

**Caractériser la fertilité des sols de rizières par une mesure à l'interface des métabolismes azoté et carboné de la plante : théorie, méthode et applications.**

Rémi Gaudin

► **To cite this version:**

Rémi Gaudin. Caractériser la fertilité des sols de rizières par une mesure à l'interface des métabolismes azoté et carboné de la plante : théorie, méthode et applications.. 1991. <ird-00838083>

**HAL Id: ird-00838083**

**<http://hal.ird.fr/ird-00838083>**

Submitted on 24 Jun 2013

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## Caractériser la fertilité des sols de rizière par une mesure à l'interface des métabolismes carboné et azoté de la plante : théorie, méthode et applications

R. GAUDIN<sup>1</sup>

**Résumé** — Chez le riz irrigué, plusieurs conditions rendent possible l'étude de l'assimilation de l'ammoniaque à partir d'un simple suivi de la concentration en ammoniaque de la solution du sol. Ces conditions tiennent au sol, à la plante et notamment à son métabolisme de l'azote ; elles se conjuguent favorablement dans le cas de la fertilisation avec les supergranules d'urée. Les régulations mises en oeuvre à l'interface des métabolismes carboné et azoté de la plante laissent alors leur marque dans la cinétique de disparition de l'ammoniaque dérivant du supergranule. Cette marque est un mécanisme du premier ordre dont la constante de vitesse est directement liée à la capacité métabolique de la plante et notamment à son activité photosynthétique. Sa mesure au champ offre donc un moyen de caractériser la fertilité de la rizière. Du point de vue du fonctionnement du système racinaire, l'observation du mécanisme du premier ordre va de pair avec la notion de division du travail entre quelques racines assimilatrices et les autres racines exploratrices.

**Mots-clés** : assimilation de l'ammoniaque, fertilité des sols, *Oryza* sp., supergranule d'urée, Madagascar.

### Introduction

En riziculture irriguée, le placement profond de supergranules d'urée est la technique la plus fiable qui mette l'azote à l'abri des processus de perte (entraînement superficiel, volatilisation ammoniacale, nitrification-dénitrification) (DE DATTA, 1981). En outre, pour une localisation effective de l'urée dans la couche anaérobie du sol, cette géométrie ponctuelle assure, comparativement à une géométrie plane, une meilleure utilisation de l'azote de l'engrais par les parties aériennes de la plante (CAO *et al.*, 1984).

Après avoir précisé par des essais marqués au champ l'efficacité de cette pratique (DUPUY *et al.*, 1990 *a* et *b*), le Laboratoire des radioisotopes de Tananarive s'est intéressé plus particulièrement à la mise en évidence des mécanismes qui expliqueraient l'action des supergranules. Trois phases ont constitué ce programme de recherche :

- une phase d'approche qui a conduit à étudier le phénomène de diffusion de l'azote à partir de l'engrais et à tester l'emploi d'un petit préleveur

de solution du sol pour suivre l'assimilation de l'azote ammoniacal au voisinage du point d'apport du supergranule ;

- des essais dans le bas-fond rizicole d'Ambohitra-koho (hauts plateaux de Madagascar), qui ont permis d'observer que la vitesse d'assimilation de l'ammoniaque variait en fonction du site étudié et/ou du niveau de fertilisation PK ; une constante de vitesse caractérise le système riz-supergranule puisque la cinétique de disparition de l'ammoniaque fait ressortir un mécanisme du premier ordre ;

- une troisième phase d'approfondissement sur les implications physiologiques de ce mécanisme, tant du point de vue de la régulation de l'assimilation que de celui du fonctionnement du système racinaire.

Le présent article se veut une synthèse des résultats acquis sur le fonctionnement du système riz irrigué, supergranule d'urée, préleveur de solution du sol. Une mise à jour préalable des connais-

<sup>1</sup> Faculté des sciences, Département de biologie, BP 243, Niamey, Niger.

sances relatives à la biochimie de l'assimilation de l'ammoniaque dans les racines du riz a semblé judicieuse car elle permet de mettre en ordre les multiples données relatives au système et d'en proposer une interprétation unitaire. Nous évoquerons ensuite les applications potentielles.

## L'assimilation de l'ammoniaque

### LecycleGS-GOGAT

Ce cycle est la seule voie d'assimilation de l'azote ammoniacal chez les végétaux supérieurs. Il tire son nom des deux enzymes impliquées : la glutamine synthétase (GS) et la glutamine-oxo-glutarate-amino-transférase (GOGAT). C'est la découverte de cette dernière par LEA et MIFLIN (1974) qui a conduit à envisager le rôle primordial du couplage des réactions catalysées par les deux enzymes. Dans le cycle réactionnel, deux acides aminés à cinq atomes de carbone interviennent : le glutamate, avec un groupement amine ( $\text{CH-NH}_2$ ) et la glutamine, avec un groupement amine et un groupement amide ( $\text{CO-NH}_2$ ). Le glutamate sert d'accepteur à l'ammoniac  $\text{NH}_3$  et la glutamine est ainsi formée par la GS. C'est donc le groupement amide qui est le produit premier de l'assimilation : il apparaît le plus marqué dans des expériences isotopiques de courte durée (YONEYAMA et KUMAZAWA, 1974 ; ARIMA et KUMAZAWA, 1977). Ce groupement amide est ensuite transféré sur l'oxo-glutarate par la GOGAT, ce qui conduit à la formation de deux molécules de glutamate. L'oxo-glutarate est un produit intermédiaire du cycle de Krebs.

Le bouclage du cycle GS-GOGAT peut en conséquence s'effectuer de deux façons :

- par la sortie d'une des deux molécules de glutamate (figure 1a) ;
- par la sortie d'une molécule de glutamine lorsque la seconde molécule de glutamate formée lors de la réaction catalysée par la GOGAT réagit aussi avec  $\text{NH}_3$  (figure 1b).

Les acides aminés formés, glutamate ou glutamine, peuvent être utilisés tels quels pour les biosynthèses protéiques, soit directement au niveau de la racine où a lieu la réaction d'assimilation, soit après transport vers les feuilles. De façon plus spécialisée, le glutamate peut également servir de donneur du groupement amine dans des réactions de transamination per-

mettant la synthèse d'autres acides aminés à partir d'acides carboxyliques : exemple de l'aspartate à partir de l'oxalo-acétate, de l'alanine à partir du pyruvate, etc. La glutamine peut de son côté servir de donneur du groupement amide pour la synthèse de l'asparagine, participer à l'élaboration du tryptophane et de l'histidine ; cette glutamine est surtout la voie d'accès à la biosynthèse des nucléotides et donc des acides nucléiques. Un autre aspect important du devenir de la glutamine est son éventuel stockage vacuolaire.

Le cycle GS-GOGAT constitue donc bien le carrefour essentiel, l'interface, la plaque tournante des métabolismes carboné et azoté de la plante.

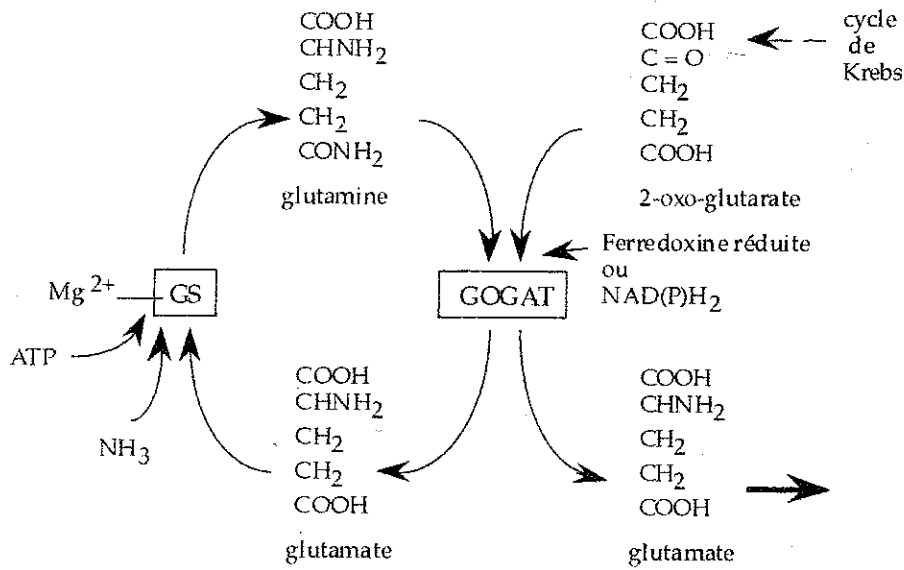
### La voie GDH

L'existence des deux modes de sortie du cycle GS-GOGAT (glutamine et glutamate) a longtemps été considérée comme un phénomène de peu d'importance. La cause en est que beaucoup de travaux de recherche uniquement axés sur des mesures d'activité enzymatique ont donné crédit à l'idée que lorsque la plante est mise en présence de fortes concentrations en ammoniaque elle assimilerait  $\text{NH}_4^+$  par une voie rapide qui serait celle de la glutamate déshydrogénase (GDH). Cette enzyme aurait assuré une amination directe de l'oxo-glutarate en provenance du cycle de Krebs (GIVAN, 1979). Cette idée, mise en doute par MARSCHNER (1986) dans son ouvrage sur la nutrition minérale des plantes, a été finalement abandonnée car elle est contradictoire avec le marquage premier de la glutamine observé quelles que soient les conditions d'offre en ammoniaque ( $^{15}\text{N}$ ) (JOY, 1988). Des expériences récentes permettent d'avancer que la principale fonction de la GDH est déaminatrice et qu'elle est régulée par un déficit en carbone (ROBINSON *et al.*, 1991).

### Localisation et capacité des enzymes GS et GOGAT

Le fonctionnement du cycle d'assimilation dépend des capacités enzymatiques de GS et GOGAT, c'est-à-dire de leurs activités maximales et de leur localisation cellulaire. En ce qui concerne le premier point, la capacité GS est beaucoup plus élevée que la capacité GOGAT (SUZUKI et GADAL, 1984), ce qui amène la plante à jouer sur la

1a



1b

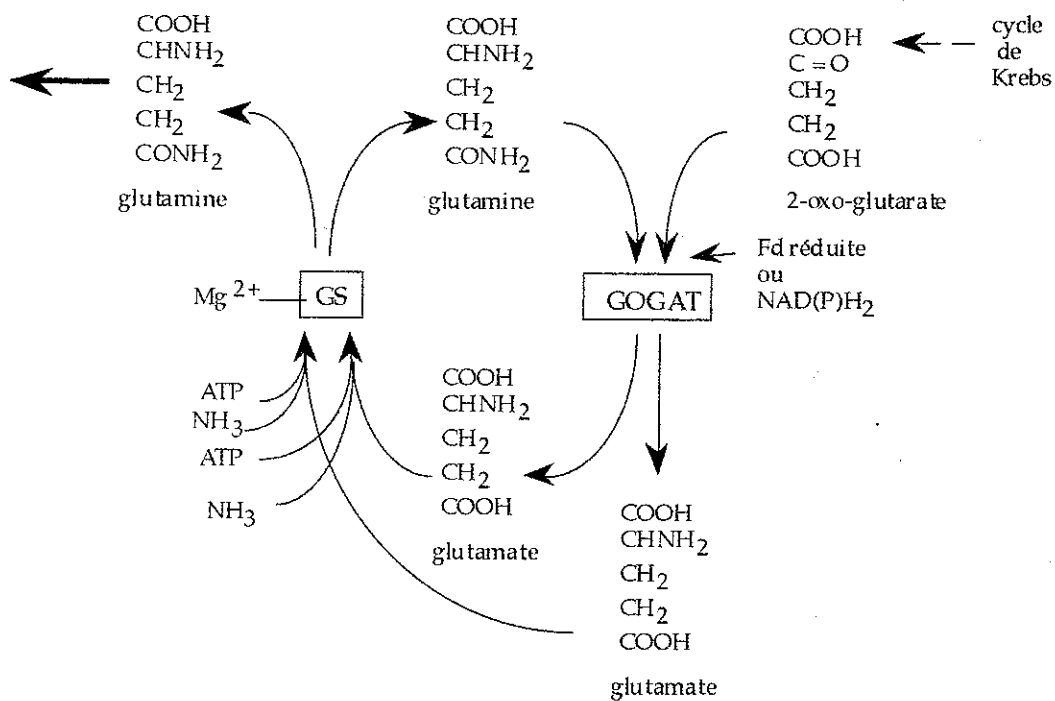


Figure 1. Le cycle GS-GOGAT permet l'assimilation de l'ammoniaque par l'intégration d'une (a) ou de deux (b) molécules d'ammoniac par tour de cycle

glutamine pour faire face à une offre importante en ammoniacque externe. Cela va de pair avec la localisation des enzymes. La GS cytoplasmique (HIREL et GADAL, 1980) est placée dans une situation favorable à l'interception de toute l'ammoniacque absorbée ; son substrat étant l'ammoniac  $\text{NH}_3$  (GASS et MEISTER, 1970), l'hydronium sera excrété pour préserver l'électroneutralité de la cellule. La glutamine —produit de la réaction— sera utilisée dans les synthèses, exportée de la cellule, stockée dans la vacuole ou dirigée vers les plastes. La GOGAT localisée dans ce dernier compartiment permet d'assurer la deuxième partie du cycle d'assimilation. Etant de capacité inférieure à la GS, le glutamate produit qui sort des plastes est tout de suite repris par la GS en cas d'offre importante en ammoniacque.

#### Le rôle de la PEPC

L'activité de la GOGAT est dans la pratique limitée par la disponibilité en oxo-glutarate ou en cofacteur réduit (ferredoxine réduite). Un processus permet d'augmenter la disponibilité en oxo-glutarate et ainsi de réguler le flux d'entrée du squelette carboné dans le cycle GS-GOGAT. Ce processus est la fixation de bicarbonate par la phospho-énol-pyruvate carboxylase (PEPC). Cette enzyme est particulièrement active dans les racines de plante en alimentation ammoniacale (POPP et SUMMONS, 1983 ; ARNOZIS *et al.*, 1988). Lorsque la fixation joue à plein, elle permet théoriquement l'utilisation de tous les atomes de carbone du saccharose (produit de la photosynthèse) pour la synthèse du glutamate ou de la glutamine : c'est la voie anaplerotique du cycle de Krebs qui a pour fonction de remplacer automatiquement l'oxo-glutarate ayant réagi. A des niveaux intermédiaires de fixation, le saccharose sert ou bien de substrat à oxyder (glycolyse puis cycle de Krebs), ou bien donne le squelette carboné (oxo-glutarate) nécessaire au métabolisme azoté.

Des études récentes montrent qu'un bon indicateur de l'activité fixatrice de la PEPC est le rapport glutamine/glutamate (SCHULLER *et al.*, 1990 ; VANLERBERGHE *et al.*, 1990). Ainsi la production différentielle de glutamine qui caractérise un cycle GS-GOGAT, à un haut mais toutefois limité niveau de fonctionnement, permet-elle de modifier ce niveau en augmentant l'entrée du squelette carboné. La fixation biologique du bicarbonate joue

donc en quelque sorte à la façon d'un shunt réglable, afin d'orienter à la demande (ammoniacque externe) le flux des photosynthétats de la fonction énergétique (respiration) vers la fonction aminosynthétique (figure 2).

#### Méthode

##### Principe

Des particularités liées à la chimie du sol, à la physiologie du riz et à la forme sous laquelle l'azote est apporté concourent à transformer cette propriété de régulation en phénomène accessible de l'extérieur de la plante.

En ce qui concerne le sol, le facteur le plus important est l'anaérobiose qui règne en profondeur dans la rizière : l'anoxie favorise l'ammonification et gêne la nitrification. La plante est donc confrontée à une alimentation ammoniacale quasi exclusive.

Le placement profond d'urée permet de conserver cette caractéristique mais donne aussi naissance à une hétérogénéité de substrat (ammoniacque) que la plante va gérer au mieux. Ceci implique notamment un retard dans la prise d'ammoniacque si l'alcalinisation du sol induite par l'hydrolyse de l'urée est trop importante. En effet, à des pH dépassant 8, la proportion de base faible  $\text{NH}_3$  est telle que celle-ci passerait librement à l'intérieur de toute racine située à proximité (JACOBS, 1940 ; WARREN, 1962) : si ce mécanisme jouait pleinement, la plante ne pourrait plus réguler son pH ou ne parviendrait pas à se débarrasser assez vite de l'ammoniacque accumulée dans la racine plus acide (pH cytoplasmique = 7,25).

La prise de l'ammoniacque dérivant d'un placement ponctuel d'urée intervient donc d'abord à la périphérie de la zone de diffusion de l'azote ; elle intervient ensuite dans la zone centrale (SAVANT *et al.*, 1983 ; GAUDIN, 1987, 1988). C'est dans cette phase finale qu'est observé le mécanisme du premier ordre (GAUDIN *et al.*, 1987 ; GAUDIN, 1991) qui semble traduire directement l'adaptation à une offre variable en ammoniacque.

En effet, ce mécanisme prend place dans un cadre particulier où la plante est le facteur déterminant de l'évolution de l'offre. Ces conditions ne sont pas

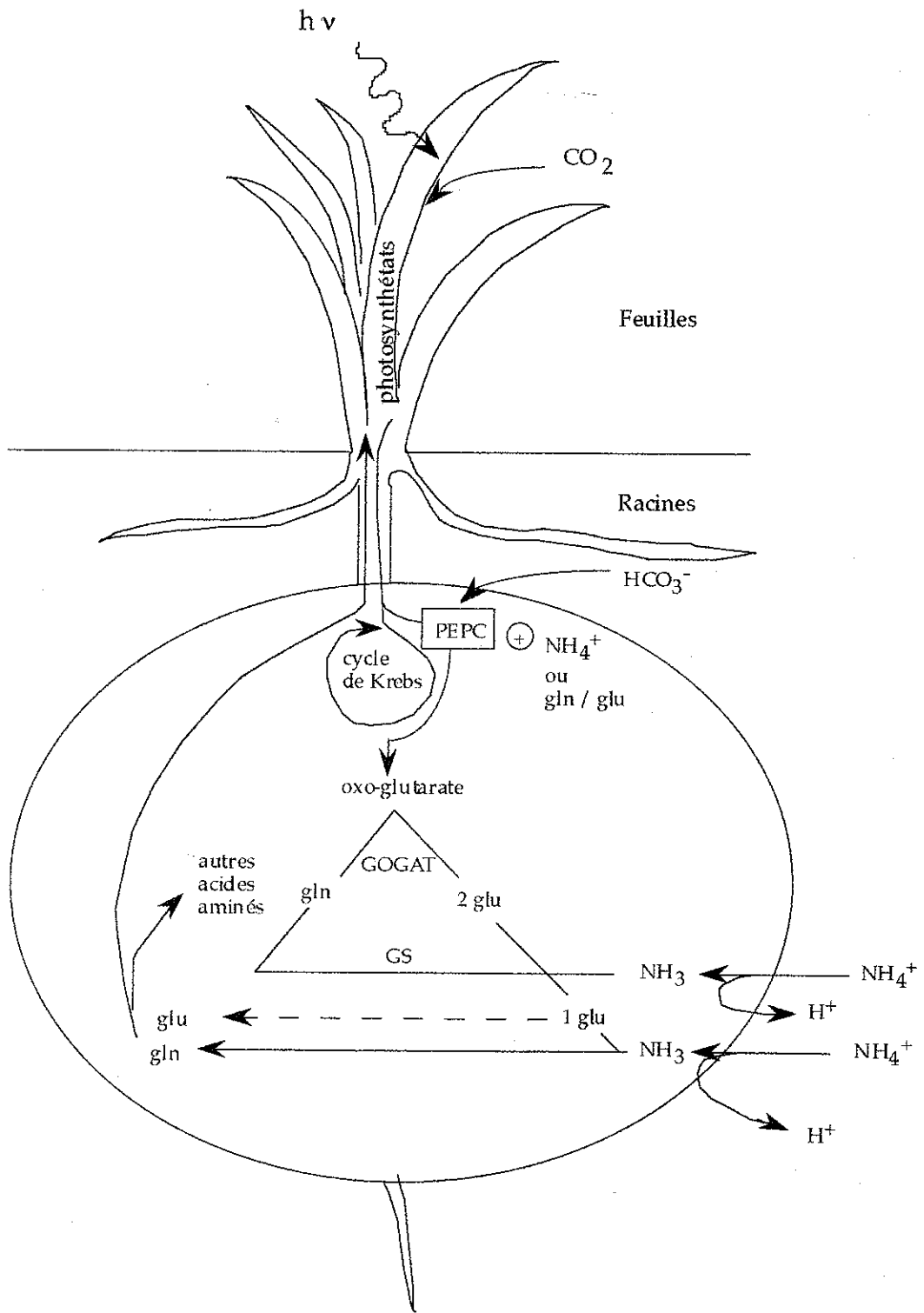


Figure 2. Le cycle GS-GOGAT à l'interface des métabolismes carboné et azoté chez la racine de riz en alimentation ammoniacale (PEPC = phospho-énoil-pyruvate-carboxylase ; glu = glutamate ; gln = glutamine)

par exemple remplies au champ en présence de fumier, puisque l'ammonification de la matière organique empêche la maîtrise de l'offre ; elles ne sont pas remplies non plus dans des expériences classiques de physiologie végétale où la plante pousse sur solution nutritive à concentration en ammoniacque bien définie. Le système, composé du plant de riz (ou d'un nombre limité de touffes de riz) et de la source ponctuelle et instantanée d'urée apportée profondément, constitue en fait un système isolé du point de vue de l'économie de l'ammoniacque.

#### Description du dispositif

Le dispositif consiste en une petite bougie en céramique poreuse placée au contact d'un supergranule d'urée de 2 g, le tout enfoui à 10 cm de profondeur entre quatre touffes de riz repiquées selon une géométrie 20 cm sur 20 cm. La bougie est de forme cylindrique (longueur : 10 à 15 mm ; diamètre : 13 mm) et présente au supergranule un embout plat d'une épaisseur de 2 mm. Le supergranule est constitué d'urée compacté ; son diamètre est de 14 mm.

Une dépression de 0,8 bar appliquée à la bougie permet de prélever la solution du sol. Cette opération, effectuée grâce à une pompe à vide manuelle, est répétée une dizaine de fois au long du cycle. La solution est récupérée dans un flacon à pénicilline. Le volume recueilli, quelques millilitres, correspond aux besoins de dosage.

La solution est analysée en ammoniacque par la méthode du bleu d'indophénol (BURDIN et EGOUMEDINES, 1973 ; SCHEINER, 1976). Le nitrate et le pH sont éventuellement mesurés.

L'évolution de la concentration en ammoniacque est comparée à une situation de référence définie par un apport de supergranules en sol nu et décrite par un modèle de la diffusion de l'ammoniacque à partir de l'engrais (GAUDIN, 1987). La concentration en ammoniacque reste relativement uniforme (à 10 % près) dans le petit volume de sol touché par le prélèvement.

#### Le mécanisme de premier ordre et les approches complémentaires de l'effet supergranule d'urée

Le mécanisme du premier ordre se présente sous la forme d'une droite dans la représentation graphique du logarithme de la concentration en ammoniacque en fonction du temps (figure 3).

L'analyse de ce mécanisme en termes de régulation de l'assimilation de l'ammoniacque apparaît difficilement contournable lorsqu'on tient compte des résultats obtenus par d'autres approches de l'effet supergranule d'urée, avec, dans le meilleur des cas, confrontation avec les données du dispositif de prélèvement.

La première approche est un suivi de l'assimilation de CO<sub>2</sub> chez des plants de riz fertilisés par supergranules ; il indique que la photosynthèse est maximale de 40 jours à 60 jours après repiquage et qu'elle varie peu durant cette période (INGRAM *et al.*, 1991). Une photosynthèse variable ne peut donc expliquer le mécanisme du premier ordre car celui-ci est généralement observé entre 40-45 jours et 55-65 jours ; le partage des photosynthétats entre les fonctions énergétique et aminosynthétique, en revanche, s'y accorde bien.

La seconde approche concerne l'enracinement à proximité du point d'apport du supergranule (SAVANT et STANGEL, 1990) : si elle confirme que les racines évitent la zone centrale toxique (à cause du NH<sub>3</sub>) jusqu'à quatre semaines (voire cinq) après repiquage, elle ne montre pas ensuite de développement racinaire plus prononcé dans cette zone ; seules quelques racines l'investissent et il semble que celles-ci assurent exclusivement une fonction assimilatrice aux dépens de leur fonction exploratrice naturelle. Ce résultat, qui s'oppose aux observations de PASSIOURA et WETSELAAR (1972) en sol sec, accrédite l'idée que la racine de riz profite du phénomène de diffusion qui lui amène l'ammoniacque ; en effet, cette diffusion intervient beaucoup plus vite dans un sol saturé d'eau. Dans le cadre de cette interprétation qui a notre préférence, en présence de grosses quantités d'ammoniacque comme celles dérivant d'un placement profond de supergranules d'urée, quelques racines fonctionneraient à la façon d'un réacteur biochimique transformant les photosynthétats en glutamine (ou glutamate).

Cette idée séduisante s'accorde bien aux résultats de DUPUY *et al.* (1990 c) relatifs à la cinétique de marquage des parties aériennes de plants de riz fertilisés par des supergranules enrichis en <sup>15</sup>N. Cette expérience menée en plein champ démontre que la migration de l'azote de l'engrais des racines vers les feuilles intervient principalement du 35<sup>e</sup> jour au 60<sup>e</sup> jour après repiquage et apport du supergranule. L'emploi de la sonde décrite ci-dessus a

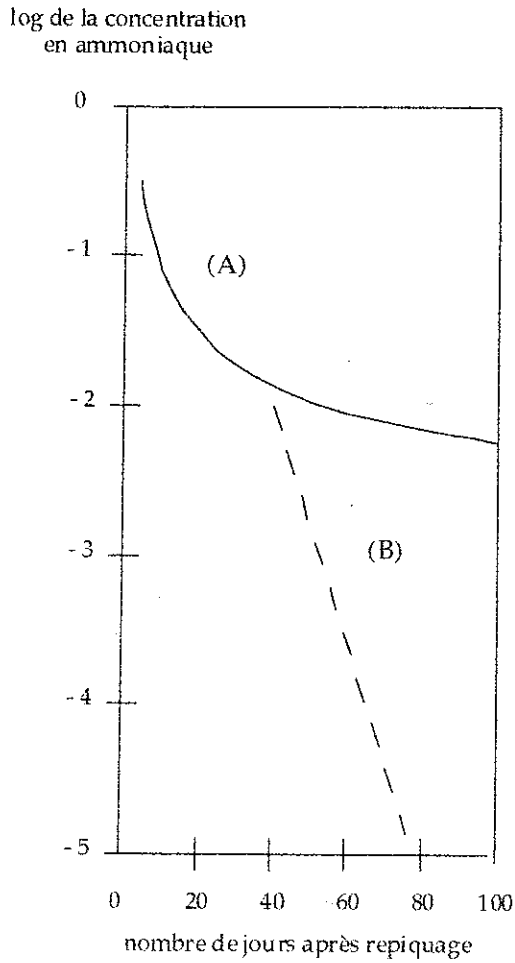


Figure 3. Evolution du logarithme de la concentration en ammoniacque de la solution du sol dans le site de placement d'un supergranule d'urée de 2 g.

- A. Courbe théorique de diffusion en l'absence de plante
- B. Courbe expérimentale en présence de plante : l'assimilation de l'ammoniacque apparaît comme un phénomène du premier ordre.

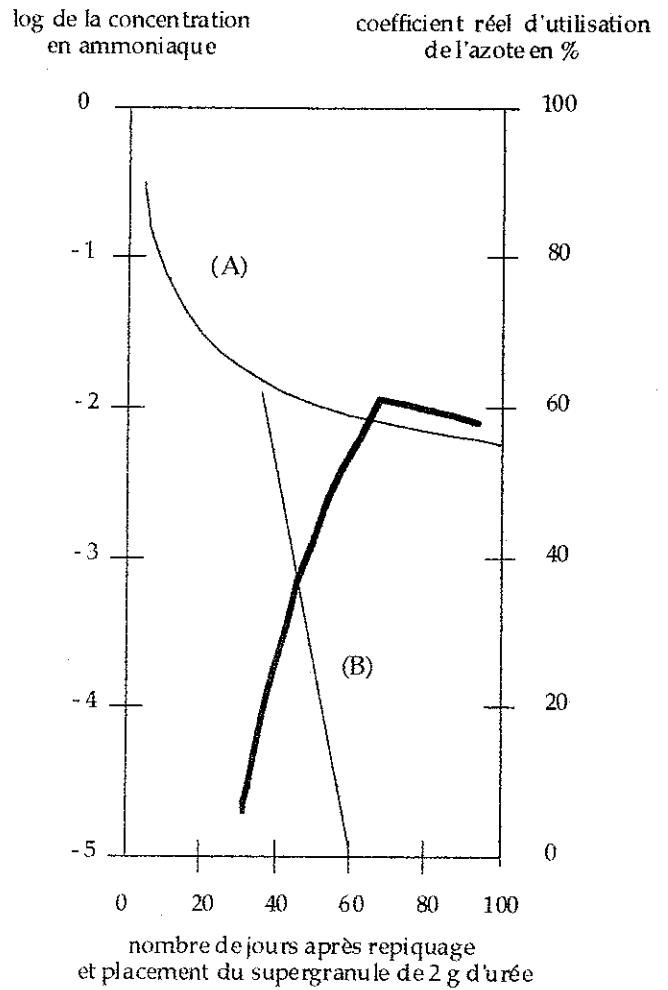


Figure 4. Comparaison des cinétiques de marquage des parties aériennes de la plante (CRU à droite) et de disparition de l'ammoniacque au point d'apport du supergranule (à gauche)

La pente (B) est plus élevée que sur la figure 3 ; le rendement en paddy est également plus élevé.



permis de dater le prélèvement de l'ammoniaque par la plante : au point d'apport du supergranule, il a lieu entre le 40<sup>e</sup> et le 55<sup>e</sup> jour (figure 4). L'assimilation de l'ammoniaque est donc un phénomène de grande vitesse et le produit de l'assimilation (de façon très vraisemblable, essentiellement de la glutamine ; LORENZ, 1975) est rapidement transporté vers les feuilles. L'épuisement précoce du sol au point d'apport du supergranule (60 j) semble de plus entraîner un redéploiement du système racinaire, nécessitant une remobilisation de l'azote organique visible à travers la baisse du coefficient réel d'utilisation en fin de cycle (DUPUY *et al.*, 1990 c).

#### Résultats obtenus dans le bas-fond d'Ambohitrakoho

Les expérimentations menées dans ce bas-fond permettent de distinguer deux situations (figure 5) :

- celle obtenue dans le bas-fond proprement dit au cours de l'année à précipitations cycloniques 1986-1987, caractérisée par une faible constante de vitesse du système riz-supergranule (0,10 par jour) associée à des rendements non significativement différents du témoin (2 t. ha<sup>-1</sup>) ;

- celle observée chaque année dans la plaine jouxtant le bas-fond : dans ces sols argileux tachetés, la constante de vitesse avoisine 0,20 par jour (figures 3 et 5) à des niveaux modestes de fertilisation PK (90-45) ; le rendement est correct (4 à 5 t. ha<sup>-1</sup>) et s'écarte significativement de celui des parcelles témoins (2,5 t. ha<sup>-1</sup>).

La réponse aux fertilisants est donc discriminante. Dans le premier cas, l'azote apparaît mal utilisé par les parties aériennes de la plante puisque le rendement est faible ; il est toutefois assimilé, mais trop lentement pour être efficace. L'azote, comme oublié dans les racines, sera éventuellement disponible l'année suivante (au moins partiellement) si le sol peut s'assécher durant l'intersaison (cas de 1987-1988).

Dans le second cas, l'azote est intégralement utilisé et son efficacité peut même être améliorée par une fertilisation PK plus poussée (figure 5). La constante d'assimilation se situe alors dans une plage de proportionnalité avec le rendement.

Cette relation, niveau de fertilisation PK-constante de vitesse d'assimilation-rendement, est

conforme au rôle respectif des deux éléments : P, énergétique ; K, osmotique. Le niveau de P étant un facteur essentiel de l'activité photosynthétique de la plante, il est tout-à-fait logique que le même niveau apparaisse déterminant dans la constante d'assimilation. En effet, une plante produisant plus de photosynthétats pourra métaboliser plus rapidement la même quantité d'ammoniaque externe (ici, dérivant du supergranule) ; la régulation par l'ammoniaque apparaîtra en conséquence plus vive puisque la concentration en ammoniaque chute plus rapidement. Autrement dit, pour une concentration en ammoniaque donnée, le pourcentage de photosynthétats allant à l' amino-synthèse est vraisemblablement le même quelle que soit la fertilité du sol mais la quantité de photosynthétats affectée à cette fonction varie avec le niveau de fertilisation PK (au moins dans la plaine) puisque la photosynthèse globale en dépend.

#### Conclusion : applications

L'intérêt du processus du premier ordre est de rendre quantifiable l'influence de la fertilisation ou du niveau de fertilité de la rizière sur l'activité physiologique de la plante. Pour cette raison, le dispositif préleveur-supergranule doit être considéré comme une sonde de fertilité. Après avoir contribué à préciser le rôle du phosphore, cette sonde peut aussi servir pour un contrôle bougimétrique de la fertilisation. En effet, lorsque la constante d'assimilation apparaît très élevée (0,30 par jour), un second apport d'azote est d'un intérêt évident : un essai préliminaire a montré que ce second apport pratiqué au même endroit et avant épuisement du sol en azote permettait d'envisager des rendements de 6 t. ha<sup>-1</sup>, voire plus, dans la plaine. Dans les situations défavorables où la constante d'assimilation est beaucoup plus faible, cette mesure représente un critère disponible pour étudier l'évolution à moyen ou long terme de la fertilité des sols. Elle pourrait être associée à des diagnostics foliaires du phosphore en vue de préciser le rôle de cet élément : le besoin de photosynthétats pour l' amino-synthèse étant maximal au moment où l'absorption-assimilation devient visible avec la sonde, cette période est bien sûr privilégiée pour la prise des échantillons de feuilles et leur analyse.

Ces applications agronomiques ne doivent pas cacher l'intérêt fondamental du mécanisme du premier ordre, pour le physiologiste. Notamment,

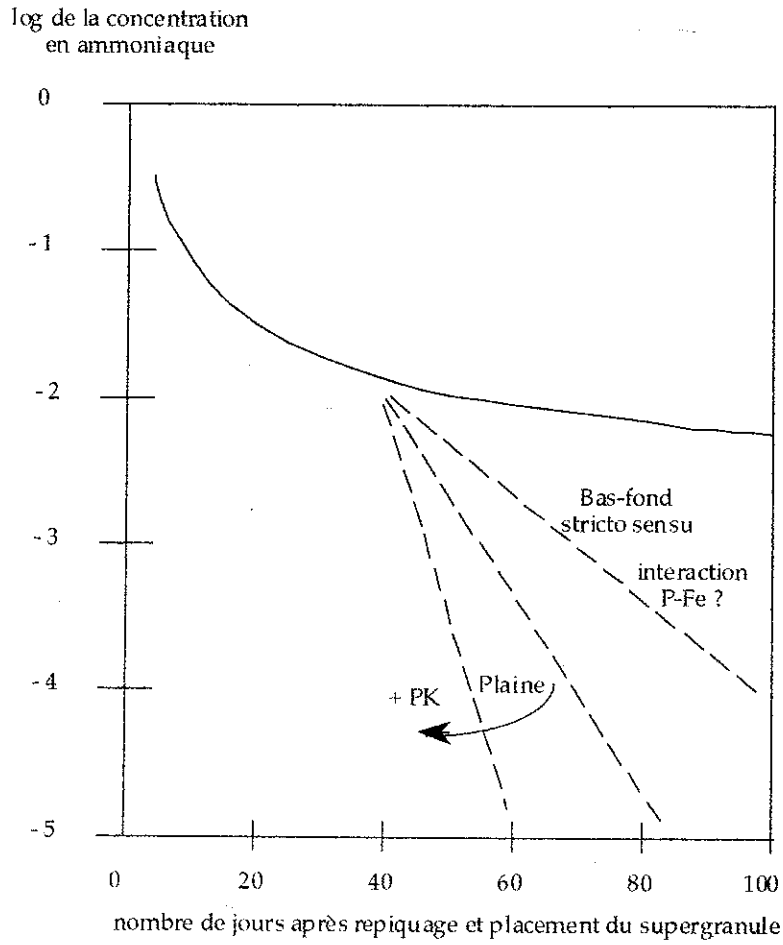


Figure 5. Les deux situations mises en évidence dans le bas-fond d'Ambohitrakoho (hauts plateaux de Madagascar)

la notion de division du travail entre quelques racines (dans un état stationnaire) assimilatrices et les autres racines exploratrices constitue un thème de recherche qui pourrait conduire à de nouvelles stratégies de sélection variétale. Ce large champ d'investigation sera le nôtre dans les années à venir.

**Remerciements.** L'auteur remercie M. le Professeur Pierre GADAL, Laboratoire de physiologie végétale moléculaire, université de Paris-Sud, Orsay, pour les critiques constructives et les encouragements renouvelés qui ont permis d'aboutir à cette synthèse.

### Références bibliographiques

- ARIMA Y., KUMAZAWA K., 1977. Evidence of ammonium assimilation via the glutamine synthetase-glutamate synthase system in rice seedlings roots. *Plant Cell Physiol.*, 18 : 1121-1129.
- ARNOZIS P.A., NELEMANS J.A., FINDENEGG G.R., 1988. Phosphoenolpyruvate carboxylase activity in plants grown with either  $\text{NO}_3^-$  or  $\text{NH}_4^+$  as inorganic nitrogen source. *J. Plant Physiol.*, 132 : 23-27.
- BURDIN S., EGOUMENIDES C., 1973. Détermination de l'azote ammoniacal et nitrique dans les sols et les eaux. Méthodes de dosage automatique. *L'Agron. Trop.*, 28(12) : 1193-1199.
- CAO Z.H., DE DATTA S.K., FILLERY I.R.P., 1984. Nitrogen 15 balance and residual effects of urea N in wetland rice field as affected by deep placement techniques. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 48 : 203-208.
- DE DATTA S.K., 1981. Principles and practices of rice production. New York, John Wiley and Sons, 618 p.
- DUPUY J., D'ONOFRIO G., GAUDIN R., 1990 a. Etude à l'aide d'urée enrichie en N-15 de la fertilisation du riz inondé à Madagascar. I. Comparaison entre supergranules d'urée, perlurée et solution d'urée placés à 1 cm ou 10 cm de profondeur. *L'Agron. Trop.*, 45(1) : 3-10.
- DUPUY J., GAUDIN R., D'ONOFRIO G., 1990 b et c. Etude à l'aide d'urée enrichie en N-15 de la fertilisation azotée du riz inondé. II. Effets d'un apport unique ou de deux apports de supergranules d'urée ou de perlurée au cours de la phase initiale de croissance du riz inondé. III. Cinétique de prélèvement de l'azote apporté sous forme de supergranules d'urée ou de perlurée au repiquage du riz inondé ou 21 jours après. *L'Agron. Trop.*, 45(1) : 11-30.
- GASS J.D., MEISTER A., 1970. Computer analysis of the active site of glutamine synthetase. *Biochemistry*, 9(6) : 1380-1389.
- GAUDIN R., DUPUY J., BOURNAT P., 1987. Suivi du contenu en azote de la solution du sol d'une rizière après placement d'urée. *L'Agron. Trop.*, 42(1) : 13-19.
- GAUDIN R., DUPUY J., RANAIVO J., 1985. Les bougies poreuses, un outil pour suivre  $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_3^-$  en solution dans les sols de rizières. II. Etude expérimentale. *L'Agron. Trop.*, 40(1) : 33-38.
- GAUDIN R., 1987. L'effet supergranule d'urée (SGU) en sols de rizière. Un problème de diffusion avec échange d'ions. Essai de modélisation. Thèse de doctorat, sciences agronomiques, INPL, Nancy, 147 p.
- GAUDIN R., 1988. L'ammoniac  $\text{NH}_3$ , une clé pour comprendre l'efficacité des supergranules d'urée en riziculture irriguée. *L'Agron. Trop.*, 43(1) : 30-36.
- GAUDIN R., 1991. Un dispositif enterré pour caractériser l'alimentation ammoniacale du riz irrigué. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 313, 3 : 221-225.
- GIVAN C.V., 1979. Metabolic detoxification of ammonia in tissues of higher plants. *Phytochemistry*, 18 : 375-382.
- HIREL B., GADAL P., 1980. Glutamine synthetase in rice. A comparative study of the enzymes from roots and leaves. *Plant Physiol.*, 66 : 619-623.
- INGRAM K.T., DINGKUHN M., NOVERO R.P., WIJANGCO E.J., 1991. Growth and  $\text{CO}_2$  assimilation of lowland rice in response to timing and method of N fertilization. *Plant Soil*, 132 : 113-125.
- JACOB M.H., 1940. Some aspects of cell permeability to weak electrolytes. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 8 : 30-39.
- JOY K.W., 1988. Ammonia, glutamine and asparagine : a carbon-nitrogen interface. *Can. J. Bot.*, 66 : 2103-2109.
- LEA P.J., MIFLIN B.J., 1974. An alternative route for nitrogen assimilation in higher plants. *Nature*, 251 : 614-616.
- LORENZ H., 1975. Free amino acids in tomato plants in relation to form and concentration of nitrogen in the rooting medium. *Plant Soil*, 45 : 163-168.
- MARSCHNER H., 1986. Mineral nutrition of higher plants. London, Academic Press, 674 p.
- PASSIOURA J.B., WETSELAAR R., 1972. Consequences of banding nitrogen fertilizers in soil. II. Effects on the growth of wheat roots. *Plant Soil*, 36 : 461-473.
- POPP M., SUMMONS R.E., 1983. Phosphoenolpyruvate carboxylase and amino acid metabolism in roots. *Physiol. Vég.*, 21 : 1083-1089.
- ROBINSON S.A., SLADE A.P., FOX G.G., PHILIPS R., RATCLIFFE G., STEWART G.R., 1991. The role of glutamate dehydrogenase in plant nitrogen metabolism. *Plant Physiol.*, 95 : 509-516.
- SAVANT N.K., CRASWELL E.T., DIAMOND R.B., 1983. Use of urea supergranules for wetland rice : a review. *Fert. News*, 28(8) : 27-35.

Thème III — Physico-chimie et microbiologie des sols. Rhizosphère et physiologie du riz

- SAVANT N.K., STANGEL P.J., 1990. Deep placement of urea supergranules in transplanted rice : principles and practices. *Fertilizer Research*, 25 : 1-83.
- SCHEINER D., 1976. Determination of ammonia and Kjeldahl nitrogen by indophenol method. *Water Research*, 10 : 31-36.
- SCHULLER K.A., PLAXTON W.C., TURPIN D.H., 1990. Regulation of phosphoenolpyruvate carboxylase from the green alga *Selenastrum minutum*. Properties associated with replenishment of tricarboxylic acid cycle intermediates during ammonium assimilation. *Plant Physiol.*, 93 : 1303-1311.
- SUZUKI A., GADAL P., 1984. Glutamate synthase : physicochemical and functional properties of different forms in higher plants and in other organisms. *Physiol. Vég.*, 22 : 471-486.
- VANLERBERGHE G.C., SCHULLER K.A., SMITH R.G., FEIL R., PLAXTON W.C., TURPIN D.H., 1990. Relationship between  $\text{NH}_4^+$  assimilation rate and in vivo phosphoenolpyruvate carboxylase activity. Regulation of anaplerotic carbon flow in the green alga *Selenastrum minutum*. *Plant Physiol.*, 94 : 284-290.
- WARREN K.S., 1962. Ammonia toxicity and pH. *Nature*, 195 : 47-49.
- YONEYAMA T., KUMAZAWA T., 1974. A kinetic study of the assimilation of the N-15 labelled ammonium in rice seedlings roots. *Plant Cell Physiol.*, 15 : 655-661.