

Variations physico-chimiques dans un sol de rizière inondée et évolutions de la biomasse algale et des populations microbiennes du cycle du soufre

Jean-Yves LOYER*, Vincent Alexis JACQ**
et Pierre Adrien REYNAUD***

Résumé

Dans un sol de rizière inondée du Sénégal, pendant la saison des pluies, ont été étudiés simultanément, d'une part certains paramètres pédologiques, mesurés en continu, et des paramètres climatiques, et, d'autre part, les variations qualitatives et quantitatives de la flore algale et des bactéries du cycle du soufre, par des prélèvements effectués à intervalles réguliers. Dans la zone aérée de surface, qui est constituée par l'eau de submersion et les premiers centimètres de sol, la biomasse algale et son métabolisme dépendent principalement de l'âge du riz, de l'ombrage porté par ses parties aériennes, de la violence des pluies, des engrais azotés, de la façon de les appliquer, et, accessoirement, en fin de cycle, du pH et de l'oxygène dissous. Dans la zone réduite, qui comprend aussi la spermosphère et la rhizosphère du riz, il a été confirmé que les populations bactériennes du cycle du soufre, et les niveaux de sulfures toxiques atteignent leur maxima à la germination, au tallage, et surtout, après la floraison, particulièrement dans les sols qui ont reçu de l'urée enrobée de soufre. Ces variables biologiques sont à relier directement à la baisse, continue, du potentiel redox.

Mots-clés : Riz — Sénégal — Biomasse algale — Bactéries sulfato-réductrices — Sulfures — Engrais azotés — Lumière — Potentiel Redox — pH — Oxygène — Mesures automatiques.

Summary

In a waterlogged rice soil of Senegal, during the wet season, were simultaneously measured some physical, chemical and meteorological parameters, studied qualitative and quantitative variations of algal flora, and enumerated some anaerobic bacteria implicated in the biological sulphur cycle. In the anaerobic zone, including water and the top layer of soil, the algal biomass and its metabolism, were mainly under dependance of rice growth, density of plant cover, heavy rains, nitrogen-containing fertilizers, and their mode of application, and, secondarily, correlated with pH and dissolved oxygen. In the reduced zone of soil, including the spermosphere and the rhizosphere of rice, sulphate-reducing, sulphur-reducing, sulpho-oxidizers populations, as subsequent levels of accumulated sulphides, were maximum during germination, at tillering and at flowering, in "Sulfur Coated Urea" amended soils. They are correlated with the decrease of redox potential.

Key words : Rice — Senegal — Algal biomass — Sulphate-reducing bacteria — Sulphides — Nitrogen fertilizers — Light — Redox potential — pH — Oxygen — Automatic measurements.

* Pédologue, Centre O.R.S.T.O.M. de Hann, B.P. 1 386, Dakar, Sénégal.

** et *** Microbiologistes du Sol, Laboratoire de Biologie des Sols, Centre O.R.S.T.O.M. de Bel-Air, B.P. 1386, Dakar, Sénégal.

Introduction

De nombreuses études, principalement au Japon et aux U.S.A. (voir revue de WATANABE et FURUSAKA, 1980) et également en France (BALDENSPERGER, 1981; VAQUER, 1981), ont été faites sur les variations de certains paramètres physico-chimiques des sols de rizière. L'influence de quelques-uns de ces paramètres du milieu, comme la température, le pH, la teneur en oxygène dissous, le potentiel redox, sur les croissances algales et bactériennes est devenue évidente : chaque microorganisme a ses exigences particulières. L'étude de la dynamique générale des populations algales (ROGER et REYNAUD, 1979) et des populations de bactéries anaérobies du cycle du soufre (JACQ, 1973, 1980; JACQ et ROGER, 1978) en rizière inondée, a montré que le premier groupe se localise préférentiellement dans l'eau de submersion et à l'interface sol-eau, et le second groupe dans la rhizosphère du riz et les horizons réduits du sol. Mais il n'a pas été possible, à notre connaissance, de relier de façon précise, les densités de populations à chaque stade du cycle, à des variations importantes, préalables ou simultanées, de tel ou tel paramètre physico-chimique mesuré directement « *in situ* ».

Notre étude, réalisée dans le cadre d'accords de convention entre la S.A.E.D. (1) et l'O.R.S.T.O.M., sur un sol type du Delta du fleuve Sénégal, avait pour but principal de suivre, pendant la totalité d'un

cycle cultural « d'hivernage », la dynamique des populations des microorganismes précités, appréciées par des numérations à intervalles de temps réguliers et les variations, mesurées en continu, d'un certain nombre de paramètres pédologiques et climatiques.

1. Matériels et méthodes

1.1. CARACTÉRISTIQUES DU SOL

L'expérimentation a été conduite sur un sol alluvial hydromorphe, de Tilène, représentatif des cuvettes de décantation du delta du fleuve Sénégal, dont on a prélevé les 30 premiers centimètres. Les principales caractéristiques analytiques en sont données au tableau I.

1.2. DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX

Les dispositifs expérimentaux sont constitués par 5 groupes de 4 microparcelles cubiques de 1 m de côté, dans lesquelles le sol occupe une hauteur de 75 cm environ. Le premier groupe (traitement A) est laissé en jachère, et ne reçoit aucun engrais. Dans les parcelles des quatre groupes suivants on ensemeince du riz, prégermé, de la variété I-Kong-Pao, à raison de 50 graines par m² (disposées par 2 tous les 17 cm × 17 cm); ce riz est cultivé en submersion. Le deuxième

TABLEAU I
Caractéristiques physico-chimiques du sol étudié

					<i>Complexe adsorbant</i>
				Ca ⁺⁺	12,5 mé/100 g
				Mg ⁺⁺	13,75 mé/100 g
				K ⁺	1,23 mé/100 g
				Na ⁺	1,59 mé/100 g
				Somme des bases.....	29,07 (saturé) mé/100 g
				Capacité d'échange.....	27,25 mé/100 g
					<i>Sels solubles (Extrait saturé)</i>
				Conductivité.....	2.400 µmhos/cm
				Cl ⁻	16,4 mé/l
				SO ₄ ⁼	4,28 mé/l
				HCO ₃ ⁻	0,6 mé/l
				Mg ⁺⁺	4,80 mé/l
				Ca ⁺⁺	3,70 mé/l
				K ⁺	0,69 mé/l
				Na ⁺	9,0 mé/l
				Σ Anions.....	21,28 mé/l
				Σ Cations.....	18,19 mé/l
Argile.....	57,8	%			
Limon fin.....	12,9	%			
Limon grossier.....	4,9	%			
Sable fin.....	10,5	%			
Sable grossier.....	7,8	%			
Matière organique.....	2,0	%			
pH eau.....	6,0	%			
pH KCl.....	5,0	%			
Carbone.....	11,6	‰			
Azote.....	0,63	‰			
P ₂ O ₅ total.....	0,242	‰			
P ₂ O ₅ ass.....	0,025	‰			
Soufre total.....	0,2	‰			

(1) S.A.E.D. : Société d'Étude et d'Aménagement du Delta.

groupe (traitement B) n'a reçu aucun engrais, et constitue le groupe témoin; chacun des trois autres groupes a reçu un engrais de fond de formulation 18-46-0, à une dose équivalente à 150 kg d'engrais par ha (soit 27 kg N/ha). Un apport supplémentaire d'azote à une dose correspondant à 40 kg N/ha a été effectué en surface sous forme d'urée (traitement E) ou sous forme de S.C.U. (1) (traitement C) et en profondeur sous forme de S.C.U. (traitement D). Il est à noter que le S.C.U. apporte également 18 kg de S/ha.

Le tableau II résume le dispositif expérimental

TABLEAU II
Dispositif expérimental

Traitement	Riz	Engrais de fond	Engrais azoté
A.....	—	—	—
B.....	+	—	—
C.....	+	+	S.C.U. en surface
D.....	+	+	S.C.U. enfoui
E.....	+	+	Urée en surface

TABLEAU III
Conditions de culture

Date	J	Calendrier cultural	Conduite de l'eau	Pluies (mm)
18.6.....	— 22	Dernière pluie avant expérience	Sols secs	38,0
08.7.....	— 2	Prégermination		
09.7.....	— 1	Première mise en eau		
10.7.....	0	Épandage d'engrais, labour, semis	Submersion faible, niveaux variant entre 0,2 et 1,5 cm	
11.7.....	+ 1			1,5
19.7.....	+ 9	Fin de la germination		
21.7.....	+ 11		Submersion faible, niveaux variant entre 0,2 et 6 cm	1,0
22.7.....	+ 12	Stade 3 feuilles		
27.7.....	+ 17	Remplacement des graines non germées	(quelques maxima à 9 cm)	2,25
01.8.....	+ 18			4,75
02.8.....	+ 23	Début du tallage		
10.8.....	+ 31		Submersion moyenne, niveaux variant entre 2 et 7 cm (quelques maxima à 11 cm)	43,0
22.8.....	+ 43	Fin du tallage		32,5
24.8.....	+ 45			4,75
26.8.....	+ 47			3,0
30.8.....	+ 51			5,75
31.8.....	+ 52			30,0
03.9.....	+ 55			2,0
10.9.....	+ 62		Submersion maximale (niveau minimal à 10 cm, maximal à 20 cm)	2,25
14.9.....	+ 66			6,0
15.9.....	+ 67	Début de la floraison		2,0
19.9.....	+ 71			27,0
03.10.....	+ 85			
09.10.....	+ 91	Début de la maturation	Niveaux entre 16 et 20 cm	2,75
10.10.....	+ 92	Dernier apport d'eau		
19.10.....	+ 101	Niveau d'eau = 0 dans chaque parcelle	Assèchement	
31.10.....	+ 113	Premières récoltes	Sols secs	
03.11.....	+ 116	Dernières récoltes		
Total pluies utiles.				170 mm

(1) (S.C.U. = Sulfur Coated Urea; réf. 7.23.74 C; 35,9 % N, 7 % S).

1.3. CONDITIONS DE CULTURE

Au tableau III sont reportées les principales interventions et observations. En l'absence de pluies suffisantes, de l'eau de la ville est apportée 2 à 3 fois par semaine pendant les 3 premiers mois de culture, pour maintenir les niveaux moyens entre les valeurs indiquées dans l'avant-dernière colonne.

1.4. MESURE DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE

Elle a été effectuée au moyen d'un photomètre Li-Cor Li-185 A. Les lectures sont faites à 13 h, au maximum de luminosité journalière, au niveau de l'eau sans ombrage, pour déterminer une intensité lumineuse maximale. Pour chacun des traitements, 3 mesures sont effectuées par microparcelle, à la surface de l'eau de submersion; soit au total 12 mesures dont la moyenne est rapportée au pourcentage de l'intensité lumineuse reçue sans ombrage.

1.5. MÉTHODOLOGIE DE MESURE DES PARAMÈTRES PÉDOLOGIQUES

Les mesures habituelles réalisées après prélèvement et perturbation du milieu, étant mal adaptées à une étude de type dynamique, nous avons opté pour une méthodologie de mesure en continu et *in situ*, seule susceptible de nous fournir des données sûres et de suivre leur évolution tout au long du cycle de culture. Une centrale de mesure et d'enregistrement automatique (photo 1) a donc été conçue, réalisée et installée sur le champ d'expérimentation (LOYER et ZOGBI, 1980).

La mesure de l'oxygène dissous dans l'eau de submersion des diverses microparcelles a été faite manuellement au moyen d'une oxymètre YSI, modèle 54. Le fer ferreux, dans les eaux de drainage, après fixation par l'acide chlorhydrique, a été dosé par la méthode colorimétrique à l'orthophénantroline.

Une centrale de mesure a été installée au milieu de 6 microparcelles comportant les différents traitements, dans une guérite aérée et protégée du soleil par un paillis (photos 2 et 3). Durant les 4 mois d'expérimentation, la température n'a pas dépassé 35-36 °C dans cet abri; aucune précaution particulière n'a été prise contre l'humidité de l'air. La centrale a permis l'interrogation automatique, suivant un cycle présélectionné, de 5 capteurs de potentiel redox, 4 capteurs de pH, 1 capteur de sodium et 2 capteurs de température, disposés verticalement dans le sol de différentes microparcelles.

La chaîne de mesure comprend les ensembles suivants :

— un amplificateur opérationnel de haute impédance ($10^{13} \Omega$) adapté aux mesures de pH et de pNa;

— deux programmeurs à cames réglables, l'un à 18 voies et un cycle de 30 minutes destiné à connecter successivement les différents capteurs; l'autre à 5 voies et un cycle de 24 heures destiné à piloter le premier qui peut répéter son cycle d'interrogation en continu, toutes les 6 heures, 12 heures ou 24 heures, selon le choix de l'opérateur;

— un lecteur enregistreur portatif et miniature à une voie;

— les capteurs qui sont :

. une électrode de référence unique au Calomel/KCl saturé plongeant dans un réservoir de KCl d'où partent plusieurs liaisons; le contact avec le sol est réalisé par l'intermédiaire d'une fine mèche d'amiante incluse dans un tube de verre effilé; la diffusion de KCl dans le sol est négligeable;

. une électrode spécifique sodium à membrane de verre;

. 4 électrodes de pH en verre haute solidité de type pénétration;

. 5 électrodes de platine constituées par un fil de platine de 1 mm² de section et 1 cm de longueur extérieure montées à l'extrémité de tubes de verre; avant utilisation, elles ont subi un prétraitement selon la méthode préconisée par DEIBNER et MOURGUES (1967), et ont été testées dans le tampon de ZOBELL (1946);

. 2 thermistances pour liquides.

Tous les capteurs ont été partiellement inclus dans du tube plastique rigide et fichés verticalement dans le sol, le câblage du capteur étant protégé par du tube cristal jusqu'à l'entrée. Le principal problème qui se pose à ce niveau est celui de l'étanchéité qui doit être parfaite, en particulier dans le cas difficile de mesures sur sols de rizières submergées. Un certain nombre de composants préalablement testés ont été utilisés à cet effet;

— l'alimentation de l'ensemble est réalisée par un accumulateur 12 volts, l'amplificateur étant protégé par un bloc d'alimentation stabilisée.

1.6. ÉVALUATION DE LA BIOMASSE DES CONSTITUANTS DE LA FLORE ALGALE

Pour chacun des 5 traitements, 8 séries de prélèvements ont été effectuées au cours du cycle cultural, et une série supplémentaire, un mois après la récolte. Nous avons choisi une forte densité d'échantillonnage en prélevant dans chaque microparcelle, 10 carottes de 1,33 cm² comprenant le premier centimètre de sol et l'eau de submersion, carottes qui ont été regroupées par traitement.

L'évaluation de la biomasse algale a été effectuée suivant la méthode des suspensions-dilu-

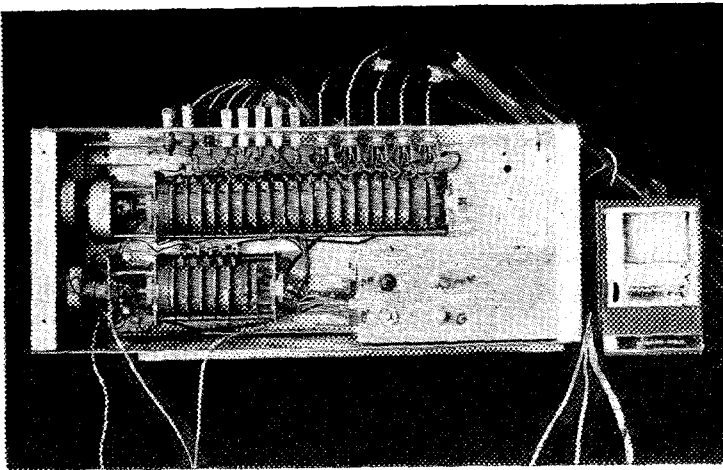


Photo 1. — *Vue d'ensemble de la centrale de mesure* : à droite, l'enregistreur, en haut, les entrées des différents capteurs, dans le coffret les deux programmeurs et la boîte contenant le système électronique avec les quatre boutons de réglage.

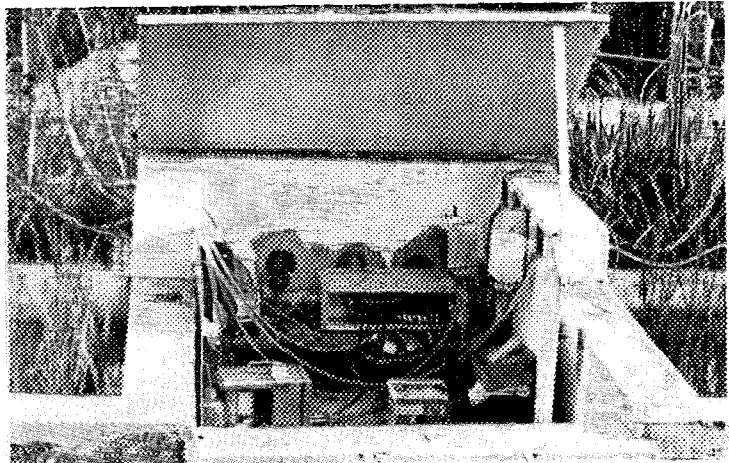


Photo 2. — *Vue intérieure de la guérite abritant le dispositif.*

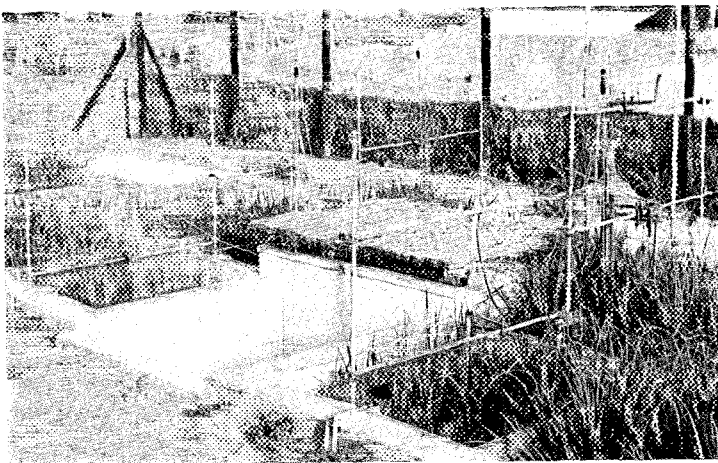


Photo 3. — *Vue d'ensemble de la station de mesure* : au centre, la guérite abritant l'appareillage, et, de part et d'autre, les différents capteurs en place.

tions adaptée aux algues du sol (REYNAUD et ROGER, 1977). Une fraction de chaque suspension a été utilisée pour le dosage de l'azote total dans la couche superficielle du sol, par la méthode de Kjeldhal.

Sur l'ensemble des dénombrements, 15 taxons de cyanobactéries fixatrices d'azote, 4 taxons de cyanobactéries homocystées, 3 taxons de chlorophycées et 1 taxon de diatomées, correspondant chacun à des colonies facilement caractérisables par examen au microscope stéréoscopique, ont été définis et leur biomasse moyenne a été calculée. Les résultats sont exprimés en μm^3 d'algues pour 1 colonne de 1 cm^2 de section comprenant l'eau de submersion et le premier centimètre de sol. Rappe-lons que $10^{10} \mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$ correspond à 1 tonne d'algues fraîches par hectare.

1.7. NUMÉRATIONS DES PRINCIPALES BACTÉRIES DU CYCLE DU SOUFRE

Pour chacun des 5 traitements, une série de prélèvements est réalisée toutes les deux semaines, soit 12 séries de prélèvements au total. Chaque série comporte 1 ou 2 types de prélèvements de 10 g de sol :

— des prélèvements effectués à plus de 10 cm des graines en germination, puis des racines, à 15 cm de profondeur;

— des prélèvements effectués dans la spermosphère du riz (séries des 8^e et 15^e jours), à 3 cm de profondeur, ou dans la rhizosphère (séries suivantes), à une profondeur variant entre 10 et 15 cm. Les prélèvements sont effectués en 3 répétitions par traitement, une par microparcelle dans 3 microparcelles, et sont traités séparément. Sur des fractions de 5 g, sont dénombrées l'ensemble des bactéries sulfato-réductrices utilisant le lactate (B.S.R.) suivant la technique de MOURARET (1972), une espèce de bactérie sulfoxydante (B.S.O.) : *Thiobacillus denitrificans*, suivant la technique de MOURARET et BALDENSPERGER (1977), et enfin, une bactérie sulfo-réductrice, *Desulfuromonas acetoxidans*, suivant la technique de TRAORÉ (1978).

1.8. DOSAGE DES SULFURES

Sur des échantillons de 3 à 4 g de sol, prélevés suivant le même protocole, en 18 séries, ont été dosés les sulfures déplaçables à 60 °C par HCl 4 N, suivant la technique de CHAUDHRY et CORNFIELD (1966). Ils sont représentés par l'hydrogène sulfuré gazeux, dissous et lié au fer sous forme de FeS. Cette dernière fraction constitue l'essentiel du dépôt noir entourant les graines en germination, les racines du riz et les granules de « Sulfur Coated Urea » pendant la réduction biologique de leur enrobage. Pour chacun des

traitements et pour chaque série de prélèvements les mesures ont été faites en 4 ou 6 répétitions.

2. Résultats et discussions

2.1. ÉVOLUTION DES CARACTÉRISTIQUES PHYSICO-CHEMISTIQUES DU SOL

2.1.1. L'intensité lumineuse

L'intensité lumineuse atteignant l'interface air-eau varie considérablement suivant le traitement (fig. 1). Les parcelles des traitements C, D, E ne reçoivent plus que 25 % de l'intensité lumineuse après une trentaine de jours, par contre il faut attendre 50 et 80 jours respectivement pour que cette diminution d'intensité lumineuse soit observée dans les parcelles des traitements B et A. L'intensité lumineuse maximale a été de 1400 micro-Einstein par m^2 et par seconde ($\mu\text{E m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) et elle n'atteint en fin de cycle

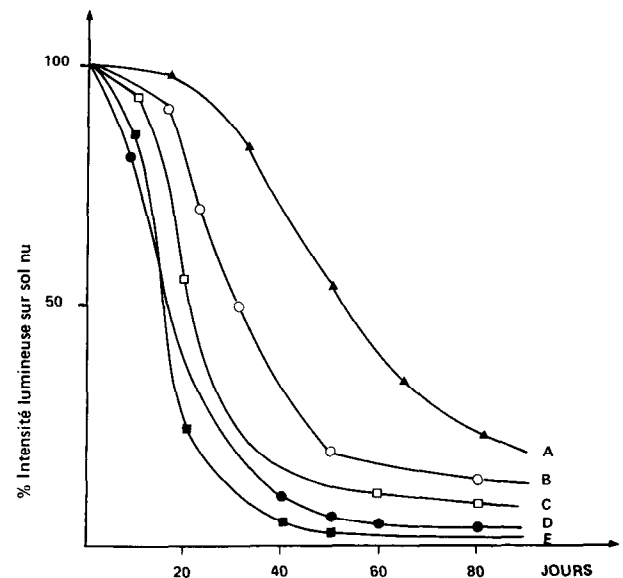


Fig. 1. — Évolution de l'intensité lumineuse sur le sol en fonction du couvert végétal, pendant le cycle du riz, pour les 5 traitements (A : jachère, B : riz témoin, sans engrais, C : S.C.U. en surface, D : S.C.U. enfoui, E : urée en surface).

du riz, sous l'ombrage le plus dense (traitement E), que $70 \mu\text{E m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$. Cette dernière intensité lumineuse est comparable à celle qui est utilisée pour les cultures algales au laboratoire.

2.1.2. La température

La température a été enregistrée : dans l'eau de submersion sur un thermomètre à maxima et à

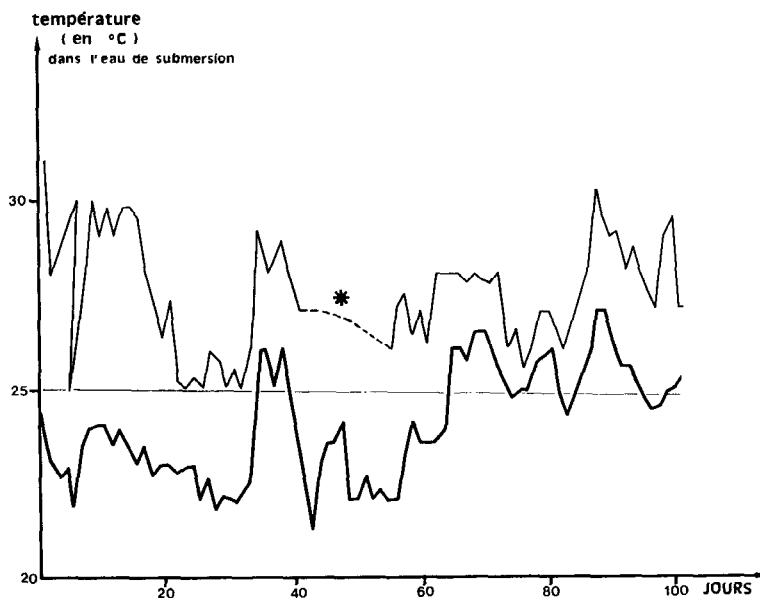


Fig. 2. — Évolution des températures maximales (vers 16 h) et minimales (vers 6 h) dans l'eau de submersion d'une microparcelle B. A noter une interruption dans la courbe supérieure (*) due à la mise hors d'eau du thermomètre correspondant, pendant la journée.

minima relevé journallement; systématiquement à chaque cycle de mesure au niveau des capteurs, de façon à corriger les données brutes obtenues pour les autres paramètres.

Les variations de température dans l'eau de

submersion (fig. 2) sont de faible amplitude : 3 à 4 °C; les minima varient entre 23 et 27 °C, les maxima entre 25 et 30 °C, mais les différences entre minima et maxima journaliers sont plus accentuées en début de cycle : 6 °C en moyenne pendant le premier

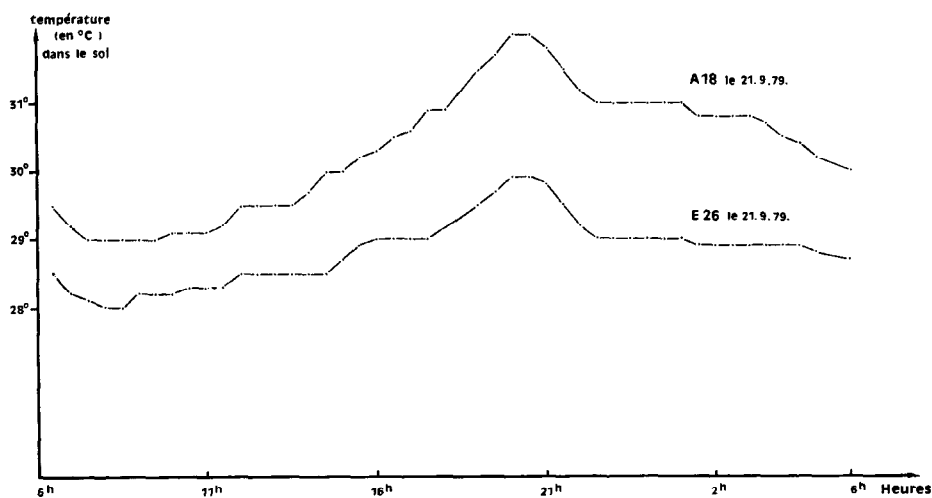


Fig. 3. — Variations journalières de la température, dans le sol à 10 cm de profondeur dans une parcelle A (jachère) et E (couvert végétal dense) mesurées le 73^e jour.

mois, 4 °C juste avant le tallage, 3 °C à la fin du tallage, 2 à 3 °C en fin de cycle. Ceci est à relier à un effet progressif du couvert végétal.

Il n'a pas été possible de représenter l'évolution saisonnière de la température dans les sols étant donné les variations journalières qu'elle subit et les heures différentes auxquelles ont été faites les interrogations. Des variations journalières ont été enregistrées, au 73^e jour, à 10 cm de profondeur, pour deux parcelles submergées, occupées très différemment : la parcelle A 18, en jachère, et dans laquelle le couvert végétal naturel a été supprimé (parcelle nue), et la parcelle E 26, bien couverte en riz (fig. 3). L'effet du riz est très marqué sur la température du sol à 10 cm de profondeur, la différence entre les deux parcelles est de 0,6 °C aux températures les plus basses du matin, et de 2 °C au maximum de température, qui se situe en fin de journée entre 18 et 20 h.

2.1.3. L'oxygène dissous

On constate que le taux d'oxygène dissous dans l'eau de submersion est sujet à de fortes variations dues à divers facteurs :

— la densité du couvert végétal qui limite la photosynthèse par les algues : les parcelles moins ombragées (A et B) étant plus riches en oxygène

dissous que les parcelles C, D et E mieux couvertes par le riz (fig. 1);

— la présence de blooms algaux qui augmente très sensiblement la teneur en oxygène dans l'eau alors que la présence de têtards l'abaisse sensiblement.

Les valeurs extrêmes mesurées dans l'eau de submersion au cours du cycle de culture vont de 1,6 mg/l à 17,2 mg/l; l'eau d'irrigation contenant environ 8 mg/l à température ambiante tend à maintenir un état d'aération satisfaisant dans le milieu. Les variations journalières de la teneur en oxygène dissous sont importantes et les courbes obtenues pour les différentes microparcelles montrent toutes une augmentation relativement brutale à partir de 9 à 10 h du matin, et un maximum vers 15 h suivi d'une diminution progressive (fig. 4).

Nous avons cherché à savoir si ces variations journalières constatées dans l'eau de submersion avaient une influence sur le potentiel d'oxydo-réduction lui-même; à cet effet, 4 couples d'électrodes de platine et de références ont été implantées :

- dans l'eau de submersion;
- à l'interface eau-sol;
- à 3 cm de profondeur dans le sol;
- à 10 cm de profondeur dans le sol.

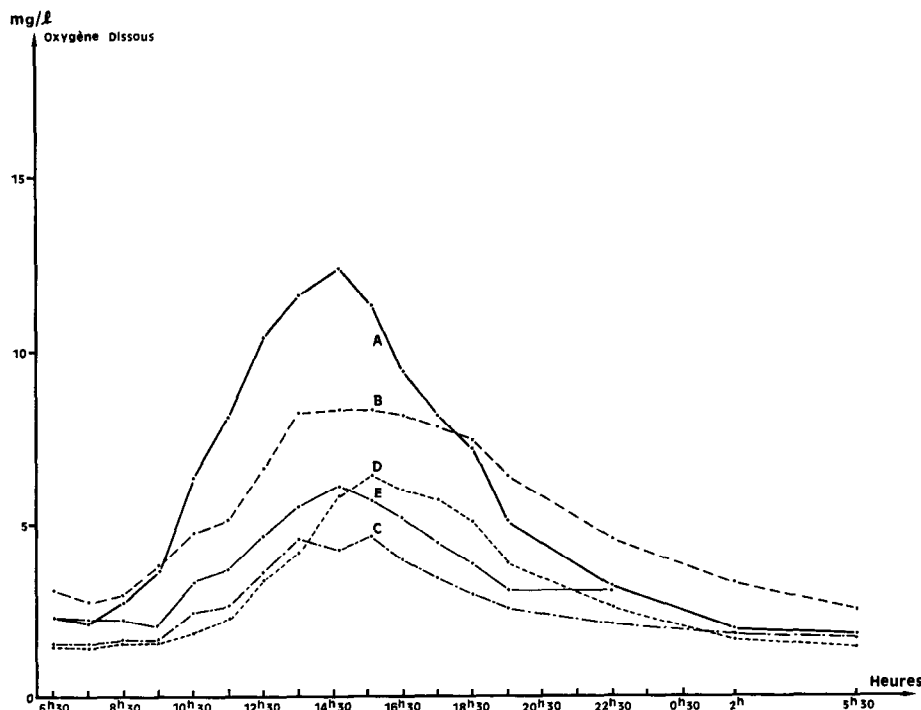


Fig. 4. — Variations journalières de l'oxygène dissous dans l'eau de submersion, mesurées au 70^e jour (A à E : mêmes légendes qu'à la figure 1).

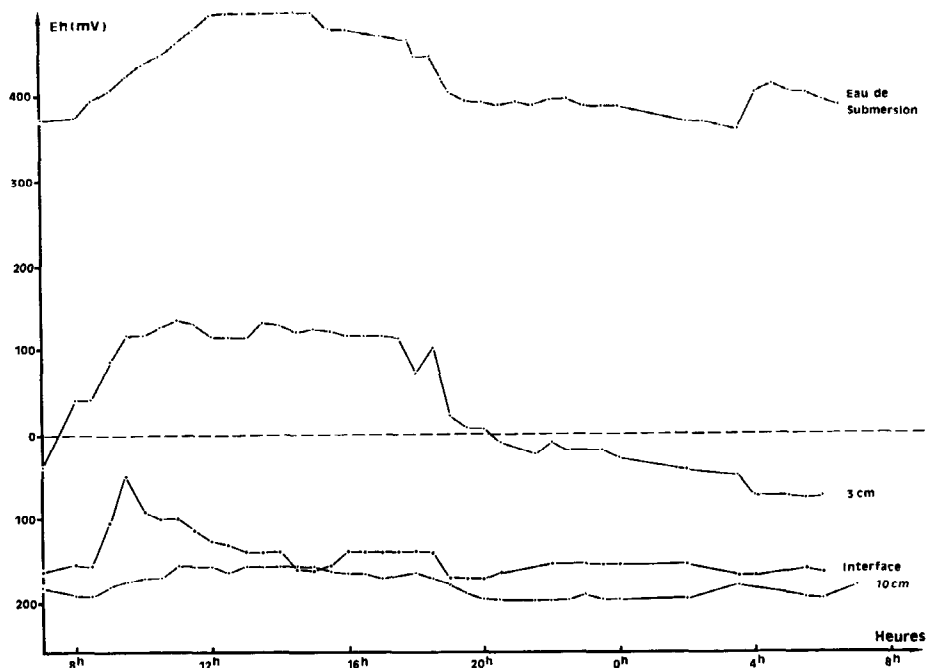


Fig. 5. — Variations journalières du potentiel redox, dans l'eau de submersion, à l'interface sol-eau, à 3 cm de profondeur et à 10 cm de profondeur, mesurées au 91^e jour, début de la maturation dans une microparcelle B.

Des séries d'enregistrements continus de 24 heures ont été faites. Un exemple des courbes obtenues (fig. 5) montre que cette influence est sensible dans l'eau elle-même où le potentiel redox évolue parallèlement à la teneur en oxygène et qu'elle s'atténue considérablement dans le sol. A 3 cm de profondeur elle est encore apparente, mais, paradoxalement, à l'interface elle ne l'est pas. Cette dernière constitue une zone plus réduite, où l'anaérobiose est presque aussi importante qu'à 10 cm de profondeur.

2.1.4. Le potentiel d'oxydo-réduction

L'évolution du potentiel d'oxydo-réduction retenue comme la meilleure indication du niveau d'aération du sol, a été suivie sur différents traitements à deux profondeurs : à 15 cm dans la zone d'exploration racinaire (rhizosphère), et à 65 cm. Les électrodes de platine et de référence restées en place pendant toute la durée de l'essai sont donc en équilibre avec le milieu dont elles doivent capter les moindres variations. Trois milles mesures environ ont été enregistrées au cours du cycle de culture. L'influence de la température sur le couple potentiel de référence-potentiel du sol a été considérée comme négligeable compte tenu de la faible ampli-

tude enregistrée au cours du cycle de culture (5 à 6 °C, soit moins de 10 mV de variation).

Dans la couche superficielle du sol, la courbe d'évolution montre les phases suivantes (fig. 6) :

— une phase de mise en équilibre de 3 à 5 jours où le potentiel est de l'ordre de +350 mV ;

— une diminution régulière du potentiel redox qui passe de +400 mV à des valeurs négatives 34 à 36 jours après la mise en eau selon les microparcelles :

microparcelle B 27.....	34 ^e jour
microparcelle E 26.....	35 ^e jour
microparcelle C 17.....	36 ^e jour

— entre le 64^e et le 70^e jour, les valeurs s'abaissent en dessous de -100 mV pour atteindre des valeurs réductrices extrêmes de -200 mV vers le 90^e jour ;

— le 92^e jour les parcelles ne sont plus submergées mais seulement arrosées de façon intermittente pour la phase de maturation du riz ; la remontée du potentiel est rapide, passant en une vingtaine de jours de -200 mV à +200 mV, ce qui montre la sensibilité de la rhizosphère aux facteurs externes.

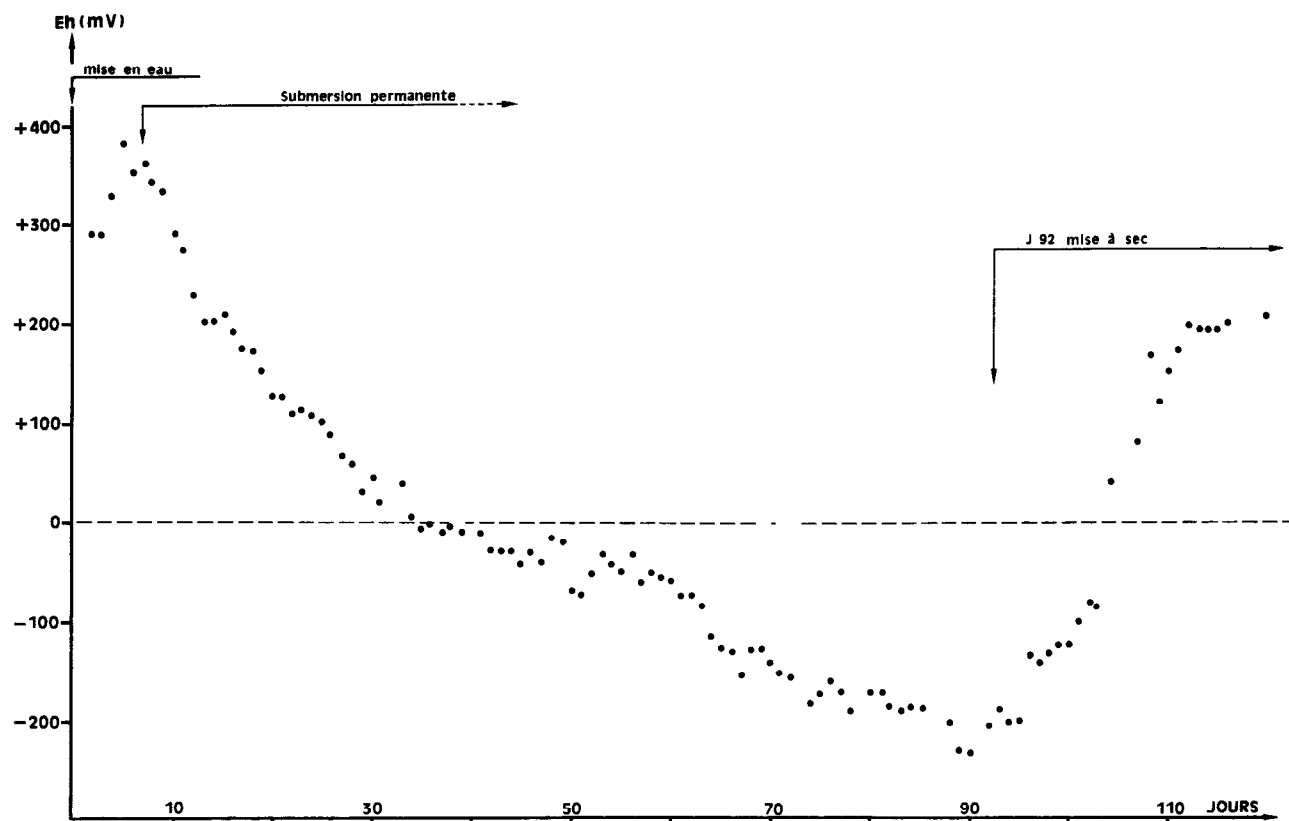


Fig. 6. — Évolution du potentiel redox, à 15 cm de profondeur, dans une microparcelle B.

La courbe d'évolution est sensiblement la même pour toutes les microparcelles, le potentiel d'oxydo-réduction n'étant pas affecté de façon significative par les différents traitements.

Nous avons également noté que chaque apport d'eau par irrigation ou précipitation se traduisait par des oscillations de faible amplitude du potentiel d'oxydo-réduction dans la rhizosphère (de l'ordre de 30 mV), n'allant pas toujours dans le sens d'une augmentation. Ceci traduit la complexité des phénomènes de réajustement qui se produisent dans le milieu à ces moments-là.

En profondeur, la courbe d'évolution du Eh (fig. 7) se caractérise par une forme plus aplatie; les variations passent de +250 mV environ à des valeurs négatives en 60 jours, sans attendre les valeurs extrêmes de -200 mV mesurées en surface. Il y a apparition du fer ferreux dans les eaux de drainage au 70^e jour, avec une augmentation régulière atteignant un taux maximal de 16,9 mg/l avant la mise à sec, le 92^e jour.

La remontée du potentiel redox après la submersion est plus tardive et plus progressive qu'en surface; elle s'amorce seulement une dizaine de jours

après la mise à sec traduisant la persistance de conditions liées à la nappe de profondeur qui s'épuise lentement par évaporation. Les fluctuations liées aux apports d'eau sont peu ou pas perceptibles dans ce milieu profond.

2.1.5. Le pH

Sous l'effet de la submersion, le pH du sol mesuré *in situ* à 10 cm de profondeur, s'est accru progressivement pour les parcelles témoins A et B, de 5,2 en début de cycle à 6,1 en fin de cycle. Pour les parcelles C, D, E, enrichies au départ en engrais phosphaté alcalinisant, le pH s'est élevé de 5,5 en moyenne à 6,3.

Cette augmentation générale du pH est probablement à mettre en relation avec les processus de sulfato-réduction apparaissant lors de la submersion, et consommateurs de protons (PONNAMPERUMA, 1972). Des observations au champ ont confirmé que les sols des zones à sulfato-réduction active ont un pH supérieur de 0,25 à 0,5 unité, aux mêmes sols exempts de sulfato-réduction, au même moment (JACQ, en préparation).

Dans l'eau de submersion, et en fin de cycle

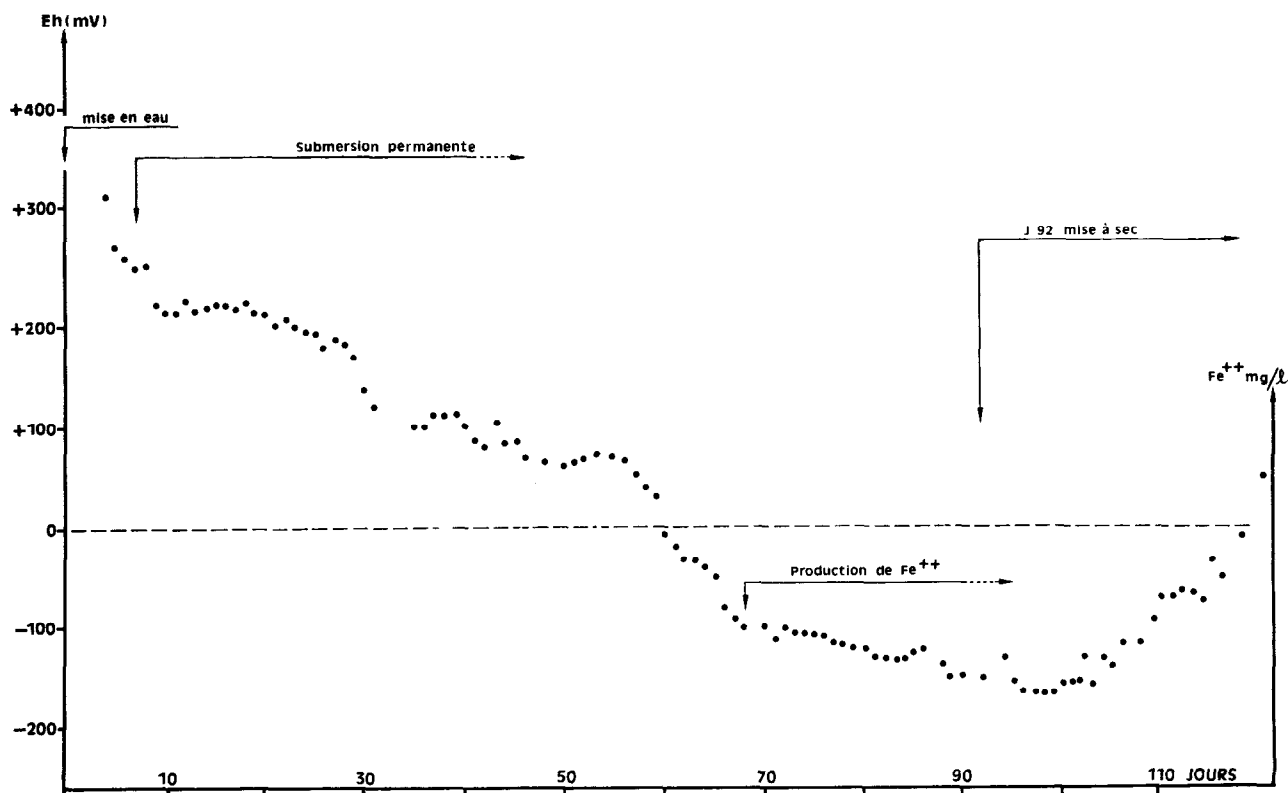


Fig. 7. — Évolutions du potentiel redox, et du fer ferreux à 65 cm de profondeur, dans une microparcelle B.

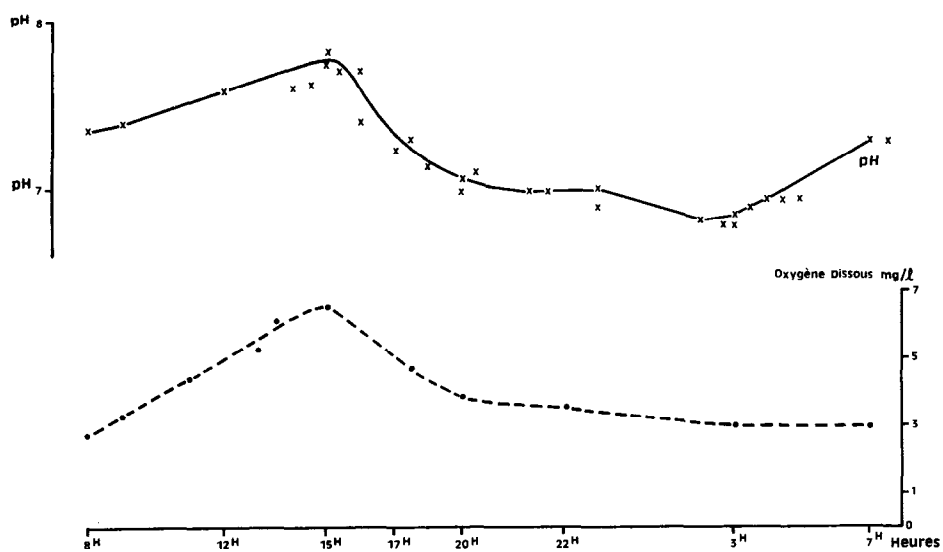


Fig. 8. — Variations journalières du pH et de l'oxygène dissous, dans l'eau de submersion, mesurées au 92^e jour, dans une microparcelle B ; (x) = pH, (.) = oxygène dissous.

(au 92^e jour), c'est-à-dire au moment où l'influence des différents traitements; sur le couvert végétal est atténuée, nous avons également déterminé la cinétique du pH et de l'oxygène dissous sur un cycle de 24 heures (fig. 8). La courbe d'évolution du pH varie parallèlement à celle de l'oxygène dissous; les deux courbes présentent un maximum à la mi-journée (vers 15 h) et un minimum nocturne. La diminution progressive du pH se poursuit jusqu'à 2 h du matin, suggérant qu'à partir de la fin de la journée, et par suite de l'arrêt de la photosynthèse, l'activité respiratoire devient l'activité principale, produisant du CO₂ en excès; ce CO₂ acidifie temporairement le milieu (MIKKELSEN *et al.*, 1978). La remontée du pH, à partir de 3 h du matin pourrait résulter d'une diminution de l'activité respiratoire consécutive à l'épuisement des substrats synthétisés au cours de la journée. L'amplitude journalière du pH est de l'ordre de 0,8 unité.

2.1.6. Le sodium et la conductivité

La courbe d'évolution des ions Na⁺ dans la solution du sol à 10 cm de profondeur (fig. 9) fait apparaître les phases suivantes :

— une augmentation du sodium qui passe de 2,8 mé/l à 3,5 mé/l du 1^{er} au 10^e jour, due à une phase de dissolution lors de la mise en eau. Cette augmentation a une influence possible sur la germination, le riz étant très sensible au chlorure de sodium à ce stade (SESHAGIRI RAO *et al.*, 1969);

— une diminution du 10^e au 45^e jour, de 3,3 à 2,2 mé/l, due au lessivage; elle est suivie d'un palier puis d'une légère diminution jusqu'à 1,8 mé/l entre le 75^e et le 92^e jour, à la mise à sec.

Le sodium représente dans ce sol plus de 50 % de la somme des cations en majorité sous forme de chlorures (tabl. I); le coefficient de corrélation sur 40 échantillons entre le sodium présent dans cette

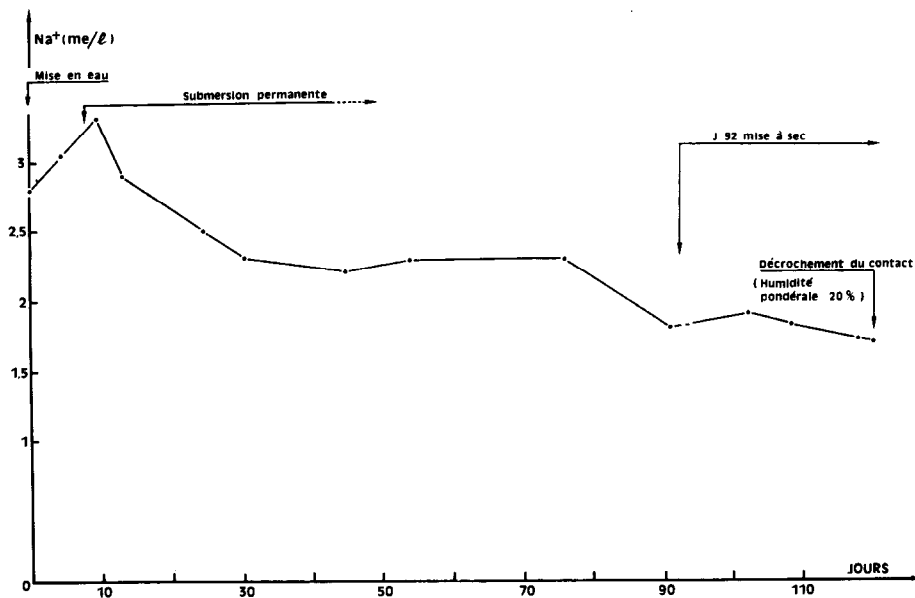


Fig. 9. — Évolution du sodium dans la solution du sol à 10 cm de profondeur, suivie dans une microparcelle B.

solution et la conductivité mesurée est de 0,900; ceci permet d'estimer avec une bonne approximation l'évolution de la conductivité de la solution du sol dans la zone d'exploration racinaire, à partir de la formule empirique suivante :

$$\text{Conductivité (en } \mu\text{mhos)} = 200 \text{ Na}^+ \text{ (en mé/l)} + 139.$$

L'application de cette formule permet d'estimer que la conductivité évolue, pendant tout le cycle, de la façon suivante : de 700 μ mhos au début de la

mise en eau, à 800 μ mhos au maximum (10^e jour), à 600 μ mhos du 30^e au 80^e jour, à 500 μ mhos en fin de cycle.

2.2. ÉVOLUTION DES CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES

2.2.1. Résultats agronomiques

Les principaux résultats concernant les rendements sont exposés au tableau IV. Bien entendu,

TABLEAU IV

TRAITEMENT :	POURCENTAGES		Nombre d'épis par plant	RENDEMENTS			
	De graines non germées	De plants morts entre tallage et récolte (1)		en grains (exprimés en g/m ²)			en pailles exprimé en g de poids sec par m ²)
				Moyen	Minimum	Maximum	
B Pas d'engrais.	3	4,5	5,17 (100) (2)	1008 (100)	758	1343	756 (100)
C S.C.U. en surface. . .	19	7	4,86 (94)	1301 (129)	1195	1377	1097 (145)
D S.C.U. enfoui.	13	6	7,34 (152)	1280 (127)	1183	1396	928 (123)
E Urée en surface. . . .	9	2	6,00 (116)	1394 (138)	1060	1734	1054 (139)

(1) Les graines non germées ont été remplacées, au 17^e jour, par de jeunes plants.

(2) Chiffres entre parenthèses = pourcentages par rapport aux témoins B.

l'emploi d'engrais azoté conduit à des rendements significativement supérieurs; les meilleurs rendements sont obtenus dans les microparcelles ayant reçu de l'urée conventionnelle (traitement E).

L'utilisation du « Sulfur Coated Urea », à la place d'une dose équivalente d'azote sous forme d'urée, se traduit de deux façons : [1] une plus grande mortalité, surtout au moment de la germination, encore accentuée quand cet engrais est appliqué en surface : un tel résultat doit être relié aux teneurs plus élevées en sulfures, provenant de l'enrobage de soufre de l'engrais qui est réduit en anaérobiose par les bactéries sulfo- et sulfato-réductrices (JACO, 1978). Ceci confirme que dans un tel sol, favorable aux bactéries précitées, l'emploi du S.C.U. est à déconseiller; [2] que le S.C.U. soit appliqué en surface ou enfoui le rendement moyen est sensiblement le même. Cependant un tel résultat global est obtenu différemment : l'enfouissement entraîne un meilleur tallage, confirmé (fig. 1) par le couvert végétal plus dense et par un plus grand nombre d'épis par plant, malgré une production finale des parties aériennes (pailles) inférieure (les plants sont plus courts, mais plus touffus).

2.2.2. Biomasse algale

A la figure 10, ont été rapportées les évolutions des constituants de la microflore algale, tels qu'ils ont été définis au paragraphe 1.6.

Pour les différents traitements, on note, très

généralement aux 40^e et 74^e jours, une diminution ou, au moins, une stagnation de l'ensemble des constituants de cette microflore algale. Cette diminution est à relier à l'intensité des pluies du 31^e jour (43 mm) et du 71^e jour (27 mm) qui ont perturbé le biotope « eau de submersion et interface » de par leur violence mettant en suspension une partie des argiles. L'effet est semble-t-il, moins sensible au 71^e jour, du fait de la protection relative assurée par le couvert végétal plus dense. On note, d'autre part, que c'est à ces mêmes dates que l'on observe une diminution sensible du potentiel redox dans la couche superficielle du sol (fig. 6). On peut penser que cette baisse du potentiel redox en surface est liée à une limitation, par les fortes pluies, de l'activité photosynthétique des algues.

Il n'existe aucune corrélation apparente entre le maximum d'oxygène dissous mesuré dans l'eau au 70^e jour (fig. 4) et les divers constituants de la microflore algale dans les différents traitements. Par contre, une corrélation hautement significative associe les concentrations maximales d'oxygène dissous et l'intensité lumineuse mesurée au niveau de l'eau au 70^e jour (fig. 4). Ceci suggère que l'activité photosynthétique n'est pas en rapport avec la biomasse algale (quand celle-ci varie entre 8×10^9 et $6,5 \times 10^{10}$ $\mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$) mais directement avec l'intensité lumineuse incidente, qui, au 70^e jour, est à un niveau maximum, soit 20 000 lux, à 13 h, ce qui correspond au cinquième de l'intensité directe mesurée.

Dans les traitements A et B exempts

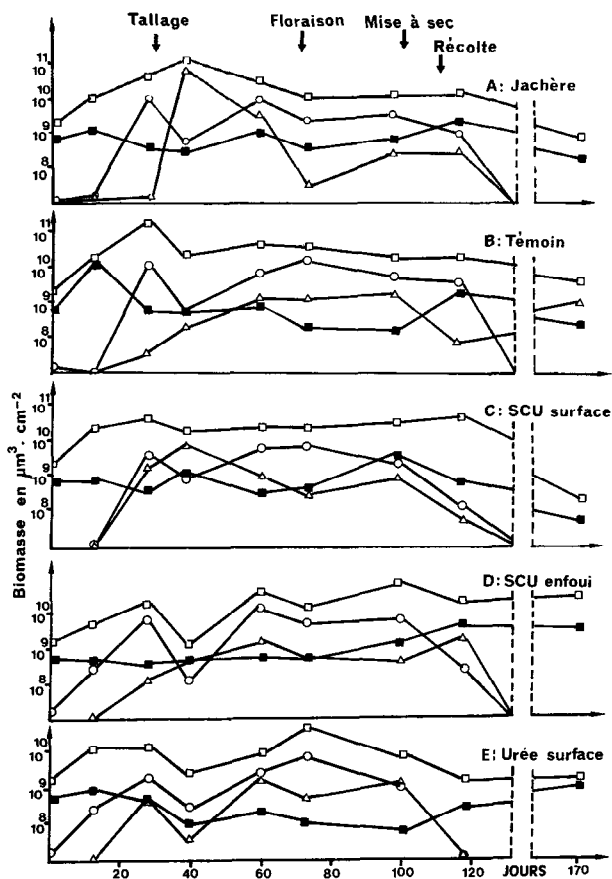


Fig. 10. — Évolution des différents constituants de la flore algale, dans les 5 traitements : (□) flore algale totale, (■) cyanobactéries fixatrices d'azote, (Δ) chlorophycées, (○) diatomées. Les résultats sont exprimés en $\mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$. (A à F : mêmes légendes qu'à la figure 1).

d'engrais azotés (jachère et rizière sans engrais) la biomasse algale est constituée, avant le 40^e jour (soit avant la fin du tallage), principalement de cyanobactéries homocystées, puis de chlorophycées, et de diatomées; ces deux derniers groupes sont considérés précisément comme héliophiles (WHITFORD, 1960). Cette biomasse se multiplie bien en présence d'azote dans le milieu, à des pH acides (le pH est de 5,2 en début de cycle) ce qui est toujours le cas à la réhumectation d'un sol (SHAPIRO, 1973). Après le 40^e jour, la biomasse algale décroît régulièrement jusqu'à la mise à sec, quand augmente le couvert végétal (fig. 1).

Dans le cas des traitements avec engrais azotés (C, D et E), la biomasse des chlorophycées et des diatomées augmente régulièrement jusqu'au

80^e jour environ (épiaison), puis diminue, en rapport inverse avec la forte densité du couvert végétal et l'augmentation du pH qui passe de 5,5 à 6,3.

Dans le cas où le S.C.U. est enfoui (traitement D), la biomasse des cyanobactéries fixatrices d'azote augmente régulièrement pendant toute la durée du cycle végétatif. Elle est en rapport inverse avec la teneur en azote en surface, qui diminue (fig. 11).

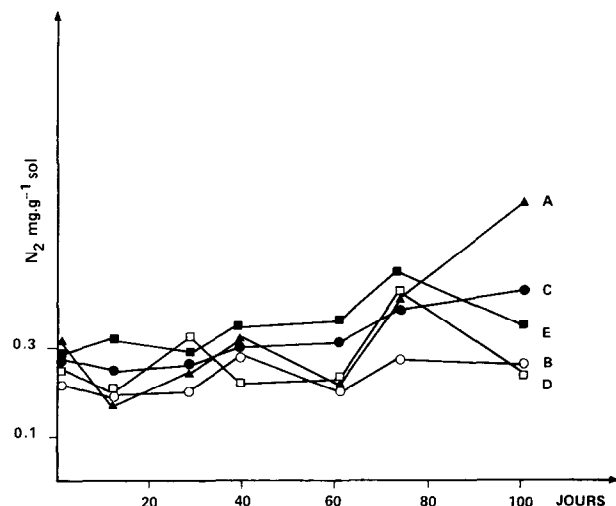


Fig. 11. — Évolution des teneurs en azote total, mesurées dans le premier centimètre de sol, exprimées en $\text{mg N} \cdot \text{g}^{-1} \text{ sol sec}$ (A à E : mêmes légendes qu'à la figure 1).

Quand le S.C.U. est appliqué en surface (traitement C), la situation évolue en sens inverse, et les cyanobactéries homocystées constituent alors l'élément majoritaire de la biomasse algale en fin de cycle. Dans le cas du traitement D (S.C.U. enfoui), le plus propice à une augmentation régulière de la biomasse de cyanobactéries fixatrices d'azote, le rapport entre ces cyanobactéries et les cyanobactéries homocystées non fixatrices, reste le plus constant après l'assèchement. Ce traitement doit donc être considéré comme le plus favorable dans le cas d'une algalisation par des cyanobactéries fixatrices.

L'augmentation importante des teneurs en azote total à la surface du sol en jachère (traitement A) est due à l'accumulation, en fin de cycle, et à l'interface, de débris du matériel végétal naturel non désherbé : carex et nénuphars. Par contre dans le cas des parcelles cultivées, une importante fraction de ce matériel végétal parasite est régulièrement enlevée au cours des désherbages, et de l'azote est également exporté par les parties aériennes du riz.

Les résultats obtenus par ROGER et REYNAUD

(1977) concernant l'évolution de la biomasse algale dans les rizières du Sénégal sont confirmés par la présente étude qui a permis de suivre l'évolution de la biomasse algale tout au long d'un cycle cultural, et en conditions bien définies) alors que l'étude antérieure de ROGER et REYNAUD rassemblait des observations ponctuelles, effectuées à tous les stades du développement du riz, dans 30 rizières très différentes. C'est ainsi que l'on a retrouvé l'influence de 3 paramètres sur le développement et la composition de la biomasse algale : le stade de développement du riz, la densité du couvert végétal et le type de fertilisation. Les deux derniers facteurs conditionnent la concentration en azote en surface. Au cours du cycle, la teneur en azote minéral diminue, la lumière incidente diminue également et le pH s'élève; toutes conditions favorables à un développement préférentiel des cyanobactéries.

2.2.3. Sulfures et bactéries anaérobies du cycle du soufre

Il est utile de rappeler que l'intensité des processus de sulfato- et de sulfo-réduction, caractérisés par la production de sulfures toxiques pour le riz (JACQ, 1973), peut s'apprécier soit directement par une mesure au laboratoire des teneurs en sulfures, soit indirectement (JACQ et ROGER, 1978), par le calcul d'un indice microbien. Cet indice est le logarithme, de base 10, du rapport entre le nombre des bactéries sulfato-réductrices (B.S.R.) utilisatrices de lactate et le nombre de bactéries sulfo-oxydantes (B.S.O.). Le cycle microbien fonctionne dans le sens de la réduction, et produit des quantités de sulfures suffisantes pour avoir un effet nocif sur le plant de riz lorsque l'indice est supérieur à +2; il est équilibré, c'est-à-dire qu'une part importante des sulfures

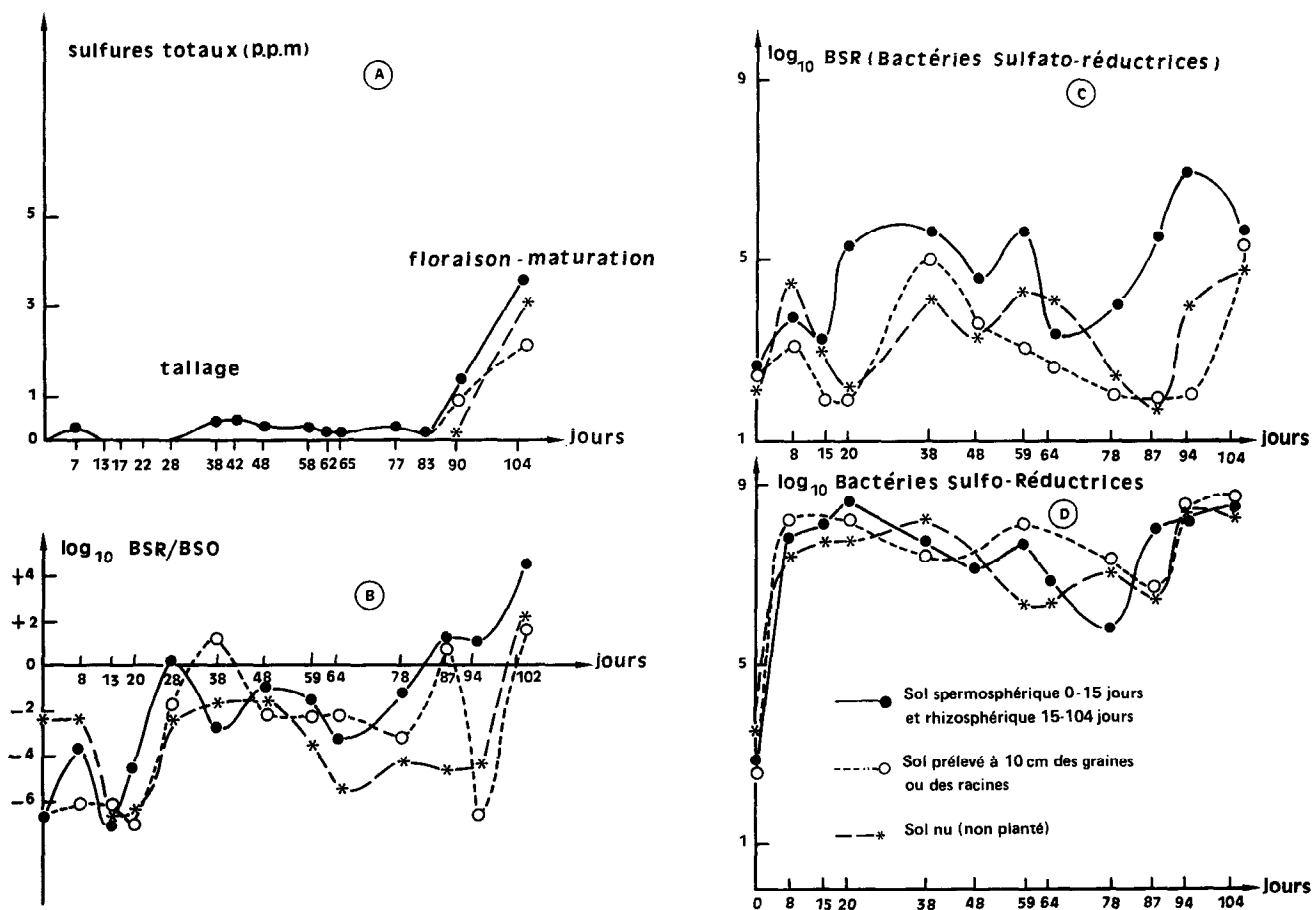


Fig. 12. — Évolution de différentes variables liées au cycle bactérien du soufre : (A) : moyenne des mesures de sulfures totaux (exprimés en p.p.m. de S²⁻) dans la spermosphère (0-15 j) puis la rhizosphère du riz ; (B) : indice log₁₀ B.S.R./B.S.O., (C) : populations de bactéries sulfato-réductrices (B.S.R.) et (D) : populations de bactéries sulfo-réductrices dans la spermosphère et la rhizosphère du riz, dans le sol non rhizosphérique : traitement C (S.C.U. en surface), ou dans le sol non planté : traitement A à 15 cm de profondeur.

produits est réoxydée pour les valeurs de l'indice comprises entre 0 et +2; le cycle fonctionne dans le sens de la réoxydation des sulfures pour les valeurs négatives de l'indice.

La teneur moyenne en sulfures mesurée sur les échantillons immédiatement après leur prélèvement a été négligeable dans les parcelles du traitement A ($\leq 0,5$ p.p.m) ou faible dans celles du traitement B (≤ 2 p.p.m.). Elle est plus élevée dans les parcelles ayant reçu du « Sulfur Coated Urea » (traitements C et D) que dans celles qui ont reçu de l'urée (traitement E). L'allure des courbes est sensiblement identique pour ces trois traitements. A la figure 12 sont rapportées les mesures correspondant aux traitements C et A.

Les teneurs instantanées les plus élevées ont été trouvées dans la spermosphère, puis la rhizosphère (traitements C, D et E), à des niveaux proches de ceux dont il a été montré (JACQ, 1977) qu'ils ont un effet défavorable sur la survie des jeunes plants, et sur les rendements. Les teneurs moyennes en sulfures (fig. 12 A) restent inférieures à 1 p.p.m., pendant la germination, et jusqu'au 80^e jour environ; elles deviennent plus importantes (3 à 4 p.p.m., en moyenne) en fin de cycle (stade floraison-épiaison). Le déséquilibre microbien (fig. 12, B) se fait sentir, faiblement, au tallage (38^e jour) et devient important en fin de cycle. Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus (JACQ, 1978) dans d'autres sols du Delta ou au cours d'autres cycles expérimentaux sur ce même sol (JACQ, 1980) : l'accumulation des sulfures présente trois *maxima* : à la germination, au tallage, à partir de la floraison.

A la germination: les concentrations en sulfures, mesurées dans la spermosphère, ne sont pas létales pour la graine en germination (2 à 3 p.p.m.), mais peuvent néanmoins expliquer la non-germination d'un faible pourcentage de graines qui s'élève à 3 % dans les microparcelles témoins (traitement B) et à 13 et 19 % dans les sols ayant reçu du S.C.U. (traitements C et D respectivement) comme il est indiqué au tableau IV, les teneurs en sulfures toxiques pour le riz étant d'autant plus basses que la plante est plus jeune (JACQ, 1977). Ces sulfures ne peuvent provenir que de processus microbiens *strictement anaérobies*; ils s'accumulent dans l'horizon de surface (de 2 à 5 cm) dans un sol dont le potentiel redox reste élevé (de l'ordre de +300 mV, fig. 6). Il est donc logique de penser que la spermosphère est un microbiotope beaucoup plus réduit que le sol environnant, à cause probablement d'une consommation, très localisée, de l'oxygène par les graines en germination.

L'accumulation de sulfures, à ce stade, pourrait être attribuée essentiellement à l'activité des bactéries *sulfo-réductrices*, capables de réduire directement le soufre colloïdal de l'enrobage du S.C.U., et dont le nombre augmente de façon considé-

rable, car il est multiplié par 10⁶ environ, pendant les 8 premiers jours de submersion (fig. 12, D).

Au tallage: les teneurs en sulfures sont éloignées de celles qui sont toxiques pour le riz à ce stade : la plante dépérit pour des teneurs supérieures à 3 p.p.m et meurt quand les teneurs dépassent 6 à 8 p.p.m. Il n'a pas été constaté d'accident cultural grave à ce stade de croissance.

Le potentiel redox, au même moment, dans les horizons de surface (fig. 6), passe de +100 mV, au 23^e jour, à des valeurs voisines de zéro au 31^e jour, puis à des valeurs légèrement négatives. Les conditions deviennent cependant suffisamment anaérobies pour permettre la multiplication des bactéries sulfato-réductrices, dont la population atteint son premier maximum entre le 20^e et le 40^e jour (fig. 12, C). La teneur limitée en sulfures dans la jeune rhizosphère peut s'expliquer par leur oxydation par les bactéries sulfo-oxydantes (fig. 12, B) ou par le début de la libération d'oxygène au niveau des jeunes racines (ARMSTRONG, 1969).

A la floraison-épiaison: les teneurs en sulfures sont toujours insuffisantes pour tuer la plante (ce qui nécessiterait des valeurs dépassant 20 p.p.m.), mais elles ont pour conséquence une réduction du taux de remplissage des épis, comme cela a été décrit pour les manifestations « tardives » de la sulfato-réduction, que sont l'« akiochi » (= déclin d'automne) au Japon (PARK and TANAKA, 1968) et le « late season disease », en Louisiane (HOLLIS *et al.*, 1975). Ce troisième pic est dû à une intense activité sulfato-réductrice (fig. 12, C), non équilibrée par un accroissement simultané des bactéries sulfo-oxydantes (fig. 12, B).

L'étude comparative de l'évolution de deux paramètres physico-chimiques tels que le potentiel redox et la teneur en fer ferreux, d'une part, et des densités microbiennes d'autre part, pendant cette phase (fig. 13), permet d'affiner l'analyse. Le changement de régime hydrique, à partir du 65^e jour, qui correspond au passage à des niveaux de submersion de l'ordre de 10 à 15 cm provoque une baisse, rapide et significative, du potentiel redox. Sur le plan microbien, le passage du potentiel redox à des niveaux inférieurs à -150 mV, induit en quelques jours seulement, une activité accrue des bactéries réductrices de la rhizosphère : celles du cycle du fer, mise en évidence par l'apparition du fer ferreux dans les eaux de percolation, et celles du cycle du soufre (bactéries sulfato-réductrices, et à un degré moindre, bactéries sulfo-réductrices). La microflore de la rhizosphère, relativement bien équilibrée sous des conditions de submersion moyennes, à des potentiels redox de l'ordre de -100 mV, est profondément modifiée, et de façon, semble-t-il irréversible tant que le sol n'est pas ressuyé.

Cette étude confirme, pour les sols de rizières du Delta du fleuve Sénégal, le résultat obtenu aux U.S.A. par HOLLIS *et al.* (1975) : le H₂S, en rizière inondée, est maximum au stade floraison, parce que ce stade végétatif est celui où le sol est le plus réduit. Elle confirme également les résultats d'autres travaux réalisés aux U.S.A. (PATRICK et DELAUNE, 1972) ou au Japon (GOTOH et YAMASHITA, 1966; TAKAI et KAMURA, 1969) montrant qu'aux pH proches de la neutralité, ou très légèrement acides, les sulfures ne s'accumulent significativement qu'aux potentiels redox inférieurs à -150 mV. Si une des causes de l'intense sulfato-réduction constatée à la floraison et

à l'épiaison est liée au changement de nature et d'importance quantitative des exsudats à ce stade (JACO, 1973), une mise à sec, momentanée, de la rizière, pourrait vraisemblablement *permettre d'éviter ce dernier stade critique*. C'est ce que recommandent GOTOH et YAMASHITA (1966) qui ont conseillé le drainage complet de ce type de rizière, à *mi-saison*, soit dans les jours précédant la floraison. Ceci devrait permettre non seulement la réoxydation des composés réduits, comme les sulfures de fer accumulés autour des racines, mais également un *rééquilibrage* de la microflore réductrice de la rhizosphère.

Notre étude a aussi montré que la rhizosphère

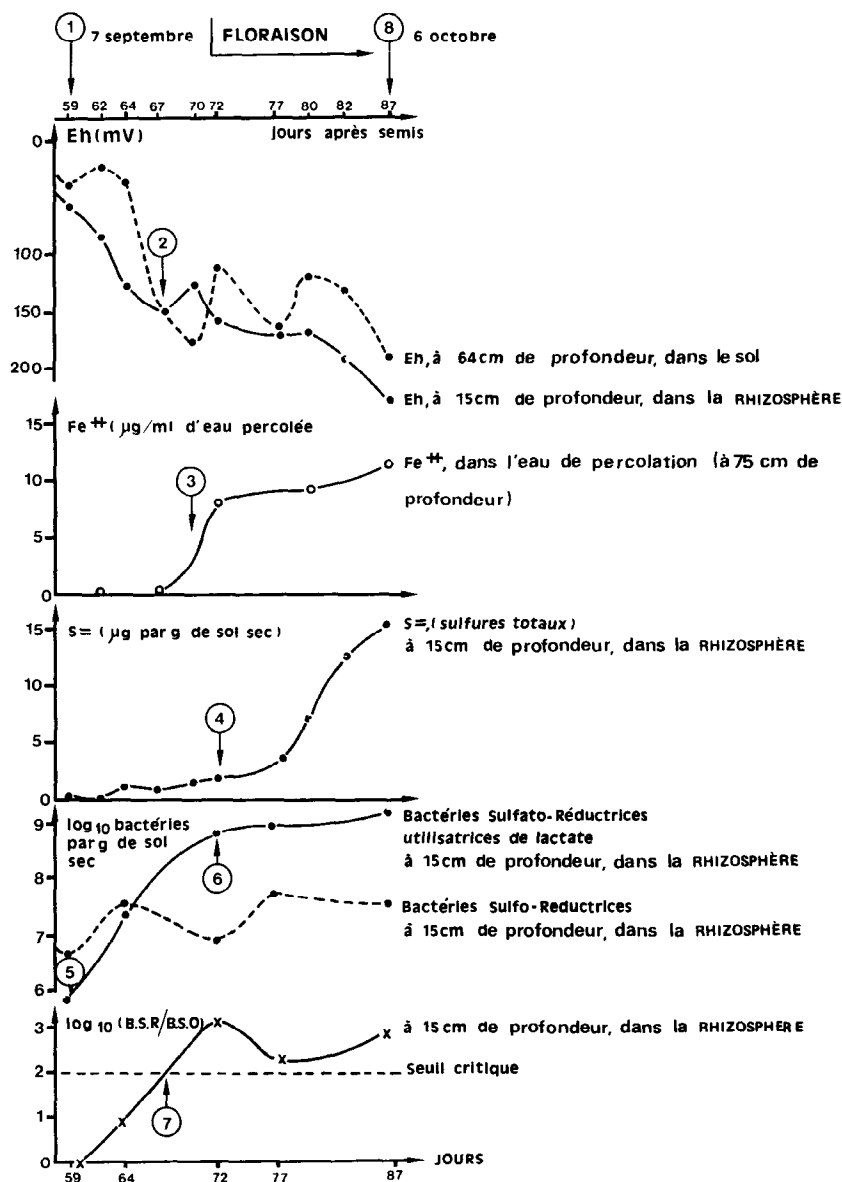


Fig. 13. — Le passage en conditions très engorgées à partir du 59^e jour de culture (1), se traduit par : une baisse rapide du potentiel redox (2) ; une réduction microbienne du fer (3) ; le dépôt de sulfure ferreux, noir, autour des racines (4) ; une augmentation significative des sulfures totaux dans la rhizosphère et du nombre de bactéries sulfato-réductrices utilisant le lactate, dont le nombre total est multiplié par 1 000 environ, entre le 59^e jour (5) et le 72^e jour (6) ; un déséquilibre entre les populations sulfato-réductrices et sulfoxydantes, non réversible à partir du 67^e jour (7). L'excès d'eau de submersion diminue significativement à partir du 87^e jour (8).

pouvait être plus réductrice que le sol profond, peu exploré par les racines (fig. 13). Il a, en effet, été démontré que les sulfures inhibaient le pouvoir oxydant des racines du riz en inactivant les peroxydases des racines (INADA, 1965, TAKIJIMA, 1965; PARK et TANAKA, 1968; TANAKA *et al.*, 1968). Enfin, à ce stade, pendant lequel peut s'accumuler le fer ferreux, en l'absence de drainage (fig. 13), les sulfures affectent aussi l'assimilation du fer par les racines, rendant les plants sensibles, dans les sols à pH acide, à la toxicité liée à un excès d'ions Fe^{++} ...

Le cas de l'interface eau-sol est particulier; nous avons vu (fig. 5) que le potentiel redox peut être plus bas, en fin de cycle qu'à 3 cm de profondeur. Il devient alors relativement anaérobie et favorable aux bactéries sulfato- et sulfo-réductrices. Des études faites ultérieurement (JACQ, en préparation), sur ce même sol, et suivant un dispositif expérimental similaire, ont montré, à l'interface strict (0-1 cm), après l'épiaison :

— un niveau élevé des populations *sulfo-réductrices*, supérieur à 10^7 bact/g de sol;

— une teneur en sulfures relativement forte de l'ordre de 5 p.p.m., et particulièrement, dans le sol non planté (traitement A);

— une augmentation parallèle du nombre de bactéries photosynthétiques sulfureuses, du groupe *Chlorobiaceae* qui réoxydent les sulfures en anaérobie, par photosynthèse. Ceci confirme donc que l'interface devient anaérobie en fin de cycle. Il est vraisemblable que le nombre de bactéries photosynthétiques sulfureuses, est comme celui des algues, régi par l'intensité lumineuse reçue.

En définitive, même dans une expérimentation pendant laquelle le régime hydrique a pu être contrôlé de façon satisfaisante, les symptômes des maladies physiologiques du riz liées à la sulfato- et à la sulfo-réduction (maladies que l'on désigne sous le vocable général de « Sulphide Induced Disease of Rice », sont observés comme prévu à trois stades de la vie du riz. Ils se manifestent cependant dans des conditions d'anaérobie différentes : pendant la germination, où le sol est apparemment très aéré ($Eh = +300$ mV), au tallage, où il est encore relativement oxydant (Eh de $+100$ à -25 mV), et en fin de cycle où il devient très réducteur ($Eh < -150$ mV) alors qu'il est couramment admis que les processus microbiens impliqués sont actifs essentiellement dans les horizons profonds et très réducteurs.

Ce résultat a été confirmé *in situ*, dans ce sol de Tilène 3, et dans d'autres sols pédologiquement voisins du Delta du fleuve Sénégal, pendant l'hivernage 1981 (JACQ en préparation). Des engorgements précoces, par suite de fortes pluies en début de cycle végétatif, ou importants en fin de cycle, à cause

d'un drainage insuffisant, ont provoqué des accidents culturaux, plus graves, mais survenant aux mêmes stades de la vie du riz, que ceux constatés pendant notre expérimentation en microparcelles.

Conclusions générales

Les conditions culturales (calendrier des opérations, apports d'engrais) et les paramètres mesurés : météorologiques (température, ensoleillement), biologiques (ombrages portés, teneurs en CO_2), ou physico-chimiques (oxygène dissous, Na^+ , potentiel redox, pH) sont proches de ceux d'une vraie rizière, à trois exceptions près : (1) l'eau d'irrigation est une eau de ville, dont certaines propriétés physico-chimiques telles que les teneurs en O_2 , en sels, peuvent être différentes de celles des eaux plus oxygénées *apportées par des canaux* « à ciel ouvert »; (2) le contrôle volumétrique de cette eau a été réalisé avec plus de rigueur qu'il ne l'aurait été au champ; (3) un « effet de bordure » dû aux faibles surfaces d'essai.

Cette étude montre clairement qu'il existe dans la rizière deux zones « biologiques » différentes, qui se superposent : (1) l'eau de submersion, et les horizons superficiels, constituent des biotopes aérés; (2) la spermosphère, la rhizosphère et le sol profond sont des biotopes qui deviennent progressivement réducteurs. On pourrait inclure également un troisième biotope constitué par l'interface « anaérobie de fin de cycle », qu'il sera nécessaire de mieux étudier ultérieurement.

Dans la zone superficielle, la dynamique des populations algales est fonction d'un grand nombre de variables, que l'on peut classer ainsi, dans un ordre d'importance décroissante : (1) deux variables biotiques : le stade de croissance du riz, et l'ombrage porté par les parties aériennes, influent sur la succession qualitative et quantitative des populations; (2) une variable météorologique, la violence des pluies, perturbe le développement de toute la microflore algale; (3) les pratiques culturales, et en particulier l'apport d'azote par les engrais, favorisent les chlorophycées et les diatomées, et, suivant le mode d'application, les cyano-bactéries fixatrices d'azote ou les cyanobactéries homocystées; (4) enfin, quelques caractéristiques physico-chimiques de l'eau de submersion, pH et oxygène dissous, ont une influence en fin de culture.

Dans la zone profonde, seuls interviennent, sur le cycle du soufre, les variables suivantes : (1) une variable biotique : l'âge de la plante; (2) une pratique culturale, l'apport d'engrais; dans le cas des bactéries du cycle du soufre, il est évident que c'est l'apport de soufre élémentaire, par la pellicule externe du

« Sulfur Coated Urea » qui est en cause; (3) mais la variable principale est une caractéristique physico-chimique, le potentiel redox qui commande directement l'activité de toutes les bactéries anaérobies strictes (sulfato- et sulfo-réductrices) ou facultatives (*Thiobacillus denitrificans*). Pendant la première moitié du cycle cultural, les deux microsites sous le contrôle de la plante, la spermosphère, puis la rhizo-

sphère, sont plus anaérobies que le sol qui les entoure; à partir de la floraison, tout le sol profond, et plus encore la rhizosphère, deviennent fortement anaérobies, ce qui explique l'accumulation maximale de sulfures à ce stade.

Manuscrit reçu au Service des Éditions le 13 septembre 1982

BIBLIOGRAPHIE

- ARMSTRONG (W.), 1969. — Rhizosphere oxidation in rice : an analysis of intervarietal difference in oxygen flux from the roots. *Physiol. Plant.*, 22 : 296-303.
- BALDENSPERGER (J. F.), 1981. — Short-term variations of microbiological and physicochemical parameters in submersion water over a rice field. *Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur)*, 132 B : 101-122.
- CHAUDHRY (I. A.) and CORNFIELD (A. H.), 1966. — Determination of sulphide in waterlogged soils. *Plant Soil*, 25 : 474-479.
- DEIBNER (L.) et MOURGUES (J.), 1967. — Étude des facteurs responsables de la rapidité de réponse et de la sensibilité des électrodes de platine. *Chimie Analytique*, 49 (5) : 258-274.
- GOTOH (S.) and YAMASHITA (K.), 1966. — Oxidation-reduction potential of a paddy-soil *in situ* with special reference to the production of ferrous iron, manganous manganese and sulfide. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 12 : 24-32.
- HOLLIS (J. P.), ALLAM (A. I.), PITTS (G.), JOSHI (M. M.) and IBRAHIM (I. K. A.), 1975. — Sulfide diseases of rice on iron-excess soils. *Acta Phytopathol. Acad. Sci. Hung.*, 10 : 329-341.
- INADA (K.), 1965. — Bronzing disease of rice plant in Ceylan. II. Cause of the occurrence of bronzing. *Nippon Sakumotsu Gakkai Kiji*, 33 : 315-323.
- JACQ (V. A.), 1973. — Biological sulphate-reduction in the spermosphère and the rhizosphère of rice in some acid sulphate soils of Senegal. Proc. Int. Symp. Acid Sulphate Soils, Wageningen 1972 (H. Dost, ed.). Published by I.L.R.I., 18 (2) : 82-98.
- JACQ (V.), 1977. — Sensibilité du riz aux sulfures d'origine microbienne. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol.*, vol. XI, n° 2 : 97-99.
- JACQ (V. A.), 1978. — Utilisation du Sulfur Coated Urea en rizière et production de sulfures toxiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol.*, vol. XIII, n° 2 : 133-136.
- JACQ (V. A.), 1980. — Biological sulphur cycle in paddy fields : populations of microorganisms (sulphate- and sulphur-reducing bacteria, sulpho-oxidizers) in the spermosphère and rhizosphère of rice, and resulting accumulation of toxic sulphides. 2nd Intern. Symp. Microbial Ecology. Univ. Warwick, Coventry (G. B.), Sept. 80.
- JACQ (V. A.) et ROGER (P. A.), 1978. — Évaluation des risques de sulfato-réduction en rizière par un critère microbiologique mesurable *in situ*. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol.*, vol. XIII, n° 2 : 137-142.
- LOYER (J. Y.) et ZOGBI (R.), 1980. — Réalisation d'une centrale de mesure et d'enregistrement automatique de certains paramètres du sol. *Doc. multigr. O.R.S.T.O.M. Centre de Dakar-Hann*, 25 pp.
- MIKKELSEN (D. S.), DE DATTA (S. K.) and OBCEMA (W. N.), 1978. — Ammonia volatilization losses from flooded rice soils. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, 42 : 725-730.
- MOURARET (M.), 1972. — Étude biologique des eaux dans quelques cours d'eaux du Cameroun et du Gabon. *Doc. multigr. O.R.S.T.O.M. Centre de Dakar-Hann*, 9 pp.
- MOURARET (M.) and BALDENSPERGER (J. F.), 1977. — Use of membrane filters for the enumeration of autotrophic *Thiobacilli*. *Microbial Ecology*, 3 : 345-359.
- PARK (Y. D.) and TANAKA (A.), 1968. — Studies of the rice plant on an « Akiuchi » soil in Korea. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 14 : 27-34.
- PATRICK (W. H. Jr) and DELAUNE (R. D.), 1972. — Characterization of the oxidized and reduced zones in flooded soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 36 : 573-576.

- PONNAMPERUMA (F. N.), 1955. — The chemistry of submerged soils in relation to the growth and yield of rice. Thesis Cornell, 208 pp.
- PONNAMPERUMA (F. N.), 1972. — The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy*, 24 : 29-96.
- REYNAUD (P.) et ROGER (P.), 1977. — Milieux sélectifs pour la numération des algues eucaryotes, procaryotes et fixatrices d'azote. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 14 (3) : 421-428.
- ROGER (P.) et REYNAUD (P.), 1977. — La biomasse algale dans les rizières du Sénégal : importance relative des Cyanophycées fixatrices de N₂. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 14 (4) : 519-530.
- ROGER (P. A.) and REYNAUD (P. A.), 1979. — Ecology of Blue Green Algae in rice fields. In « *Nitrogen and Rice* » IRRI. Los Baños, Philippines : 289-309.
- SAVANT (N. K.) and ELLIS (R. Jr.), 1964. — Changes in redox potential and phosphorus availability in submerged soils. *Soil Sci.*, 98 : 388-394.
- SESHAGIRI RAO (T.), PURNAPRAGNACHAR (H.) and HADIMANI (A. S.), 1969. — Effect of soil salinity on the germination of paddy varieties. *J. Indian Soc. Soil Science*, 17 (4) : 431-435.
- SHAPIRO (J.), 1973. — Blue-green Algae : why they become dominant. *Science*, 179 : 382-389.
- TAKAI (Y.) and KAMURA (T.), 1969. — The mechanism of reduction in waterlogged paddy soil. *Folia Microbiol.*, 11 : 304-313.
- TAKIJIMA (Y.), 1965. — Studies on the mechanism of root damage of rice plant in the peat paddy fields. 2. Status of roots in the rhizosphere and the occurrence of root damage. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 11 : 204-211.
- TANAKA (A.), MULLERIYAMA (R. P.) and YASU (T.), 1968. — Possibility of hydrogen sulfide induced iron toxicity of the rice plant. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 14 : 1-6.
- TRAORÉ (S. A.), 1978. — Contribution à l'étude *in situ* des bactéries sulfo-réductrices dans quelques sols tropicaux. *Doc. multigr.* O.R.S.T.O.M. Centre de Dakar-Hann, 36 pp.
- VAQUER (A.), 1981. — Recherches écologiques sur les milieux aquatiques temporaires peu profonds. Structure et productivité du phytoplancton et des peuplements de characées dans les rizières de Camargue. Thèse d'État. Fac. de Montpellier, 258 pp.
- WATANABE (I.) and FURUSAKA (C.), 1980. — Microbial Ecology of flooded rice soils. In : « *Advances in Microbial Ecology* ». (M. ALEXANDER ed.). Plenum publ. Corp. New York, 4 : 125-168.
- WHITFORD (L. A.), 1960. — Ecological distribution of fresh water algae. In : « *The Ecology of Algae* ». Pymatuning Symp. 1959, Edwards Bros. Publ. : 2-10
- ZOBELL (C. E.), 1946. — Studies on redox potential of marine sediments. *Bull. Ass. Petrol. Geologists*, 30 : 477-509.