

La sulfato-réduction en relation avec l'excrétion racinaire

PAR VINCENT JACQ

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

Résumé. — Une même maladie physiologique des plantes peut affecter, par exemple, le maïs en Tunisie, le riz au Sénégal, les agrumes en Floride. Sont décrits les symptômes de cette maladie, provoquée par une activité anormale des bactéries sulfato-réductrices dans la spermosphère et la rhizosphère, microhabitats où sont exsudés certains substrats utilisables par ces bactéries. L'origine microbienne de la maladie est montrée et sont analysés les facteurs en régissant l'intensité : anaérobiose, teneurs suffisantes en sulfates, pH, teneurs en argiles et en chlorures des sols. Parmi les substrats exsudés par la graine et les racines du riz IR8 sont cités ceux utilisables par les bactéries sulfato-réductrices. Une revue des maladies physiologiques du riz imputables, en partie ou en totalité, à une intoxication par des sulfures est faite, tout comme est citée l'hypothèse que l'accumulation de substances toxiques dans la rhizosphère peut être le fait, dans certains cas, de bactéries non sulfato-réductrices comme *Pseudomonas*.

Mots-clés : Bactéries sulfato-réductrices, maladies de plantes, riz, maïs, spermosphère, rhizosphère, exsudats.

Summary. — A physiological plant disease affects maize in Tunisia, rice in Senegal and citrus in Florida. Symptoms of this disease are given, which are attributable to abnormal activity of sulphate-reducing bacteria in the spermosphere and rhizosphere, where suitable substrates are exuded. Bacterial origin of the disease is proved, and the importance of some physical and chemical soil properties, such as anaerobiosis, sufficient sulphate content, pH, chloride and clay contents, are discussed. IR8 rice exudates are correlated with their suitability to nutrition of sulphate reducers. Physiological diseases of rice, in which sulphide toxicity occurs, are reviewed. It is noted, however, that toxic accumulation of sulphides in rhizosphere may also be caused by some non-sulphate reducing bacteria, such as *Pseudomonas*.

Key-Words : Sulphate-reducers, plant disease, rice, maize, spermosphere, rhizosphere, exudates.

*
* *

Dans un sol, comme dans tout écosystème, la multiplication des bactéries sulfato-réductrices ne survient que quand sont réalisées simultanément trois conditions : 1) la présence de quantités suffisantes de sulfates ; 2) l'absence d'oxygène (l'anaérobiose est, en général, la conséquence de l'engorgement du sol, soit après des pluies violentes, soit parce que la submersion a été provoquée : cas des rizières) ; 3) la présence de substrats organiques convenables.

L'accumulation de monosulfure ferreux (FeS), insoluble et de couleur noire, résulte de la combinaison de l'hydrogène sulfuré, provenant de l'activité

sulfato-réductrice, avec le fer libre du sol. Elle a été décrite sous la forme d'un horizon réducteur fréquent dans certains sols salins d'Afrique du Nord [9] et sous la forme de taches irrégulièrement réparties, au contact de débris de matière organique, dans certaines rizières [40, 44], ou dans d'autres sols engorgés [8, 10, 18].

Dans la présente communication, nous ferons le point des connaissances actuelles en ce qui concerne l'amplification de l'activité sulfato-réductrice dans la spermosphère et la rhizosphère. Dans ces deux microhabitats sont libérés par la graine ou la racine divers substrats organiques (exsudats) utilisables par les bactéries sulfato-réductrices. Comme l'hydrogène sulfuré et les sulfures sont toxiques pour les végétaux, nous précisons les conséquences agronomiques de tels processus microbiens.

I. — OBSERVATIONS *IN SITU* ET AU LABORATOIRE : DESCRIPTION DES SYMPTÔMES DES SULFATO-RÉDUCTIONS SPERMOSPHERIQUES ET RHIZOSPHERIQUES

Les premières observations *in situ* datent de 1967 : DOMMERGUES *et al.* [11] ont constaté, dans un sol salin de Tunisie (Nakta), le dépérissement brutal d'une culture de fèves, limité à certaines parcelles dans lesquelles le sol était engorgé à la suite de pluies violentes, et uniquement pendant des périodes d'insolation intense succédant à des périodes de forte nébulosité. Les premiers observateurs ont constaté que « certaines feuilles, et tout d'abord, les feuilles périphériques, flétrissaient très rapidement, puis brunissaient sans se dessécher ; le brunissement progressait à partir de l'extrémité de la feuille, en direction de la tige ; simultanément, les racines étaient couvertes d'une gaine noire. La mort des plantes (50 à 100 % de la culture suivant les parcelles) se produisait 8 à 10 jours après la date d'apparition des premiers symptômes ». Des constatations analogues ont été faites sur la luzerne et le maïs, dans ce même sol.

Le fait que, lors du ressuyage du sol, cette gaine noire se décolorait très vite, et que les quelques plants qui avaient survécu reprenaient une croissance normale, a suggéré à DOMMERGUES qu'il ne s'agissait pas d'une maladie parasitaire, mais d'une maladie physiologique. La plante serait intoxiquée par des sulfures (dont certains sont très facilement réoxydables à l'air) produits par voie microbienne dans la rhizosphère. Nous avons participé [22] aux expériences de laboratoire destinées à confirmer cette hypothèse d'une *sulfato-réduction rhizosphérique*.

Depuis, nous avons pu constater que, outre la fève, le maïs ou la luzerne, *d'autres plantes pouvaient être atteintes de cette même maladie*. Le riz, en particulier, y est très sensible, dans quelques rizières du Sénégal : rizières salées aménagées sur d'anciens sols de mangrove, ou rizières de casiers sur dépôts fluviomarins de deltas, riches en argiles [23]. Il se produit la même accumulation de sulfures autour des racines, mais les symptômes foliaires sont moins nets : flétrissement progressif des feuilles les plus anciennes suivi du dessèchement et du jaunissement, souvent cachés par l'apparition presque simultanée d'autres maladies (*Helminthosporium*, par exemple). Les dégâts sont,

en général, moins spectaculaires : dans certains cas, les jeunes plants de riz meurent ou, quand l'attaque a lieu plus tardivement, leur croissance et le remplissage des épis sont arrêtés ; les baisses de rendement peuvent atteindre 30 à 50%.

En zone tropicale, sont aussi sensibles à la sulfato-réduction rhizosphérique : le mil, le sorgho, la canne à sucre et même la tomate. En zone tempérée de tels accidents sont rares : il nous a été signalé par la Station d'Agronomie de Bonnelles (Seine-et-Oise) le dépérissement (que nous avons pu attribuer de façon certaine à la sulfato-réduction) d'un maïs planté sur un sol enrichi en compost urbain. Enfin, en Floride, FORD [14] signale la mort de plants de citronniers par accumulation de sulfures dans la rhizosphère.

Il existe une autre forme de sulfato-réduction, localisée à la spermosphère. Cette sulfato-réduction spermosphérique a été constatée d'abord au laboratoire [25] avant d'être mise en évidence *in situ* dans le sol tunisien précité, puis dans des rizières de l'Afrique de l'Ouest [23] dans lesquelles était pratiqué le semis direct : un certain nombre de graines, ou la totalité, ne germent pas. La fonte des semis est, en général, irrégulièrement répartie dans une parcelle ; les graines non germées sont entourées d'une gaine noire de sulfure ; elles sont souvent décomposées et parfois réduites aux seules enveloppes. Dans certains cas, des graines ayant déjà germé meurent avant que la plantule n'atteigne la surface, et cette plantule est également « noircie ».

II. — RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

A. Mise en évidence de la nature biologique et de la localisation initiale à la rhizosphère et la spermosphère de la sulfato-réduction

— NATURE BIOLOGIQUE.

Rappelons ici les résultats d'une expérience déjà citée par ailleurs [22] : nous avons comparé l'intensité de la sulfato-réduction dans la rhizosphère d'un maïs (INRA 420) semé dans un sol salin de Tunisie dans le cas des trois traitements suivants :

1. Sol stérilisé par irradiation (5 Mrads), réinoculé 7 jours après le semis, par une dilution stérilisée du même sol, et engorgé.
2. Sol stérilisé comme précédemment, mais réinoculé par une dilution non stérilisée, 7 jours après le semis, et engorgé.
3. Sol non stérilisé, non réinoculé, engorgé 7 jours après le semis.

Les teneurs en sulfures totaux dans la rhizosphère, au 21^e jour sont respectivement : 0,2, 19,8 et 22,8 ($\times 10^{-6}$ S²⁻). L'apparition de sulfures, dans la rhizosphère, ne se produit donc qu'en présence de germes vivants : sol stérilisé réensemencé par sa propre microflore, ou sol non stérilisé.

— LOCALISATION DE L'ACTIVITÉ SULFATO-RÉDUCTRICE DANS LA SPERMOSPHERE ET LA RHIZOSPHERE.

Dans le tableau 1 sont rapportés quelques résultats d'expériences faites en vases de végétation sur maïs et riz semés dans des sols engorgés.

TABLEAU 1. — Mise en évidence de la nature spermosphérique ou rhizosphérique de la sulfato-réduction dans les sols engorgés. Quatre exemples : maïs dans un sol salin tunisien (Nakta), riz dans trois sols de rizières sénégalaises (Djibélor, Balingor et Savoigne).

RESULTATS	SOL ↓	Plante et Sol	Maïs INRA 260 sol salin de Tunisie (1)		RIZ I.R. 8 Sols de rizières du Sénégal (2)									COMMENTAIRES				
			Station			Nakta			Djibélor			Balingor			Savoigne			
			Jour (3)	O	S+10	E+10	O	S+10	E+30	O	S+10	E+30	O		S+10	E+30		
Teneurs en sulfures (en $10^{-6}S^{-}$)	Spermosphérique		0,40	31,3		0,04	5,82		0,07	4,56		0,10	5,69		Teneurs en sulfures 6, 7, 9 et 32 fois plus élevées dans la spermosphère.			
	Hors spermosphère		0,40	5,32		0,04	0,18		0,07	0,57		0,10	0,84					
	Rhizosphérique	(*)			1,07	0,04		0,65	0,07		2,04	0,10		2,30		Teneurs en sulfures 1, 3, 3 et 107 fois plus élevées dans la rhizosphère.		
	Hors rhizosphère				0,20	0,04		0,21	0,07		0,72	0,10		2,01				
Nombre de bactéries sulfato-réductrices par g de sol sec (\log_{10})	Spermosphérique		4,83	5,69		2,49	4,99		3,95	4,23		2,15	7,24		Bactéries 4, 12, 62 et 78 fois plus nombreuses dans la spermosphère.			
	Hors spermosphère		4,83	5,11		2,49	3,20		3,95	3,13		2,15	5,35					
	Rhizosphérique				5,7	2,49		6,36	3,95		4,50	2,15		4,95	Bactéries 5, 23, 26 et 920 fois plus nombreuses dans la rhizosphère.			
	Hors rhizosphère				4,0	2,49		3,40	3,95		3,12	2,15		4,24				

(1) Références : DOMMERMUES (Y.) *et al.*, 1969, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 268, 605-608. — JACQ (V.) et DOMMERMUES (Y.), 1971, *Ann. Inst. Pasteur*, 121, 199-206.

(2) Référence : JACQ (V.), 1974, résultats non publiés.

(3) Jours : 0 = jour de mise en eau ; S+10 = 10 jours après le semis et la mise sous eau ; E+10 (ou +30) = 10 ou 30 jours après l'engorgement.

(*) Case vide : Résultat non déterminé.

Dans la spermosphère et la rhizosphère, la teneur en sulfures (à un moment donné) et le nombre de bactéries sulfato-réductrices sont très nettement supérieurs aux chiffres correspondants dans le sol environnant, prélevé pourtant à moins de 1 cm de la graine ou de la racine. L'emploi de vases de végétation transparents permet de constater que les taches noires de sulfures sont initialement localisées au contact immédiat des graines et racines même si, à un stade ultérieur, elles s'étendent suffisamment pour créer des horizons totalement noirs.

B. Facteurs régissant la sulfato-réduction

1. L'ANAÉROBIOSE est toujours nécessaire au déclenchement du processus de sulfato-réduction. Dans les sols, elle est la conséquence de l'engorgement. Dans le tableau 2 sont rapportés quelques résultats.

Rappelons également que la densité apparente du sol a une grande importance pour l'intensité de la sulfato-réduction rhizosphérique ou spermosphérique [26]. Dans le cas de la sulfato-réduction rhizosphérique du maïs cultivé

TABLEAU 2. — Mise en évidence de l'importance de l'engorgement du sol sur l'intensité de la sulfato-réduction.

RESULTATS	SOL ↓	PLANTE ET SOL	MAÏS (INRA 260 et 420) Sol salin de Tunisie		RIZ (I.R.8) Sol de rizière du Sénégal	
		Station	Nakta		Savoigne	
		Jour *	S+10	E+10	S+21	E+30
Teneurs en Sulfures (en $10^{-6}g$)	Non engorgé (spermosphère)		0,40		0,60	
	Engorgé (spermosphère)		31,6		14,5	
	Non engorgé (Rhizosphère)			0,10		0,17
	Engorgé (Rhizosphère)			10,70		5,69
Nombre de bac- téries sulfato- réductrices/g de sol sec (\log_{10})	Non engorgé (Spermosphère)		4,4		5,09	
	Engorgé (Spermosphère)		5,2		6,48	
	Non engorgé (Rhizosphère)			4,0		5,91
	Engorgé (Rhizosphère)			5,7		7,24

(1)

(2)

(3)

Références :

- (1) JACQ (V.), 1970, *Doct. Spéc.*, Fac. Sci., Nancy.
- (2) DOMMERGUES (Y.) *et al.*, 1969, *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 6, 115-129.
- (3) JACQ (V.), 1974, non publié.
- (*) Même notation qu'au tableau 1.

dans le sol alluvial salin de Tunisie, il existe un seuil de densité apparente, situé vers 1,50, à partir duquel la production de sulfures augmente très vite.

2) LA TENEUR EN SULFATES : Les teneurs minimales (seuils calculés ou mesurés) varient dans les sols ou groupes de sols particulièrement sensibles à la sulfato-réduction : 70 ($\times 10^{-6} \text{ S}^{2-}$) dans les rizières de Casamance, 160 dans celles du delta du fleuve Sénégal, 170 à 220 dans le sol salin tunisien, 230 dans un sol alluvial de l'Ile-de-France, 280 dans certaines rizières de Camargue.

L'intensité de la sulfato-réduction peut également varier avec :

— *Le pH* : Nos premières expériences semblaient laisser croire que la sulfato-réduction était limitée à certains sols à pH basique (7,7 à 8,0). Il n'en est rien, bien au contraire, dans les rizières [16], la sulfato-réduction est plus intense dans les sols à pH très nettement acide (4,0 à 4,6).

— *La teneur en argiles ou en éléments fins (argiles + limons)* : De façon systématique, la sulfato-réduction est intense dans les sols riches en éléments fins, dans lesquels l'anaérobiose est plus rapidement obtenue après la submersion.

— *La teneur en chlorures* : En zone méditerranéenne, il semble que les sols salés soient plus sensibles à la sulfato-réduction (exemple des sols alluviaux salins de Tunisie) ; en zone tropicale, la sulfato-réduction est aussi, en général [23], plus intense dans les rizières salées. Il est possible que la sulfato-réduction survienne plus facilement quand les plantes souffrent de la présence, à doses élevées, de chlorure de sodium, et davantage au stade « jeune plante » qu'au stade graine. Mais la sulfato-réduction survient aussi dans des sols totalement dépourvus de chlorures quand sont réunies les autres conditions favorables.

3. LA PRÉSENCE DE SUBSTRATS UTILISABLES PAR LES BACTÉRIES SULFATO-RÉDUCTRICES : Au tableau 3, nous citons, à titre d'exemple, la composition qualitative et quantitative des exsudats de riz IR 8 cultivé sur un milieu hydroponique [27] en serre.

Tous les substrats exsudés par le riz ne sont pas utilisables par les bactéries sulfato-réductrices : seul un nombre limité d'entre eux le sont, et ce nombre est d'ailleurs différent selon les souches.

Les acides aliphatiques non volatils constituent, en poids, la majeure partie des exsudats. Mais quatre d'entre eux (quinique, oxalique, tartrique et citrique) ne peuvent pas, à notre connaissance, être métabolisés par les bactéries sulfato-réductrices. Ces dernières n'utiliseront donc que l'un, ou plusieurs, des autres acides aliphatiques identifiés et dosés : l'acide lactique est toujours utilisé par les bactéries sulfato-réductrices (b, d). Il est donc logique de penser que, produit par la graine de riz IR 8 (3,4 μg /graine/jour, env.) et par les racines des jeunes plants (3,2 μg /plant/jour, env.), il est le premier substrat dégradé. Les autres acides aliphatiques peuvent ou ne peuvent pas, suivant les cas, être utilisés : l'acide pyruvique en présence de sulfates (d) peut être utilisé par *Desulfovibrio desulfuricans* et, en présence de sulfates et de fumarate (h) par *D. gigas*. L'acide succinique est assez mal utilisé par *D. desulfuricans* (e), l'acide fumarique est utilisé par *D. gigas* (h) ; l'acide malique peut l'être par *D. desulfuricans* (c).

TABLEAU 3. — Exsudats de graines et racines de riz IR8 en relation avec leur possible utilisation par les bactéries sulfato-réductrices [JACQ (V.) et REYNAUD (P.), 1973, Résultats non publiés].

Nature des exsudats	Quantités exsudées en µg/jour/plante		Quelques références d'utilisation des substrats par les bactéries sulfato-réductrices
	Graine (0 à 6 jours)	Racine (6 à 15 jours)	
1) <u>Acides aliphatiques non volatils</u>			
ac. lactique	3,4	3,2	a, b, c, i
ac. pyruvique	2,8	2,1	a, d, e, i
ac. succinique	4,2	8,8	e
ac. fumarique	traces	8,3	a, h, i
ac. malique	10,4	1,2	a, c, e, g, h, i
Total partiel.....	20,8	23,6	
autres acides aliphatiques non utilisables : quinique, oxalique, tartarique et citrique.	non déterminé	non déterminé	
2) <u>Acides aminés</u>			
asparigine	0,16	0,11	e
ac. glutamique	0,04	0,27	
ac. aspartique	0,23	0,20	
cystine	0,16	0,27	e (dans certaines conditions)
histidine	0,11	0,23	
valine	0,12	0,02	
cyatéine	0,10	0,10	
sérine	traces	0,10	
isoleucine	0,11	0,01	c, e
Total partiel.....	1,03	1,31	
autres acides aminés non utilisables : leucine, proline, α-alanine, citrulline, glycine, arginine, et lysine	0,73	0,99	
3) <u>Sucres</u>			
glucose ⁺	1,36	0,03	c, e
maltose	0,51	0,17	
saccharose	0,13	0,17	
fructose	0,60	0,01	e
Total partiel.....	2,60	0,37	
autres sucres non utilisables : cellobiose, xylose, ribose, galactose et rhamnose	1,07	0,29	
TOTAUX DES EXUDATS UTILISABLES COMME SUBSTRATS.	24,43	25,28	

Références :

- (a) BAARS (J. K.), 1930. — Over sulfaatreductie door bacterien. *Thèse, Delft*, 164 p.
 (b) STARKEY (R. L.), 1938. — *Arch. Mikrobiol.*, 9, 368-404.
 (c) GROSSMAN (J. P.) et POSTGATE (J. R.), 1953. — *Nature*, 171 (4), 600-602.
 (d) SENEZ (J. C.), 1954. — *Bull. Soc. Chimie Biol.*, 36 (4-5), 541-552.
 (e) MAC PHERSON (R.) et MILLER (J. D. A.), 1963. — *J. Gen. Microbiol.*, 31, 365-373.
 (f) LE GALL (J.), 1963. — *J. Bactériol.*, 86 (5), 1120.
 (g) POSTGATE (J. R.) et CAMPBELL (L. L.), 1966. — *Bact. Rev.*, 30 (4), 732-738.
 (h) HATCHIKIAN (E. C.), LE GALL (J.) et al., 1970. — *Ann. Inst. Pasteur*, 118 (2), 125-142.
 (i) HATCHIKIAN (E. C.), 1972. — Mécanisme d'oxydo-réduction chez les bactéries sulfato-réductrices. *Thèse, Marseille*, 165 p.

Les acides aminés peuvent être utilisés, non seulement comme source de carbone, mais aussi comme source d'azote. Dans des milieux sans lactate, certains acides aminés peuvent constituer une source suffisante de carbone et d'azote (e) (glutamine, asparagine et acide glutamique, ces deux derniers étant exsudés par la graine et la racine) ou presque suffisante (e) (acide aspartique, cystine, histidine, phénylalanine, thréonine et valine) pour *D. desulfuricans* Hildenborough. Un mélange de quatre acides aminés (c) : cystéine, sérine, ornithine et isoleucine (exsudés, à l'exception de l'ornithine) peut jouer le rôle d'un facteur de croissance pour cette souche.

Certains sucres peuvent être utilisés par *D. desulfuricans* Hildenborough même en l'absence de lactate (e), en particulier le saccharose, le fructose et, à un degré moindre, le glucose et le maltose. Ces sucres ne sont peut-être utilisés qu'après épuisement de l'acide lactique.

L'exsudation *in situ* peut être différente, tout au moins quantitativement, de celle étudiée en conditions artificielles, mais il est certain que la localisation préférentielle des bactéries sulfato-réductrices dans la spermosphère et la rhizosphère est due à la libération, soit directement par la graine ou la racine, soit indirectement (certains substrats inutilisables peuvent être dégradés par d'autres microorganismes en substrats utilisables), d'exsudats dans ces deux microhabitats.

La composition des exsudats est variable suivant les espèces et les variétés. Les quantités exsudées varient, pour une même plante, suivant son âge et l'intensité lumineuse à laquelle elle est exposée. Aussi avons-nous montré [24] que l'intensité de l'éclairement auquel sont soumis deux lots de maïs INRA 420 plantés dans le sol alluvial salin engorgé de Tunisie, exerce un effet très marqué sur l'accumulation de sulfures dans la rhizosphère : les quantités de sulfures accumulées après 8 jours d'engorgement sont 4 fois plus importantes ($32 \times 10^{-6} \text{ S}^{2-}$) dans la rhizosphère de plants éclairés par 8 000 lux que dans celle ($8 \times 10^{-6} \text{ S}^{2-}$) de plants soumis à un éclairement de 3 000 lux seulement. Cette accélération du processus de sulfato-réduction rhizosphérique ne peut s'expliquer que par la stimulation de l'exsudation racinaire. Cela implique que la sulfato-réduction rhizosphérique est beaucoup plus à craindre sous des climats à fort ensoleillement (climats méditerranéens ou tropicaux).

C. Doses de sulfures toxiques pour quelques végétaux

— *Maïs* : Dans le sol salin tunisien précité, les grains de maïs germent mal quand la teneur en sulfures atteint $25 \times 10^{-6} \text{ S}^{2-}$; elles ne survivent pas à des doses de l'ordre de 50 à 60×10^{-6} [25] ; les jeunes plants ne survivent pas si cette teneur dépasse 40×10^{-6} [24] ; l'addition de quantités connues de H_2S dans un milieu hydroponique confiné provoque le dépérissement des plants à partir de 30×10^{-6} [22].

— *Riz* : Dans les sols des rizières du Sénégal, les grains de riz meurent quand cette teneur dépasse 12×10^{-6} ; les jeunes plants dépérissent à partir de 10×10^{-6} et meurent à 20×10^{-6} (JACQ, 1974, résultats non publiés). En milieu hydroponique, la mort des plantes survient pour des teneurs de l'ordre de 5 à $7 \times 10^{-6} \text{ S}^{2-}$ [23].

— *Agrumes* : FORD [14] cite la mort de jeunes plants de *Citrus*, en milieu hydroponique, pour des teneurs de 9 à $11 \times 10^{-6} \text{ S}^{2-}$.

III. — DISCUSSION

Le fait que l'hydrogène sulfuré et les sulfures provoquent des dégâts aux cultures de riz est connu depuis trente ans au Japon : TAKAI et KAMURA [40], dans leur revue, citent les articles de SHIORI [37] datant de 1943, MITSUI *et al.* [30] datant de 1954, etc. Un certain nombre de maladies physiologiques du riz sont attribuées, totalement ou partiellement, à une intoxication par l'hydrogène sulfuré : citons le « bruzone » [43, 44] en Hongrie, le « root-rot » (= pourriture des racines) [5] ou « akagare » [29], l'« akiochi » (= déclin d'automne) [34] au Japon et en Corée, le « bronzing » à Ceylan [20, 33], le « metek » à Java [32, 38], le « straighthead » aux U.S.A. [4] et au Japon [7, 21]. Il ne nous appartient pas, n'ayant pas observé personnellement ces maladies, de faire pour chacune d'elle la part de l'activité sulfato-réductrice. Cependant nous pouvons faire remarquer que : 1) aucun des chercheurs précités n'a signalé la *localisation initiale de la production de sulfures au niveau de la rhizosphère*. Il est vrai que si l'observation est faite trop tard (au moment où les symptômes foliaires sont très nets), l'horizon cultivé est devenu d'une couleur noire uniforme. Mieux, certains chercheurs [15, 45] montrent que la distribution des bactéries sulfato-réductrices dans les rizières se fait uniquement au voisinage des débris de matière organique ; 2) aucun chercheur n'a signalé la mort de grains de riz s'entourant d'une gaine noire de sulfures quand ils sont semés directement en place dans un sol engorgé rapidement après le semis.

En ce qui concerne les autres plantes que le riz, nous ne connaissons pas d'observations analogues aux nôtres, sauf celles de FORD [14] qui attribue, de façon certaine, la mort de certains citronniers, en Floride, à la production d'hydrogène sulfuré *dans la rhizosphère*.

WU *et al.* [46] décrivent, par contre, une maladie du riz « suffocation disease » à Formose, qu'ils attribuent à la production de phytotoxines par *Pseudomonas putida* dans la *rhizosphère du riz*, mais sans citer de production de sulfures. Les symptômes décrits se rapprochent très nettement de ceux que nous considérons comme ceux de la sulfato-réduction rhizosphérique en rizière. Il est à noter que, dans les sols de rizières du Sénégal, nous avons senti plusieurs fois une odeur putride, décrite par WU, jointe à celle de l'hydrogène sulfuré, surtout au début de la sulfato-réduction, et que, au cours de nos essais de purification des bactéries sulfato-réductrices, nous avons quelquefois trouvé, par des tests de laboratoire, des bâtonnets aérobies, non sporulés, ressemblant très nettement à *Pseudomonas putida* décrit par WU *et al.* et qui, en ballons non fermés, produisaient un pigment verdâtre, caractéristique des *Pseudomonas*.

A noter également que les racines de riz, laissant diffuser de l'oxygène comme l'ont montré, par exemple, AMI [2] en 1960 et ARMSTRONG [3] en 1969, une partie des sulfures produits par les bactéries sulfato-réductrices peut être, dans cette zone aérobie, réoxydée par des bactéries sulfo-oxydantes, réduisant ainsi leur toxicité.

Nous avons vérifié que les bactéries sulfato-réductrices peuvent provoquer les processus que nous avons décrits : l'inoculation par *D. gigas* ou *D. desulfuricans* d'un milieu hydroponique stérile suffit pour recréer *in vitro* la sulfato-réduction rhizosphérique telle que nous la décrivons. Par ailleurs, dans les

rizières du Sénégal, nous avons mis en évidence la présence d'une forme de bactéries sulfato-réductrices, non sporulée, vibronnaire, très mobile, qui est un *Desulfovibrio*, mais aussi une autre forme, bien plus souvent rencontrée, à petites spores ovales ou rondes, qui serait un *Desulfotomaculum*, différent de *D. nigrificans* (mis en évidence dans certaines rizières japonaises par TAKAI et TEZUKA) [41] parce que mésophile et non thermophile.

La façon dont l'hydrogène sulfuré et les sulfures sont toxiques pour le riz commence à être bien connue : l'hydrogène sulfuré est un inhibiteur de la respiration aérobie [28] et des enzymes qui contiennent du fer [19, 35], tout comme il est inhibiteur de l'assimilation d'éléments nutritifs par la racine [6] dont P, K et N [30]. ALLAM et HOLLIS [1] ont montré que, aux concentrations possibles dans les rizières (3×10^{-6} S²⁻), l'hydrogène sulfuré inhibe 90% de l'activité cytochrome-oxydase et affecte grandement le pouvoir oxydant des racines de riz en inhibant une peroxydase. D'autres enzymes sont aussi partiellement inhibées : catalase, acide ascorbique-oxydase, polyphénol-oxydase. TANAKA *et al.* [42] ont montré que, dans les sols riches en fer (cas des sols où se produit le « bronzing »), l'hydrogène sulfuré détruit le pouvoir des racines de protéger la plante contre un excès d'assimilation du fer, rendant ainsi le riz sensible à la toxicité ferreuse décrite par PONNAMPERUMA [36]. Les bactéries sulfato-réductrices peuvent aussi produire du méthyl-mercaptan [39] inhibant la croissance du riz à des doses inférieures à 0,22 mg/g de sol.

Certaines plantes peuvent relativement bien résister à la sulfato-réduction : celles dont la structure anatomique se prête à la diffusion de l'air de l'atmosphère à la rhizosphère, comme le riz, mieux protégé que la plupart des plantes cultivées (blé, luzerne, coton, maïs) chez qui la diffusion d'oxygène est faible ou nulle (revues de GRABLE [17] et DOMMERGUES et MANGENOT [13]). Cette diffusion ne peut pas exister au stade « graine en cours de germination », expliquant les conséquences agronomiques souvent plus graves de cette forme de sulfato-réduction.

IV. — CONCLUSIONS

Aussi, dans un certain nombre de sols, riches en éléments fins, contenant des quantités relativement importantes de sulfates, dans lesquels seront semées ou repiquées des plantes sensibles à la sulfato-réduction parce que leurs exsudats sont favorables aux bactéries sulfato-réductrices (et notre liste n'est pas limitative) est-il nécessaire, particulièrement sous les climats méditerranéens ou tropicaux, caractérisés par des températures élevées, de forts ensoleillements et des pluies soudaines, d'éviter, par le drainage des parcelles cultivées, toute stagnation de l'eau en surface, ou, quand il s'agit de parcelles irriguées, de se doter des moyens techniques permettant un contrôle de l'eau. C'est à ce prix que pourront être évitées les conséquences néfastes d'un processus complexe dont l'intensité dépend, à la fois, des caractéristiques du sol, de la plante, de la microflore et du climat.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ne sont pas reportées sur cette liste bibliographique les références déjà citées au tableau 3

- [1] ALLAM (A. I.) et HOLLIS (J. P.), 1972. — Sulphide inhibition of oxidases in rice-roots. *Phytopathol.*, 62 (6), 634-639.
- [2] AIMI (R.), 1960. — Cell physiological study on the function of the root. IV : Active oxygen supply into the root from leaves in rice-plant. *Proc. Crop. Sci., Japan*, 29, 51-54.
- [3] ARMSTRONG (W.), 1969. — Rhizosphere oxydation in rice : an analysis of inter-varietal differences in oxygen flux from the roots. *Physiol. Plant.*, 22 (2), 296-303.
- [4] ATKINS (J. G.), 1958. — Rice diseases. *U. S. Dep. Agr. Farmer's Bull.*, 2120, 14 p.
- [5] BABA (I.), 1955. — Varietal differences of the rice plant in relation to the resisting capacity to root-rot disease induced by hydrogen sulphide, and a convenient method to test them. *Proc. Crop. Sci. Soc. Japan*, 23, 167-168.
- [6] BABA (I.), INADA (K.) et TAJIMA (K.), 1965. — Mineral nutrition and the occurrence of physiological diseases. *Symp. Mineral Nutrition of the Rice Plant, Proc.*, 1964, 173-195. *John Hopkins Press.*, Baltimore, U.S.A.
- [7] BABA (I.), INADA (K.) et IWATA (I.), 1969. — Physiological studies on the «hideri-aodachi» disorder of the rice plant. *Bull. nat. Inst. agric. Sci. Tokyo*, D 20, 79-142.
- [8] BLOOMFIELD (C.), 1969. — Sulphate-reduction in waterlogged soils. *J. Soil Sci.*, 20, 207-221.
- [9] BOULAIN (J.), 1960. — Les maladies physiologiques du riz. *Bull. Inf. Riziculteurs de France*, 16 p.
- [10] CONNELL (W. E.) et PATRICK (W. H.), 1968. — Sulphate reduction in soil : effects of redox potential and pH. *Science*, 159, 86-87.
- [11] DOMMERGUES (Y.), COMBREMONT (R.), BECK (G.) et OLLAT (C.), 1969a. — Note préliminaire concernant la sulfato-réduction rhizosphérique dans un sol salin tunisien. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 6, 115-129.
- [12] DOMMERGUES (Y.), JACQ (V.) et BECK (G.), 1969b. — Influence de l'engorgement sur la sulfato-réduction rhizosphérique dans un sol salin. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 268, 605-608.
- [13] DOMMERGUES (Y.) et MANGENOT (F.), 1970. — Ecologie microbienne du sol. *Masson et Cie*, Paris., 796 p.
- [14] FORD (H. W.), 1973. — Levels of hydrogen sulfide toxic to citrus roots. *J. amer. Soc. hort. Sci.*, 98 (1), 66-68.
- [15] FUSURAKA (C.), 1968. — Studies on the activity of sulfate-reducers in paddy soils. *Bull. Inst. agric. Res., Tohoku Univ.*, 19, 101-184.
- [16] GARCIA (J. L.), RAIMBAULT (M.), JACQ (V.), RINAUDO (G.) et ROGER (P.), 1974. — Activités microbiennes dans les sols de rizières du Sénégal : relations avec les caractéristiques physico-chimiques et influence de la rhizosphère. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 11 (2), 169-185.
- [17] GRABLE (A. R.), 1966. — Soil aeration and plant growth. *Adv. Agron.*, 18, 58-106.
- [18] HÉNIN (S.), GRAS (R.) et MONNIER (G.), 1969. — Le profil cultural : l'état physique du sol et ses conséquences agronomiques, *Masson*, éd., Paris, 332 p.
- [19] INADA (K.), 1966. — Studies on the bronzing disease of rice plant in Ceylon. — I. Effect of field treatment on bronzing occurrence and changes in leaf respiration induced by the disease. — II. Cause of the occurrence of bronzing. *Trop. Agric.*, 122, 19-29 et 125, 31-46.
- [20] INADA (K.), 1967. — Physiological characteristics of rice roots especially with the view point of plant growth stage and root age (en japonais, résumé anglais). *Nat. Inst. agric. Sci. Bull.*, D16, 19-156.

- [21] IWAMOTO (R.), 1969. — Straighthead of rice affected by functional abnormality of thiol-compound metabolism. *Mem. Tokyo Univ. Agric.*, 13, 62-80.
- [22] JACQ (V.), 1970. — Recherches préliminaires concernant la sulfato-réduction rhizosphérique et spermosphérique. *Thèse Doct. Spéc., Fac. Sci., Nancy* (publié par l'ORSTOM, 1971, doc. ronéot., 130 p.).
- [23] JACQ (V.), 1972. — Biological sulphate-reduction in the spermosphere and the rhizosphere of rice in some acid sulphate soils of Senegal. *Intern. Symp. Acid Sulphate Soils*, Wageningen (Pays-Bas). *Proceedings of the Symposium*, 18 (II), 82-97 (1974).
- [24] JACQ (V.) et DOMMERGUES (Y.), 1970. — Influence de l'intensité d'éclaircissement et de l'âge de la plante sur la sulfato-réduction rhizosphérique. *Zentralblatt. Bakt. ParasitKde*, 125 (7), 661-669.
- [25] JACQ (V.), DOMMERGUES (Y.) et JEANMAIRE (M. C.), 1971. — Sulfato-réduction spermosphérique. *Ann. Inst. Pasteur*, 121, 199-206.
- [26] JACQ (V.), DOMMERGUES (Y.) et WEINHARD (P.), 1970. — Sulfato-réduction rhizosphérique et spermosphérique : influence de la densité apparente au sol. *C. R. Acad. Agric. France*, 56, 511-516.
- [27] JACQUINOT (L.), 1968. — Rapport d'activité du C.R.A. de Bambey (Sénégal).
- [28] JAMES (W. O.), 1953. — The use of respiratory inhibitors. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 4, 59-60.
- [29] MAC RAE (I. C.) et CASTRO (T. F.), 1967. — Root exudates of the rice plant in relation to akagare, a physiological disorder of rice. *Plant and Soil*, 26 (2), 317-323.
- [30] MITSUI (S. A.), KUMARAWA (K.) et ISHIWARA (T.), 1954. — The nutrient uptake of rice plant as influenced by hydrogen sulphide and butyric-acid abundantly evolving under waterlogged soil condition. *5th Intern. Congr. Soil Science, Léopoldville*, 2, 364-368.
- [31] MITSUI (S. A.), 1965. — Dynamics aspects of nutrient uptake. *Symp. Mineral Nutrition of the Rice Plant Proc.*, 1964, 53-62. *John Hopkins Press*, Baltimore, U.S.A.
- [32] OKA (I. N.), 1971. — Present status and problems of rice disease studies in Indonesia. *Tropical Abstr. (The Royal Inst., Amsterdam)*, 26 (2), 1-8.
- [33] OTA (Y.), 1968. — Mode of the occurrence of bronzing in rice plants. *Jap. agric. Res. Quart.*, 3 (1), 1-5.
- [34] PARK (Y. D.) et TANAKA (A.), 1968. — Studies of the rice plant in a « akiochi » soil in Korea. *Soil Sci. Plant Nutrition*, 14, 27-34.
- [35] PAUL (K. G.), 1951. — The iron containing enzymes, p. 357-396, in : J. B. SUMMER and M. MYRBACK (éd.), *The enzymes, chemistry and mechanism of action*, vol. II, part. 1. *John Hopkins Press*, Baltimore, U.S.A.
- [36] PONNAMPERUMA (F. N.), BRADFIELD (R.) et PEECH (M.), 1955. — Physiological disease of rice attributable to iron toxicity. *Nature*, 175, 265.
- [37] SHIORI (M.), 1943. — The chemistry of paddy soils. *Jap. agric. Assn. Tokyo*.
- [38] TAKAHASHI (J.), 1960. — Review of investigations into physiological diseases of rice. Part. 1 and 2. *Int. Rice Comm., Newsletter*, 9, 1-24.
- [39] TAKAI (Y.) et ASAMI (T.), 1962. — Formation of methylmercaptan in paddy soil. *Soil Sci. Plant Nutrition*, 8, 40-44.
- [40] TAKAI (Y.) et KAMURA (T.), 1966. — The mechanism of reduction in waterlogged paddy soil. *Folia microbiol.*, 11, 304-313.
- [41] TAKAI (Y.) et TEZUKA (C.), 1971. — On sulfate-reducing bacteria in paddy and upland soils. *J. Sci., Manure, Tokyo*, 40, 15-19.
- [42] TANAKA (A.), MULLERIYAMA (R. P.) et YASU (T.), 1968. — Possibility of hydrogen sulphide induced toxicity of the rice plant. *Soil Sci. Plant Nutrition*, 14, 1-6.
- [43] VAMOS (R.), 1958. — Hydrogen sulphide, the cause of the « bruzone » (akiochi) disease of rice. *Soil Plant Food*, 4 (1), 37-40.
- [44] VAMOS (R.), 1959. — « Bruzone » disease of rice in Hungary. *Plant and Soil*, 11, 65-77.

- [45] WAKAO (N.) et FUSURAKA (C.), 1973. — Distribution of sulfate-reducing bacteria in paddy field soil. *Soil Sci. Plant Nutrition*, 19 (1), 47-52.
- [46] WU (M. M. H.), WU (C. S.), CHIANG (M. H.) et CHOU (J. T.), 1972. — Microbial investigation on the suffocation disease of rice in Taiwan. *Plant and Soil*, 37, 329-344.

BULLETIN
DE LA
SOCIÉTÉ BOTANIQUE
DE FRANCE

Tome 122 1975

LA RHIZOSPHERE

EXTRAIT

- 5 AVR. 1977

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n^o. 8592 Bio subs