflore syntrophique ou homoacétogène qui produit de l'acétate à partir de certains de ces métabolites, et (4) la microflore méthanogène *sensu stricto* qui nécessite une anaérobiose stricte et de faibles potentiels d'oxydoréduction ($E_h < -200 \text{ mV}$) et utilise un petit nombre de substrats simples ($\text{H}_2 + \text{CO}_2$, acétate, formate, méthanol, méthylamines, diméthylsulfure et des alcools) pour produire du CH_4 (Garcia *et al.*, 2000). Il est généralement admis que la méthanogénèse ne se met en place dans les sols submergés qu'une fois tout le fer ferrique et le sulfate réduits et l' E_h inférieur à 150 mV. Toutefois, l'étude de la thermodynamique de la méthanogénèse dans 16 sols de rizière montre dans tous les cas, dès la submersion, une faible méthanogénèse liée à la production de H_2 et CO_2 à des concentrations suffisantes pour assurer une réaction exergonique ($< -30 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ CH}_4$). Dans la majorité des cas, cette activité est inhibée au bout de quelques jours et ne reprend qu'une fois le fer et le sulfate réduits ; dans quelques sols riches en matière organique, la méthanogénèse est continue à partir de la submersion (Yao et Conrad, 1999).

L'étude du devenir du $[\text{U-}^{14}\text{C}]$ glucose et du $[\text{2-}^{14}\text{C}]$ acétate dans un sol de rizière montre qu'en plus d'une inhibition directe de la méthanogénèse par les produits de la dénitrification (NO , NO_x , N_2O) les bactéries nitrato-, ferri- et sulfato-réductrices peuvent également inhiber les méthanogènes par compétition pour l'acétate (Chidthaisong et Conrad, 2000b).

Dans la rhizosphère, l' O_2 exsudé par les racines inhibe les méthanogènes et permet la méthanotrophie. Les travaux de Frenzel *et al.*, (1999) en microcosmes montrent une densité similaire de méthanogènes dans le sol rhizosphérique et le sol non rhizosphérique et suggèrent que l'inhibition des méthanogènes par l' O_2 ne résulte pas d'un effet direct sur la croissance des populations, mais plutôt d'une réoxydation du fer causant une compétition entre bactéries ferri-réductrices et méthanogènes pour l' H_2 . L'application d'oxyde ferrique-ferrihydrite à raison de 30 à 60 g kg⁻¹ de sol, réduit de 43 à 84 % l'émission de CH_4 , confirmant l'importance du fer ferrique dans le contrôle de la méthanogénèse. Toutefois, l'utilisation pratique de cette

méthode est plus que douteuse en raison des risques de toxicité pour la plante et des quantités de produit (30 à 60 t ha⁻¹) à apporter (Jackel et Schnell, 2000).

Dans les sols et les sédiments, environ 66 % du CH₄ est produit à partir de l'acétate. Le reste résulte de la réduction du CO₂ par H₂ et éventuellement du méthanol issu de la dégradation des pectines des algues (Joulian *et al.*, 1997). L'inhibition de la méthanogénèse acétoclaste par CH₃F a montré que l'hydrogénotropie était responsable d'un quart à un tiers du CH₄ produit dans un sol de rizière (Conrad et Klose, 1999a), et devait résulter principalement de la décomposition et de la fermentation de matériel racinaire (Conrad et Klose, 1999 a and b).

La méthanisation est résumée par la réaction : C₆H₁₂O₆ --> 3CO₂ + 3 CH₄. Toutefois, la composition du biogaz varie lors de la mise en place de l'anaérobiose dans les sols. Lors de la méthanisation de cellulose U-¹⁴C, le rapport ¹⁴CO₂/¹⁴CH₄ passe de 3 dans un sol récemment submergé à 1 dans un sol submergé depuis 45 jours (Chidthaisong et Conrad, 2000a).

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

Alors que 26 genres de méthanogènes ont été jusqu'à présent décrits, les souches isolées de sols de rizières appartiennent seulement à sept genres : *Methanobacterium*, *Methanosarcina*, *Methano-brevibacter*, *Methanoculleus*, *Methanogenium*, *Methanosaeta*, et *Methanospirillum* (LeMer et Roger, 2001). L'étude des populations d'Archaea dans un sol de rizière italien par les méthodes moléculaires montre la présence de *Methanosarcina*, *Methanosaeta*, *Methanobacter*, et *Methanomicrobium*, associés à des clusters d'euryarchaeotes and crenarchaeotes (Lueders et Friedrich, 2000).

Méthanotrophie

Il existe deux formes d'oxydation aérobie du CH₄ dans les sols (Conrad et Rothfuss, 1991, Bender et Conrad, 1992). La première, dite de forte affinité, a lieu à des concentrations en CH₄ voisines de celles de l'atmosphère. Elle est apparemment ubiquiste dans les sols oxiques n'ayant pas été exposés à de fortes concentrations de NH₄⁺ (Topp et Hanson 1991). Cette activité est faible et s'exprime en g CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹. Les populations bactériennes responsables n'ont pas encore été isolées (Bender et Conrad 1992). L'étude des gènes de sous-unité A de la méthane mono-oxygénase (MMO) non soluble, extraits de sols de forêt et de sols exondés présentant des activités d'oxydation du CH₄ élevées a mis en évidence des bandes suffisamment éloignées de celles de bactéries méthanotrophes connues pour conclure à l'existence de souches inconnues impliquées dans la consommation du méthane atmosphérique (Henckel *et al.*, 2000).

La seconde forme d'oxydation, dite de faible affinité, a lieu à des

concentrations en CH₄ supérieures à un seuil de 11- 40 ppm (Conrad et Rothfuss, 1991). Elle est le propre des bactéries dites méthanotrophes (King *et al.*, 1990) présentes dans les sols dont le pH est supérieur à 4,4 (Topp et Hanson, 1991) et qui utilisent le CH₄ comme seule source de C et d'énergie. La disponibilité en O₂ est le facteur limitant leur activité. Dans les sols submergés, les méthanotrophes se développent dans l'horizon oxydé du sol, dans la rhizosphère aérobie des plantes à aerenchyme, à l'intérieur des racines et à la base des tiges des plantes aquatiques (King *et al.*, 1990) dont le riz. La méthanotrophie de faible affinité se développe *in situ* dans les sols méthanogènes (rizières, tourbières, décharges.) où la concentration du CH₄ dans l'eau interstitielle ou dans l'atmosphère des zones aérobie (premiers centimètres du sol) est supérieure au seuil de 11- 40 ppm (Bender et Conrad, 1992). Cette activité se développe également dans les sols oxiques incubés sous une atmosphère artificiellement enrichie en CH₄ (Le Mer *et al.*, 1996). Les activités méthanotrophes de faible affinité portent sur des concentrations en CH₄ très supérieures à la concentration atmosphérique, sont élevées et s'expriment en kg CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹.

Toutefois, dans des sols de forêt de Norvège qui présentent des activités d'oxydation du CH₄ atmosphérique avec des Km correspondant à une forte affinité, Jensen *et al.*, (2000) ont trouvé des séquences des enzymes caractéristiques des souches de méthanotrophes vrais (pMMO et forte affinité) et de nitrifiantes, ce qui laisserait supposer que certaines bactéries peuvent effectuer les deux types d'oxydation du CH₄.

Une oxydation anaérobie du CH₄, dite sulfate-dépendante, implique l'associations d'Archae méthanotrophes et de bactéries sulfato-réductrices. Cette activité encore mal comprise aurait un rôle écologique significatif mais n'a pas encore été démontrée dans les sols (Valentine et Reeburg, 2000).

Relations entre méthanogènes et méthanotrophes

Méthanogènes et méthanotrophes sont ubiquistes dans les sols de rizière (Escoffier *et al.*, 1997; Joulian *et al.*, 1997) et probablement dans la majorité des sols. Leurs populations se maintiennent en conditions défavorables, lors d'à-secs pour les méthanogènes anaérobies et lors de submersions pour les méthanotrophes aérobie. L'endorhizosphère du riz (racines lavées) préserve une microflore fermentaire et méthanogène (Conrad et Klose, 1999a). 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 (Joulian *et al.*, 1997).

Dans les sols submergés (rizières et marécages), un très fort pourcentage du CH₄ produit dans les zones anaérobies est réoxydé dans les zones aérobie (Oremland et Culbertson, 1992; Sass *et al.*, 1992) et les variations d'émission sont attribuées majoritairement aux variations de méthanotrophie (King *et al.*, 1990). 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 (Denier van der Gon, 1996). Environ 80 à 90 % du CH_4 diffusant à travers l'interface oxydé sol-eau est consommé par les méthanotrophes (Conrad et Rothfuss, 1991). Au moment des pics de production et sous irrigation continue, environ 70 % du CH_4 produit est oxydé (Sass *et al.*, 1992). Dans les sols engorgés des tundras de l'Alaska, où la biomasse racinaire est moins importante que dans les rizières, entre 2 et 38 % (moyenne : 18 %) du CH_4 produit est réoxydé (Moosavi et Crill, 1999).

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 (Grünfeld et Brix, 1999) 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 aérières au niveau des feuilles, des tiges et des racines permettent les échanges gazeux entre le sol et l'atmosphère. Dans le cas du riz, l'émission vers l'atmosphère se fait par transfert passif au niveau de micropores sur les feuilles et est plus importante dans la partie inférieure de la canopée (Leuning *et al.*, 2000). Elle diffère avec les variétés de riz (Shao et Li 1997) sans doute à cause de différences morphologiques de l'aérenchyme et de la porosité des racines (Singh S. *et al.*, 1998). Dans les marécages des zones tempérées, les plantes aquatiques à aérenchyme sont responsables d'environ 90 % du transfert du CH_4 vers l'atmosphère. Chez certaines plantes (*Peltandra*, *Cladium*, *Oryza*...) ce transfert est passif. Chez d'autres plantes il fait intervenir l'ouverture des stomates (*Scirpus sp.*), et/ou des phénomènes de convection liés à la température (*Phragmites*, *Typha*) (Vandernat *et al.*, 1998; Grünfeld et Brix, 1999; Chanton *et al.*, 1993). Les émissions sont alors supérieures à celles par diffusion passive et présentent des variations nyctémérales (Roura-Carol et Freeman, 1999; Kim *et al.*, 1999).

METHODOLOGIES

La production de CH_4 est généralement estimée à partir de sols incubés 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 (Duenas *et al.*, 1994) et celle d'inhibiteurs sélectifs tels que C_2H_2 à 0.001 %, C_2H_4 à 0.1 %, et le CH_3F à 0,1 % qui inhibent totalement l'oxydation de CH_4 sans affecter sa production et le CH_3Cl à 0,1 % qui inhibe fortement la méthanogénèse (89 %) mais pas l'oxydation (Oremland et Culbertson, 1992; Chan et Parkin, 2000).

Le potentiel méthanotrophe est estimé par incubation dans un

dispositif clos sous atmosphère enrichie en CH_4 (20 % V/V) (Le Mer *et al.*, 1996). 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 rizières réhumectés après dessiccation et préincubés à des concentrations en CH_4 de quelque ppmv (forte affinité) et ceux préincubés à des concentrations supérieures (faible affinité) (Bender et Conrad, 1992).

L'émission *in situ* de CH_4 par un sol 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 mesure du CH_4 piégé dans les sols peut se faire soit à partir de carottes de sol (mesure destructive) soit à partir de mesures non destructives de CH_4 dissous (Alberto *et al.*, 2000)

La 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 (Topp et Pattey, 1997).

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 ont des coefficients de variations de 166 à 1787 % dans des sols danois temporairement inondés (Ambus et Christensen, 1995) et de 343-386 % dans des sols de couverture de décharge (Börjesson *et al.*, 2000). Dans la toundra d'Alaska, des variations très importantes des activités méthanotrophes, mesurées par inhibition au CH_3F , sont observées à l'échelle du mètre (Moosavi et Crill, 1999). Une forte variabilité spatiale de l'activité méthanogène de sols mis en anaérobiose se retrouve également à petite échelle (carottes de 6 cm de diamètre) et est en relation avec l'hétérogénéité de la distribution de la matière organique facilement minéralisable (Wachinger *et al.*, 2000). Une forte variabilité existe également au niveau d'écosystèmes du même type : une revue bibliographique (Minami 1995) 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 de la moyenne à 95 % de - 27 % et + 37 %.

L'émission de CH_4 présente également de fortes variations journalières. 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 (Seiler *et al.*, 1984). Au cours du cycle cultural du riz, l'émission varie avec la disponibilité des substrats, l'Eh du sol, les pratiques culturales et la croissance du riz. On observe des pics (1) après incorporation de matière organique, (2) durant la phase de reproduction en relation avec une exsudation accrue, (3) à la fin du cycle en relation avec la sénescence et l'exfoliation racinaire accrue et (4) après la récolte lorsque la dessiccation du sol et la formation de fentes de retrait libère le CH_4 piégé sous forme de bulles. L'émission de CH_4 est généralement plus élevée durant la seconde moitié du cycle

(Huang *et al.*, 1997, Singh *et al.*, 1998).

Les estimations de flux de CH₄ nécessitent donc un nombre de répétitions élevé et des mesures intégrées à des intervalles de temps rapprochés. Pour obtenir *in situ* une précision de 10 % sur des estimations de flux gazeux supérieurs à 0,15 mg m⁻² jour⁻¹ (CO₂ ou CH₄) avec la méthode de la chambre statique, entre 7 et 452 dispositifs sont nécessaires suivant les sites (Lessart *et al.*, 1994).

ESTIMATIONS DES ACTIVITES DANS LES SOLS

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

Méthanogénèse

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

Méthanotrophie

Les valeurs correspondant à une méthanotrophie de forte affinité, mesurée dans des sols exondés, ont des médianes inférieures à 10 g CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹. Les sols de forêt sont probablement les puits de CH₄ les plus efficaces ; leur activité méthanotrophe parfois élevée peut en partie s'expliquer par une activité méthanogène significative à partir des litières (Keller *et al.*, 1983). Une consommation de 76 g CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹ a été rapportée dans un sol de forêt decidue du Japon (Ishizuka *et al.*, 2000). Les valeurs les plus faibles sont obtenues dans les sols cultivés (*tableau 1*).

Une étude internationale sur 28 sols exondés du nord de l'Europe, pendant des périodes égales ou supérieures à une année, montre des valeurs distribuées suivant une loi log-normale et allant de 0,1 à 9,1 kg CH₄ ha⁻¹ an⁻¹ avec une moyenne logarithmique de 1,6 kg CH₄ ha⁻¹ an⁻¹ (Smith *et al.*, 2000).

Les sols qui ont le potentiel le plus élevé pour la méthanotrophie sont originaires de sites fréquemment inondés ou engorgés et où une activité méthanogène significative est ou a pu se mettre en place (Nesbit et Breitenbeck, 1992) et a engendré une activité méthanotrophe de faible affinité qui se chiffre parfois en kg CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹. Il s'agit de sols de rizière, de tourbière et de décharge ; les parties exondées de zones marécageuses présentent en particulier des activités méthanotrophes élevées (Frenzel et Karofeld, 2000). Ces sols sont généralement des sources de CH₄ malgré leur fort niveau de méthanotrophie.

Emission de méthane

Les émissions dans les sols exondés temporairement engorgés sont de l'ordre de quelques g CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹. Dans les sols submergés, les émissions les plus fortes (médiane : 3 kg CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹) sont observées dans les rizières où la biomasse végétale importante fournit les substrats de la méthanogénèse et favorise le transfert du CH₄, et dans les environnements 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 720 g ha⁻¹ jour⁻¹. Les émissions sont plus faibles dans les tourbières acides (médiane : 430 g ha⁻¹ jour⁻¹) (*tableau 2*).

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

Table 1 - Methanotrophy in various types of soils (g CH₄ ha⁻¹ day⁻¹)*

Environnement	Nb de données	Mini	Maxi	Médiane
Sols cultivés	13	0,00	866	5,5
Sols de prairie	7	1,75	485	6,5
Sols exondés non cultivés	6	0,10	228	8,3
Sols de forêt	17	0,16	1 659	9,9
Sols submergés	9	0	7 x 10 ⁵	172
Sols de couverture de décharge	3	7 x 10 ⁴	1,7 x 10 ⁶	4,5 x 10 ⁵

* D'après Le Mer et Roger, 2001

Tableau 2 - Emission de CH₄ dans différents types de sols (g CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹)***Table 2** - Methane emission from various kind of soils (g CH₄ ha⁻¹ day⁻¹)*

Environnement	Nb de données	Mini	Maxi	Médiane
Sols exondés temporairement engorgés	5	0	216	3
Environnements dulçaquicoles non végétalisés	5	0	10 x 10 ³	3 x 10 ³
Environnements marécageux	11	0	17 x 10 ³	720
Tourbières	4	6	2 x 10 ³	433
Rizières	23	1	29 x 10 ³	3 x 10 ³

* D'après Le Mer et Roger, 2001

LES FACTEURS QUI AFFECTENT L'EMISSION DE METHANE

Les facteurs qui influencent l'émission de CH₄ par les sols sont ceux qui conditionnent :

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

Propriétés physico-chimiques des sols

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 CH₄ diminue rapidement avec la profondeur de la nappe phréatique (Moore et Dalva, 1993) et augmente avec l'abondance des plantes enracinées à aérénchyme, ces deux facteurs étant intercorrélés (Klinger *et al.*, 1994 ; Shannon et White, 1994). Les sols de prairie et des sols cultivés bien drainés peuvent, lorsqu'ils sont temporairement engorgés, devenir des sources de CH₄ (Wang et Bettany, 1995).

Dans les sols exondés, la méthanotrophie augmente jusqu'à une valeur voisine de la capacité au champ puis diminue rapidement lorsque la teneur en eau du sol augmente et que les transferts gazeux diminuent (Le Mer *et al.*, 1996 ; Sitaula *et al.*, 1995). Les populations méthane oxydantes pourraient être adaptées à différents niveaux d'humidité. Une diminution expérimentale des précipita-

tions estivales dans des sols de forêt de l'Alaska augmente l'oxydation du CH₄ atmosphérique dans les sols habituellement secs (20 % d'humidité) et la diminue dans les sols habituellement humides (> 60% d'humidité). Les auteurs suggèrent que la diminution de l'humidité dans le sol sec favorise les échanges gazeux et l'activité de populations adaptées à la sécheresse alors que dans les sols humides elle inhibe des populations non résistantes à une diminution de l'humidité du sol (Billing *et al.*, 2000).

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

Disponibilité en oxygène et Eh du sol

Dans les environnements méthanogènes, la disponibilité en O₂ est le principal facteur limitant la méthanotrophie car les méthanotrophes y sont toujours présentes (Joulian *et al.* 1997) à des densités peu affectées par l'état d'oxydation du sol. Les taux de méthanotrophie dans la rizière suivent l'ordre : rhizosphère, racines comprises > sol de surface > sol non rhizosphérique (Kumaraswamy *et al.*, 1997). Dans les marécages de Floride, la méthanotrophie est significative dans les sols de tourbière qui permettent une bonne diffusion des gaz, alors qu'elle est négligeable dans les sols compacts de manière (King *et al.*, 1990). Dans la partie supérieure des décharges comblées, les méthanotrophes peuvent produire des exopolysaccharides qui colmatent la porosité du sol et entraînent une réduction de la méthanotrophie en limitant la diffusion de l'O₂ dans la couche supérieure du sol (Hilger *et al.*, 2000).

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

Teneur en matière organique

L'intensité des processus de réduction en sol submergé est liée à la teneur en matière organique (MO) et à la nature et la disponibilité des accepteurs d'électrons. L'Eh d'un sol de rizière riche en Fe actif et en MO peut atteindre -200 mV en moins de 15 jours (Neue et Roger, 1993). A condition de considérer des échantillons homogènes de sols (sols non salins, sols à fort potentiel méthanogène), on observe généralement une corrélation positive entre le potentiel méthanogène et la teneur en MO du sol (Roger *et al.* 1999).

PH

L'activité des méthanogènes telluriques, optimale au voisinage de la neutralité (Garcia *et al.* 2000) est très sensible aux variations de pH du sol (Wang *et al.*, 1993). Les méthanotrophes sont plus tolérantes aux variations de pH que les méthanogènes (Dunfield *et al.*, 1993) mais sont également sensibles à l'acidification du milieu (Hütsch *et al.*, 1994). Une adaptation des deux activités aux milieux acides est possible. Production et consommation de CH₄ dans des tourbières tempérées et subarctiques (pH 3,5 à 6,3) montrent des optima de 5,5 à 7,0 pour la méthanogénèse et de 5,0 à 6,5 pour la méthanotrophie (Dunfield *et al.*, 1993). Les techniques d'écologie moléculaire employées dans des tourbières (pH < 4,7) montrent la présence de méthanotrophes acidophiles non cultivables sur les milieux classiques (Mc Donald *et al.*, 1996).

Texture et minéralogie du sol

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

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

L'étude de la production de CH₄ dans des sols modèles de différentes textures montre une corrélation positive entre la quantité de surfaces chargées négativement et la production de CH₄ dans des sols anaérobies mais également dans des sols aérobies, ou les propriétés électromagnétiques des particules permettent la formation d'agrégats abritant des microsites anaérobies (Wagner *et al.*, 1999).

Propriétés chimiques

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

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. La méthanotrophie montre des tolérances plus étalées à la température que la méthanogénèse (Dunfield *et al.*, 1993).

Dans les sols submergés des régions froides et tempérées, les variations saisonnières d'émission de CH₄ sont corrélées avec la température du sol (Klinger *et al.*, 1994). L'émission de CH₄ par des marécages et tourbières du Canada augmente de 6,6 fois entre 10 et 23 °C (Moore et Dalva, 1993). Toutefois, on observe encore des émissions significatives (3 à 49 mg CH₄ m⁻² jour⁻¹) dans des environnements engorgés sous la neige et dans les permafrosts en été, où l'émission de CH₄ est proportionnelle à la température et à l'épaisseur de la couche de sol dégelée (Nakano *et al.*, 2000).

L'oxydation du CH₄ atmosphérique dans les sols exondés des forêts tempérées ne montre pas de variations entre 10 et 30 °C (King et Adamsen 1992), elle peut diminuer entre - 5 et 10 °C (Castro *et al.*, 1995) mais ne s'annule pas à des températures moyennes inférieures à 1 °C (Sitaula *et al.*, 1995). Dans les sols de forêts tropicales et de savannes du Ghana, elle est généralement plus faible (2,2 à 6,2 g CH₄ ha⁻¹ jour⁻¹) que celle observée dans les écosystèmes tempérés correspondants (tableau 1) (Prieme et Christensen 1999).

Rôle de la végétation dans les sols submergés

Dans les rizières, la présence de riz augmente de 4 à 5 fois l'émission de CH₄ (Roger *et al.* 1999). La quantité de CH₄ émise au cours du cycle cultural est corrélée positivement avec la biomasse végétative aérienne et les paramètres du rendement (Singh S. *et al.*, 1998). Le C émis sous forme de CH₄ correspond respectivement à environ 3 % et 4,5 % du C photosynthétique total de la plante chez les variétés à faible ou fort potentiel d'émission de CH₄ (Huang *et al.*, 1997).

Dans les zones marécageuses, les plantes à aérochyme favorisent l'émission en permettant le transfert de CH₄ alors que les

plantes sans aerenchyme réduisent son émission. Toutefois les plantes à aerenchyme permettent également un transfert de l'O₂ vers la rhizosphère et une réoxydation du CH₄ conduisant parfois à une émission dans les zones colonisées par ces plantes inférieure à celle des zones colonisées par des plantes sans aerenchyme (Roura-Carol et Freeman, 1999).

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

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

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

Pratiques culturales

Effet de la gestion de l'eau dans les rizières

La riziculture sous eau est la plus développée car plus productive (jusqu'à 10 t ha⁻¹) qu'en sol exondé (0,5 à 4 t ha⁻¹). De nombreuses études montrent une diminution de 60 % à plus de 90 % de l'émission de CH₄ quand les rizières sont drainées une ou plusieurs fois au cours du cycle cultural (Roger *et al.* 1999). De courts drainages induisent la formation de sulfate et de fer ferrique qui entraînent une compétition pour l'H₂ entre méthanogènes d'une part et les sulfato-réducteurs et ferro-réducteurs d'autre part, ce qui se traduit par une inhibition persistante de la méthanogénèse après resubmersion (Ratering et Conrad, 1998). La gestion de l'eau entre les cultures est aussi un facteur important. Une culture de riz de saison humide émet plus de CH₄ après une culture de riz de saison sèche qu'après la culture d'une autre plante en sol exondé (Adhya *et al.*, 2000) ou une jachère sèche.

Fertilisants organiques

Dans les rizières, la majorité des études montrent qu'une incorporation de MO multiplie l'émission de CH₄ par des facteurs de < 2 à > 9 et que la production et l'émission de CH₄ diminuent avec le C/N du matériel incorporé (Roger *et al.*, 1999). Dans les rizières de Californie, où le brûlis a été interdit, l'incorporation des pailles de riz pendant 4 ans a augmenté l'émission de CH₄ par saison de culture de 2 à 10 g C m⁻² (Bossio *et al.*, 1999). L'augmentation, par rapport au brûlis, est attribuée à une plus grande disponibilité de C minéralisable, à un Eh qui reste plus bas plus longtemps, à une augmentation des capacités de transport du CH₄ par le riz, et à une moindre efficacité des méthanotrophes, confrontés à une plus forte compétition pour l'O₂ avec les hétérotrophes. Une efficacité du CH₄ comme gaz à effet de serre supérieure de 30 fois à celle du CO₂ rend le bilan de l'incorporation négatif par rapport au brûlis.

La fougère aquatique *Azolla* forme un tapis végétal de quelques cm à la surface de l'eau (Roger 1996). Son utilisation comme engrais vert en riziculture permet de diminuer l'émission de CH₄ par rapport à l'utilisation d'urée; la diminution est maximale lorsque l'*Azolla* est cultivée simultanément avec le riz pendant 30 jours puis enfouie (Bharati *et al.*, 2000). Cet effet résulte sans doute du piégeage du CH₄ par le tapis végétal au sein duquel il peut être réoxydé, puis du faible C/N du matériel incorporé.

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

Fertilisants minéraux

Dans les rizières, la fertilisation minérale, en augmentant la biomasse du riz, et la porosité racinaire (Singh S *et al.*, 1999) augmente l'émission de CH₄. Les effets dépendent ensuite du type d'engrais, de la quantité utilisée et du mode d'application. Les produits de la dénitrification (NO et N₂O) libérés après apport de nitrates sont toxiques pour les méthanogènes. L'apport de nitrates ou de sulfates provoque également une compétition pour l'H₂ en défaveur des méthanogènes. En présence de sulfates, H₂ et l'acétate sont utilisés préférentiellement par les bactéries sulfato-réductrices. En présence de nitrates, H₂ est utilisé préférentiellement par les bactéries dénitrifiantes (Roger *et al.*, 1999)

Par rapport à une rizière non fertilisée, l'augmentation d'émission de CH₄ résultant de l'augmentation de la biomasse du riz par les engrais minéraux est maximale avec de l'urée, intermédiaire avec du nitrate de potassium et minimale avec du sulfate d'ammonium (Lindau, 1994). De nombreuses expériences indiquent que le sulfate d'ammonium diminue les émissions de 20 à 60 % par rapport à l'urée (Roger *et al.* 1999). La combinaison engrais organique-sulfate d'ammonium permet de réduire de 58 % l'émission observée

avec un engrais organique utilisé seul et augmente les rendements de 32 % (Shao et Li, 1997).

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

Le sulfate de calcium, utilisé pour restaurer la fertilité de sols de rizière salins ou alcalins, diminue l'émission de CH_4 de 30 à 70 % pour des apports de 1 à 10 t ha^{-1} (Lindau *et al.*, 1998). Cette inhibition semble être indépendante de la fertilisation azotée et s'observe dans des rizières recevant de l'urée ou un engrais vert (Denier van der Gon, 1996). Par contre, l'addition de sulfate peut se révéler néfaste pour le riz, en favorisant la sulfato-réduction.

Dans les sols exondés, l'application d'azote minéral se traduit souvent par un effet inhibiteur de l'oxydation du 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, des sols de forêt et des sols de décharge (Roger *et al.* 1999). Cette inhibition agit par compétition entre le CH_4 et l'ammonium et par accumulation de nitrite toxique (King et Schnell, 1994). Elle persiste après l'arrêt de la fertilisation (Nesbit et Breitenbeck, 1992; Hütsch *et al.*, 1994). Dans les sols de forêt, on observe également une corrélation négative entre l'oxydation du CH_4 et la teneur en N assimilable (Sitaula *et al.*, 1995). Toutefois, la fertilisation des forêts suédoises avec du nitrate de calcium et d'ammonium cause une inhibition partielle transitoire de l'oxydation du CH_4 atmosphérique, suivie après deux ans d'une remontée à des valeurs supérieures à celles du contrôle non fertilisé (Börjesson et Nohrstedt, 2000). Dans les sols de forêts boréales de l'Alaska, l'oxydation du CH_4 atmosphérique n'est pas affectée par l'apport de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 140 ou 580 kg N ha^{-1} (Whalen et Reeburgh, 2000). Ces auteurs suggèrent que les microorganismes impliqués se développent dans un horizon suffisamment profond pour ne pas être accessible à l'engrais et concluent que l'augmentation prévue des apports atmosphériques d'azote minéral ne devrait pas diminuer le potentiel des forêts boréales comme puits de CH_4 .

L'urée, qui est ammonifiée, a aussi des effets inhibiteurs significatifs, par exemple de 5 à 20 fois dans des sols de pinède (Castro *et al.*, 1994). L'apport d'urée fait passer des sols australiens sous canne à sucre, humidifiés à 80 % de la porosité et enrichis en bagasse (15 t ha^{-1}) de l'état de puits de CH_4 (- 0,4 kg CH_4 -C ha^{-1}) à celui de source (0,3 à 1,0 kg CH_4 -C ha^{-1}).

Dans des sols de tourbière drainés et fertilisés, on observe une inhibition rapide de la méthanotrophie avec un effet plus marqué de NH_4Cl que de KNO_3 et de l'urée (Crill *et al.*, 1994). Dans les sols cultivés, une fertilisation à base de nitrates ne semble pas affecter l'oxydation du CH_4 atmosphérique (Hütsch *et al.*, 1994; Willison *et al.* 1995; Nesbit et Breitenbeck 1992).

Les expériences de longue durée de la station expérimentale de Rothamstead (UK) permettent de classer le potentiel méthano-

trophe des sols dans l'ordre forêt > pâturages > sols cultivés (Willison *et al.*, 1995), montrant une corrélation négative avec l'intensité de la fertilisation azotée minérale.

Autres pratiques culturales

D'une façon générale, la mise en culture diminue le potentiel méthanotrophe des sols. Une comparaison de sols d'origine identique sous forêt ou mis en culture montre que la mise en culture a diminué le potentiel d'oxydation du CH_4 d'environ 60 % dans le nord de l'Europe (Dobbie *et al.*, 1996, Smith *et al.* 2000) et de 75 % aux USA (Burke *et al.*, 1999). Les sols de savanne du Ghana montrent également une diminution de 60 % du potentiel méthanotrophe après mise en culture (Prieme et Christensen, 1999).

Dans des sols cultivés exondés, le compactage du sol par les engins agricoles peut réduire de moitié l'oxydation du CH_4 atmosphérique (Hansen *et al.*, 1993) alors que le semis direct sans travail du sol l'augmente de 6 à 8 fois par rapport au sol labouré (Hütsch, 1998). La compaction, en réduisant la diffusion des gaz réduit la méthanotrophie, mais affecte également la microflore car la diminution de la méthanotrophie observée après compaction persiste dans le sol redispersé par tamisage à 4 mm (Sitaula *et al.*, 2000). Par contre le semis direct sans travail du sol favorise l'émission de N_2O , particulièrement lors de pluies suivant l'application d'engrais (Ball *et al.*, 1999). 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 (Hütsch *et al.*, 1994).

Le brûlis pratiqué dans les savannes du Ghana diminue l'activité méthanotrophe de moitié par rapport aux sols non soumis à cette pratique depuis 6 ans (Prieme et Christensen, 1999).

LES VOIES DE REDUCTION POSSIBLES

Sols méthanogènes cultivés (rizières)

Les stratégies de réduction de l'émission de CH_4 par les rizières peuvent s'orienter vers (1) l'inhibition de la méthanogénèse, (2) la stimulation de l'oxydation du CH_4 et (3) 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 (Sass *et al.*, 1992). Des à-secs de quelques jours favorisent l'ancrage des jeunes pieds de riz en début de cycle, la croissance lors du tallage et la minéralisation de l'azote du sol. Ils diminuent l'accumulation de composés toxiques dans le sol au cours du cycle et aident à contrôler le développement des vecteurs de maladies humaines (Roger, 1996). Des extrapolations indiquent que l'introduction d'à-secs dans 33 % des rizières mal drainées de Chine réduirait de 10 % les

émissions agricoles de CH₄ (9.9 +/- 3.0 Tg) de ce pays (Kern *et al.*, 1997). Par contre, cette pratique consomme 2 à 3 fois plus d'eau que la submersion continue (Sass *et al.*, 1992). Elle augmente les taux de nitrification et les pertes d'azote par dénitrification et favorise l'émission de N₂O, gaz à effet de serre, lors de la remise en eau (Ratering et Conrad, 1998). Enfin cette pratique nécessite un bon planage des sols et une maîtrise de l'eau qui ne sont disponibles que dans un pourcentage modeste des rizières submergées (Kern *et al.*, 1997).

Les pratiques de fertilisation aptes à réduire l'émission de CH₄ et adoptables par les riziculteurs sont : (1) la combinaison des engrais organiques avec de l'engrais azoté ; (2) l'utilisation préférentielle d'engrais sulfatés lorsqu'ils ne risquent pas de générer une sulfato-réduction toxique pour le riz et (3) l'enfouissement des engrais, qui combine de nombreux autres avantages tels que la diminution des pertes d'azote par volatilisation, la non inhibition de la fixation d'azote photo-dépendante et la diminution des populations de vecteurs de maladies humaines (Roger, 1996).

Le fait que C₂H₂ apporté sous forme de CaC₂ encapsulé, augmente les rendements en riz de 30 % par inhibition de la nitrification (Banerjee *et al.*, 1990) mais diminue aussi de 35 % l'émission de CH₄, offre des perspectives intéressantes pour une utilisation pratique. L'utilisation d'inhibiteur de nitrification d'origine végétale (*Azadirachta indica*) a des effets similaires (Rath *et al.*, 1999).

Des différences variétales d'émission de CH₄ de près de 500 % ont été observées. Elles sont en rapport avec la porosité et le volume racinaire, le nombre de talles, le rendement en grain (Singh S *et al.*, 1999). Toutefois, certaines des caractéristiques variétales aptes à réduire l'émission de CH₄ (faible exsudation, biomasse racinaire réduite, aërenchyme peu développé) (Shao et Li, 1997) sont à l'opposé de celles souhaitées pour favoriser la fixation d'azote associée au riz et son aptitude à croître et utiliser l'azote du sol en conditions de submersion.

Sols cultivés exondés

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

Sols non cultivés

Les sols méthanogènes non cultivés sont pratiquement des « sites orphelins ». D'une façon générale, les mesures aptes à diminuer l'émission de CH₄ dans les environnements méthanogènes naturels ou à favoriser la consommation de CH₄ dans les sols exondés non cultivés ne peuvent être prises en charge que comme effet secondaire d'une mesure ayant un impact économique plus significatif à court terme. Par exemple, l'assainissement de marais impaludés ou le drainage et mise en culture de tourbières diminuent

l'émission de CH₄. Le drainage temporaire d'une tourbière pour exploitation se traduit par une diminution importante de l'émission du CH₄ qui persiste pendant plusieurs années après resubmersion et revégétalisation par *Eriophorum vaginatum* (lin des marais) (Tuittila *et al.*, 2000). La revégétalisation par fertilisation de landes acides infertiles, à activité méthanotrophe négligeable, peut augmenter cette activité par le développement d'une végétation herbacée (Kruse et Iversen, 1995).

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

BILAN ET PREVISIONS

L'établissement de bilans d'émission de gaz à effet de serre par les sols est problématique à cause :

- de la très grande variabilité aux différentes échelles spatiales (échantillon, parcelle, écosystème...), et temporelles (journalière, saisonnière et annuelle) des mesures,
- des difficultés méthodologiques dans la mesure *in situ* de consommation ou de production aux faibles concentrations de ces gaz,
- de l'imprécision des estimations des surfaces des différents types d'occupation des sols (Barnaud, 1998) et
- de l'absence d'estimations dans certains de ces environnements.

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

Le Groupe d'expertise intergouvernementale sur l'évolution du climat (GIEC) a élaboré à des fins décisionnelles, des scénarios d'émissions des gaz à effet de serre à long terme (www.ipcc). Ces scénarios combinent (1) des canevas représentant des évolutions différentes des paramètres influant sur les émissions au plan démographique, social, économique, technologique et environnemental et (2) différents modèles de calcul. Les résultats pour le CH₄ mondial montrent pour une valeur de référence de 310 Tg/an en 1990, une variabilité qui augmente considérablement avec le temps : 377 – 479 Tg en 2020 ; 359 – 667 Tg en 2050 ; et 274 – 1 069 Tg en 2100. Les valeurs pour les sols ne sont pas indiquées dans ce rapport mais on peut supposer une variabilité similaire ou plus importante des estimations.

Des informations sur ce thème sont accessibles sur les sites Web suivants :

- The Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) : <http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/>
- Publications IPCC : <http://www.ipcc.ch/pub/pub.htm>
- The World Resource Institute : <http://www.wri.org/>

Tableau 3 - Estimations d'émission et de consommation (valeurs négatives) de méthane pour des environnements sélectionnés (Tg an⁻¹)
Table 3 - Estimates of methane emission or consumption (negative values) in selected environments (Tg year⁻¹)

Auteurs	Période	Milieus submergés naturels	Rizières	Ruminants	Termites	Décharges	Sols exondés
Cicerone et Oremland, 1988		115 (100 - 200)	100 (60 - 170)	80 (65 - 100)	40 (10 - 100)	40 (30 - 70)	n. e.
Tyler, 1991		(120 - 200)	(70 - 170)	(80 - 100)	(25 - 150)	(5 - 70)	n. e.
Fung <i>et al.</i> , 1991*	1980's	115	100	80	20	40	n. e.
Taylor <i>et al.</i> , 1991*	1984	132,5	126,8	92,2	46,1	n. e.	n. e.
Reeburg <i>et al.</i> , 1993		115	100	80	20	40	-10
Lelieveld <i>et al.</i> , 1993		130 (60 - 200)	95	80 (60 - 100)	10 (5 - 15)	50 (25 - 75)	-30 (-5 - 55)
IPCC 1995/96		115 (55 - 150)	60 (20 - 100)	85 (65 - 100)	20 (10 - 50)	40 (20 - 70)	-30 (±15)
The et Beck 1995*	1990	150	75	85	n. e.	75	n. e.
Hein <i>et al.</i> , 1997*	1980's	(205 - 259)	(46 - 92)	(70 - 110)	n. e.	(25 - 55)	n. e.
Lelieveld <i>et al.</i> , 1998*	1992	(115 - 175)	(30 - 130)	(60 - 100)	n. e.	(20 - 60)	n. e.
EDGAR		n. e.	60	93	n. e.	36	n. e.
Smith <i>et al.</i> , 2000	1990's						- 29

* Cité par Janssen *et al.*, 1999

- National Council for Science and the Environment : <http://www.cnie.org/>
- National Library for the Environment : <http://www.cnie.org/nle/>
- United States Environmental Protection Agency : <http://www.epa.gov/globalwarming/>
- MIT Joint Program on the Science and Policy of Global Change : <http://salticus-peckhamae.mit.edu/afs/athena.mit.edu/org/g/globalchange/www/>
- International Rice Research Institute (IRRI) : <http://www.cgiar.org/irri/>

BIBLIOGRAPHIE

- Adhya T.K., Mishra S.R., Rath A.K., Bharati K., Mohanty S.R., Ramakrishnan B., Rao V.R., Sethunathan N., 2000 - Methane efflux from rice-based cropping systems under humid tropical conditions of eastern India. *Agric. Ecosys. Environ.* 79, 85-90.
- Alberto M.C.R., Arah J.R.M., Neue H.U., Wassmann R., Lantin R.S., Aduna J.B., Bronson K.F., 2000 - A sampling technique for the determination of dissolved methane in soil solution *Chemosphere, Global Change Science.* 2, 57-63.
- 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.
- Ball BC, Scott A, Parker JP, 1999 - Field N₂O, CO₂ and CH₄ fluxes in relation to tillage, compaction and soil quality in Scotland Soil et Tillage Research. 53, 29-3.
- 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.
- 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.
- Bender M., Conrad R., 1992 - Kinetics of CH₄ oxidation in oxic soils exposed to ambient air or high CH₄ mixing ratios. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 101, 261-270.
- Bharati K., Mohanty S.R., Singh D.P., Rao V.R., Adhya T.K., 2000 - Influence of incorporation or dual cropping of Azolla on methane emission from a flooded alluvial soil planted to rice in eastern India. *Agric. Ecosys. Environ.* 79, 73-83.
- Börjesson G., Nohrstedt H., 2000 - Fast recovery of atmospheric methane consumption in a Swedish forest soil after single-shot N-fertilization. *Forest Ecology and Management.* 134, 83-88.
- Börjesson G., Danielsson A., Svensson A., 2000 - Methane Fluxes from a Swedish Landfill Determined by Geostatistical Treatment of Static Chamber Measurements. *Environ. Sci. Technol.* 34, 4044-4050.
- Bossio D.A., Horwath W.R., Mutters R.G., van Kessel C., 1999 - Methane pool and flux dynamics in a rice field following straw incorporation. *Soil Biol. Biochem.* 31, 1313-1322.
- Burke R.A., Meyer J.L., Cruse J.M., Birkhead K.M., Paul M.J., 1999 - Soil-atmosphere exchange of methane in adjacent cultivated and floodplain forest soils. *J. Geophys. Res. D, Atmospheres.* 104, 8161-8171.
- Castro M.S., Peterjohn W.T., Melillo J.M., Gholz H.L., Lewis D., 1994 - Effects of nitrogen fertilization on the fluxes of N₂O, CH₄, and CO₂ from soils in a florida slash pine plantation. *Can. J. For. Res.*, 24, 9-13.

- 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.
- Chan A.S.K., Parkin T.B., 2000 - Evaluation of potential inhibitors of methanogenesis and methane oxidation in a landfill cover soil. *Soil Biol. Biochem.* 32, 1581-159.
- Chanton J.P., Whitting G.J., Happell J.D., Gerard G., 1993 - Contrasting rates and diurnal patterns of methane emission from emergent aquatic macrophytes. *Aquatic Botany* 46, 11-128.
- Chidthaisong A., Conrad R., 2000a - Pattern of non-methanogenic and methanogenic degradation of cellulose in anoxic rice field soil. *FEMS Microbiol. Ecol.* 31, 87-94.
- Chidthaisong A., Conrad R., 2000b - Turnover of glucose and acetate coupled to reduction of nitrate, ferric iron and sulfate and to methanogenesis in anoxic rice field soil. *FEMS Microbiol. Ecol.* 31, 73-86.
- Cicerone R.J., Oremland R.S., 1988 - Biogeochemical aspects of atmospheric methane. *Global Biogeochem. Cycles*, 2, 299-327.
- Conrad R., Klose M., 1999a - Anaerobic conversion of carbon dioxide to methane, acetate and propionate on washed rice roots *FEMS Microbiol. Ecol.* 30, 147-155.
- Conrad R., Klose M., 1999b - How specific is the inhibition by methyl fluoride of acetoclastic methanogenesis in anoxic rice field soil ? *FEMS Microbiol. Ecol.* 30, 47-56.
- 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.
- 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.
- Denier van der Gon H.A.C., 1996 - Methane emission from wetland ricefields. Ph.D. Agric. Univ. Wageningen, The Netherlands. ISBN 90-5485-591-6. 182 pp.
- 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.
- Duenas C., Fernandez M.C., Carretero J., Perez M., Liger E., 1994 - Consumption of methane by soils. *Environ. Monit. and Assess.*, 31, 125-130.
- 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.
- 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.
- Frenzel P., Karofeld E., 2000 - CH₄ emission from a hollow-ridge complex in a raised bog, the role of CH₄ production and oxidation. *Biogeochem.* 51, 91-112.
- Frenzel P., Bosse U., Janssen P.H., 1999 - Rice roots and methanogenesis in a paddy soil, ferric iron as an alternative electron acceptor in the rooted soil. *Soil Biol. Biochem.* 31, 421-430.
- Garcia J.L., Patel B.K.C., Ollivier B., 2000 - Taxonomic, phylogenetic, and ecological diversity of methanogenic Archaea. *Anaerobe* 6, 205-226.
- Grünfeld S., Brix H., 1999 - Methanogenesis and methane emissions, effects of water table, substrate type and presence of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 64, 63-75.
- Hamilton J.D., Kelly C.A., Rudd J.W.M., Hesslein R.H., Roulet N.T., 1994 - Flux to the atmosphere of CH₄ and CO₂ from wetland ponds on the Hudson-Bay lowlands, HbLs -. *J. Geophys. Res. Atmos.*, 99, 1495-1510.
- Hansen S., Maehlum J.E., Bakken L.R., 1993 - N₂O and CH₄ fluxes in soil influenced by fertilization and tractor traffic. *Soil Biol. Biochem.*, 25, 621-630.
- Henckel T., Jäckel U., Schnell S., Conrad R., 2000 - Molecular analyses of novel methanotrophic communities in forest soil that oxidize atmospheric methane, *Appl. Environ. Microbiol.*, 66, 1801-1808.
- Hilger H.A., Cranford D.F., Barlaz M.A., 2000 - Methane oxidation and microbial exopolymer production in landfill cover soil. *Soil Biol. Biochem.* 32, 457-467.
- Huang Y, Sass RL, Fisher FM, 1997 - Methane emission from Texas rice paddy soils :2, Seasonal contribution of rice biomass production to CH₄ emission. *Global Change Biol.*, 3, 491-500.
- Hutsch B.W., 1998 - Tillage and land use effects on methane oxydation rates and their vertical profiles in soil. *Biol. Fert. Soils* 27, 284-292.
- Hutsch B.W., Webster C.P., Powlson D.S., 1993 - Long term effects of nitrogen fertilization on methane oxydation in soil of the broadbalk wheat experiment. *Soil Biol. Biochem.*, 25, 1307-1315.
- 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.
- IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change, 1995 - Climate change 1994. Radiative forcing of climate change and an evaluation of the IPCC IS92 emission scenarios. Cambridge Univ. Press.
- IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change, 1996 - Climate change 1995. The Science of Climate Change. Houghton *et al.* eds. Cambridge Univ. Press.
- Ishizuka S., Sakata T., Ishizuka K., 2000 - Methane oxidation in Japanese forest soils. *Soil Biol. Biochem.* 32, 769-777.
- Jackel U., Schnell S., 2000 - Suppression of methane emission from rice paddies by ferric ironfertilization. *Soil Biol. Biochem.* 32, 1811-1814.
- Janssen L.H.J.M., Olivier J.G.J., van Amstel A.R., 1999 - Comparison of CH₄ emission inventory data and emission estimates from atmospheric transport models and concentration Measurements *Environmental Science et Policy* 2, 295-314.
- Jensen S.; Holmes A.J.; Olsen R.A.; Murrell J.C. 2000 - Detection of methane oxidizing bacteria in forest soil by monoxygenase PCR amplification. *Microbial Ecol.* 39, Issue 4, 282-289.
- 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.
- Keller M., Goreau T.J., Wofsy S.C., Kaplan W.A., McElroy M.B., 1983 - Production of nitrous oxide and consumption of methane by forest soils, *Geophys. Res. Lett.*, 10, 1156-1159.
- Kelley C.A., Martens C.S., Ussler W., 1995 - Methane dynamics across a tidally flooded riverbank margin. *Limnol. Oceanogr.*, 40, 1112-1129.
- 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.
- Khalil M.A.K., Rasmussen R.A., 1994 - Global emissions of methane during the last several centuries. *Chemosphere*, 29, 833-842.
- Kim J., Verma S.B., Billesbach D.P., Clement R.J., 1999 - Diel variation in methane emission from a midlatitude prairie wetland, significance of convective throughflow in *Phragmites australis*. *J. Geophys. Res. D, Atmospheres* 103, 28,029-28,039.
- 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.
- 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.
- King G.M., Schnell S., 1994 - Effect of increasing atmospheric methane concentration on ammonium inhibition of soil methane consumption. *Nature*, 370, 282-284.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Lelieveld J., Crutzen P.J., Bruhl C., 1993 - Climate effects of atmospheric methane. *Chemosphere*, 26, 739-768.
- 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.
- Le Mer J., Roger P.A., 2001 - Production, oxidation, emission and consumption of methane by soils, a review. *Eur. J. Soil Biol.*, 37, 25-50.
- 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.
- Leuning R., Denmead O.T., Miyata A., Kim J., 2000 - Source/sink distributions of heat, water vapour, carbon dioxide and methane in a rice canopy estimated using Lagrangian dispersion analysis. *Agricultural and Forest Meteorology* 104, 233-249.
- Lindau C.W., 1994 - Methane emissions from Louisiana rice fields amended with nitrogen fertilizers. *Soil Biol. Biochem.*, 26, 353-359.
- 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 ^{15}N and ^{226}Ra uptake as affected by application of gypsum and phosphogypsum to Louisiana rice. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 68, 165-173.
- Lueders T., Friedrich M., 2000 - Archaeal population dynamics during sequential reduction processes in ricefield soil. *Appl. Environ. Microbiol.* 66, 2732-2742.
- 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.
- 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.
- Minami K., 1995 - The effect of nitrogen fertilizer use and other practices on methane emission from flooded rice. *Fert. Res.*, 40, 71-84.
- 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.
- Moosavi S.C., Crill P.M., 1999 - CH_4 oxidation by tundra wetlands as measured by a selective inhibitor technique. *J. Geophysical Research D, Atmospheres*. 103, 29093-29106.
- Nakano T., Kuniyoshi S., Fukuda M., 2000 - Temporal variation in methane emission from tundra wetlands in a permafrost area, northeastern Siberia. *Atmospheric Environment* 34, 1205-1213.
- Nesbit S.P., Breitenbeck G.A., 1992 - A laboratory study of factors influencing methane uptake by soils. *Agric. Ecosys. Environ.*, 41, 39-54.
- Neue H.U., 1997 - Fluxes of methane from rice fields and potential for mitigation. *Soil Use Manag.*, 13, 258-267.
- Neue H.U., Roger P.A., 1993 - Rice agriculture, factors controlling emissions. Pages 254-298 in *Atmospheric methane, Sources, sinks, and role in global change*. NATO ASI series, vol 113. M A K Khalil, ed. - Springer-Verlag, Heidelberg Pub.
- Neue H.U., Becker-Heidmann P., Scharpenseel H.W., 1990 - Organic matter dynamics, soil properties, and cultural practices in ricelands and their relationship to methane production. Pages 457-466 in A. F. Bouwman, ed. *Soils and the greenhouse effect*. John Wiley Sons, Chichester, UK.
- 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.
- Prieme A., Christensen S., 1999 - Methane uptake by a selection of soils in Ghana with different land use. *Journal of Geophysical Research D, Atmospheres* 104, 23617-23622.
- 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.
- Rath A.K., Swain B., Ramakrishnan B., Panda D., Adhya T.K., Rao V.R., Sethunathan N., 1999 - Influence of fertilizer management and water regime on methane emission from rice fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 76, 99-107.
- Reeburg W.S., Whalen S.C., Alperin M.J., 1993 - The role of methylophony in the global methane budget pp 1-14 in *Microbial growth on C1 compounds* JC Murrell et DP Kelly eds., Intercept Ltd, Andover, UK pub.
- Roger P.A., 1996 - Biology and management of the floodwater ecosystem in wetland ricefields. International Rice Research Institute, PoBox 933, Manila, Philippines; ORSTOM, 214 rue La Fayette, Paris, France. 250 pp.
- Roger P.A., Le Mer J., Joulain C., 1999 - L'émission et la consommation de méthane par les sols : mécanismes, bilan, contrôle C.R. Acad. Agric. Fr., 6, 193-210.
- Roura-Carol M., Freeman C., 1999 - Methane release from peat soils, effects of Sphagnum and Juncus. *Soil Biol. Biochem.* 31, 323-325.
- 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.
- 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.
- Seiler W., Holzappel-Pschorn A., Conrad R., Scharffe D., 1984 - Methane emission from rice paddies. *J. of Atmospheric Chem.*, 1, 241-268.
- Shannon R.D., White J.R., 1994 - 3-year study of controls on methane emissions from 2 Michigan peatlands. *Biogeochemistry*, 27, 35-60.
- 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.
- 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.
- Singh S., Singh J.S., Kashyap A.K., 1999 - Methane flux from irrigated rice fields in relation to crop growth and N-fertilization. *Soil Biol. Biochem.*, 31, 1219-1228.
- 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.
- Sitaula B.K., Hansen S., Sitaula J.I.B., Bakken L.R., 2000 - Methane oxidation potentials and fluxes in agricultural soil, effects of fertilisation and soil compaction. *Biogeochem.*, 48, 323-339.
- Smith K.A., Dobbie K.E., Ball B.C., Bakken L.R., Sitaula B.K., Hansen S., Brumme R., Borken W., Christensen S., Prieme A., Fowler D., MacDonald J.A., Skiba U., Klemetsson L., Kasimir-Klemetsson A., Degorska A., Orlandski P., 2000 - Oxidation of atmospheric methane in Northern European soils, comparison with other ecosystems, and uncertainties in the global terrestrial sink. *Global Change Biology*, 6, 791-803.
- Sorrell B.K., Boon P.I., 1992 - Biogeochemistry of billabong sediments. II. Seasonal variations in methane production. *Freshwater Biol.*, 27, 435-445.
- Stuedler 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. Pages 69-84 in "Microbiology of atmospheric trace gases". Collin Murrell J, Kelly DP eds., Springer, Pub .
- Topp E., Hanson R.S., 1991 - Metabolism of radiatively important trace gases by methane-oxidizing bacteria. pp 71-90 in JE Rogers and WB Whitman, ed.

- Microbial production and consumption of green house gases, methane, nitrogen oxides and halomethanes. Amer. Soc. Microbiol., Washington D.C.
- Topp E., Pattey E., 1997 - Soils as Sources and Sinks for Atmospheric Methane. *Can. J. Soil Sci.*, 77, 167-178.
- Torn M.S., Chapin F.S., 1993 - Environmental and Biotic Controls over Methane Flux from Arctic Tundra. *Chemosphere*, 26, 357-368.
- Tuittila E.S., Komulainen V.M., Vasander H., Nykanen H., Martikainen P.J., Laine J., 2000 - Methane dynamics of a restored cut-away peatland. *Global Change Biology* 6, 569-581.
- Tyler S.C., 1991 - The global methane budget; pp 7-38 in Microbial production and consumption of greenhouse gases, methane, nitrogen oxides and halomethanes. JE Rogers et WB Whitman eds; Am. Soc. Microbiol. Washington DC.
- Valentine D.L., Reeburgh W.S., 2000 - New perspectives on anaerobic methane oxidation. *Environmental Microbiol.*, 2, 477-484.
- Vandemat FJWA, Middelburg JJ, Vanmeteren D, Wielemakers A, 1998 - Diel methane emission patterns from *Scirpus lacustris* and *Phragmites australis*. *Biogeochemistry*, 41, 1-22.
- Wachinger G., Fiedler S., Zepp K., Gatteringer A., Sommer M., Roth K., 2000 - Variability of soil methane production on the micro-scale, spatial association with hot spots of organic material and Archaeal populations. *Soil Biol. Biochem.*, 32, 1121-1130
- Wagner D., Pfeiffer E.M., Bock E., 1999 - Methane production in aerated marshland and model soils, effects of microflora and soil texture. *Soil Biol. Biochem.*, 31, 999-1006.
- 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.
- 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.
- Whalen S.C., Reeburgh W.S., 2000 - Effect of nitrogen fertilization on atmospheric methane oxidation in boreal forest soils *Chemosphere. Global Change Science* 2,151-155.
- Whiting G.J., Chanton J.P., 1993 - Primary production control of methane emission from wetlands. *Nature*, 364, 794-795.
- 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 N-fertilizer. *Chemosphere*, 30, 539-546.
- Yagi K., Chairaj P., Tsuruta H., Cholithkul W., Minami K., 1994 - Methane emission from rice paddy fields in the central plain of Thailand. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 40, 29-37.
- Yao H., Conrad R., 1999 - Thermodynamics of methane production in different rice paddy soils from China, the Philippines and Italy. *Soil Biol. Biochem.*, 31, 463-473.

