

Recherche et caractérisation de sols résistants aux *Pythium* spp. en Amazonie brésilienne¹

par M. LOURD

INPA, Departamento de Ecologia, Caixa Postal 476, 69000 Manaus AM (Brésil)

et D. BOUHOT

INRA, Station de Recherche sur la Flore Pathogène dans le Sol, 17 rue Sully,
21034 Dijon Cedex (France)

Aux environs de la ville de Manaus (Amazonie brésilienne), les sols sont localisés dans deux écosystèmes: 'terra firme' recouverte de forêt vierge ou cultivée et 'varzea', zones submergées chaque année et cultivées. 160 échantillons de sol ont été prélevés dans ces deux zones, puis analysés afin de déterminer leur capacité de fonte des semis, causée par les *Pythium* spp.; 76 de ces sols semblaient non infestés, ou ne l'étaient que faiblement. Afin de déterminer leur réceptivité vis-à-vis des *Pythium* spp., les 76 sols ont été inoculés avec 10% d'un sol infesté naturellement, et la capacité d'infection a été évaluée après des incubations de 4, 8, 12 et 16 semaines par tests biologiques sur jeunes plants de concombre. L'aptitude à supprimer les *Pythium* spp. n'est apparue que dans les écosystèmes 'terra firme' et non dans les 'varzeas' submergés. La fréquence des sols pouvant supprimer la maladie semblait décroître en fonction de la mise en culture: 82% dans les sols de forêt vierge; 67% dans les sols de pépinières forestières; 53% dans les forêts gérées; 31% dans les sols forestiers mis en culture avec des cultures variées; 7% dans les sols forestiers mis en culture et portant des cultures maraîchères. On a constaté trois types d'aptitude à supprimer les *Pythium* spp. après inoculation des sols: (1) résistance apparaissant rapidement et se maintenant à un niveau élevé et constant (jusqu'à 16 semaines); (2) résistance initiale élevée, mais non durable; (3) résistance initialement faible, mais croissante avec le temps. Une partie de cette dynamique semble être sous contrôle microbien. Le développement agricole autour de Manaus ainsi que les systèmes de culture intensifs peuvent rapidement modifier les écosystèmes microbiens des sols et nuire à leur capacité naturelle à supprimer les *Pythium* spp.

Introduction

Depuis 1983, des études de pathologie des sols sont entreprises à l'Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), visant à identifier les foyers infectieux à *Pythium* et à suivre leur évolution en fonction des systèmes cultureux développés dans la région de Manaus. Cette contrée d'Amazonie Centrale, située au confluent du fleuve Amazone et du Rio Negro, recouvre schématiquement deux grands écosystèmes: la 'terra firme' correspondant aux terres hautes et la 'varzea' correspondant aux terres riveraines de l'Amazone et de ses affluents, régulièrement inondées lors des crues annuelles. La terra firme recouvre de vastes étendues forestières où l'agriculture est restée longtemps limitée à un système d'exploitation traditionnel itinérant. Depuis quelques années, les terres sont exploitées de façon plus intensive, particulièrement dans la région de Manaus où sont développées les cultures fruitières, maraîchères et les pâturages. La varzea est une zone cultivée de façon intensive depuis des temps anciens du fait de ses sols

¹ Communication présentée à la Conférence OEPP sur les stratégies et applications de la lutte microbiologique contre les maladies des plantes, Dijon (FR), 27-30 octobre 1986.

Fonds Documentaire ORSTOM



010008073

569

Fonds Documentaire ORSTOM
Cote: B*8073 Ex: 1

limoneux très productifs. Les terres les plus basses sont réservées aux cultures de cycle court (vivrières et maraîchères) tandis que les terres plus hautes inondées de façon moins systématique sont consacrées aux cultures pérennes, essentiellement fruitières.

Une première série de diagnostics sanitaires réalisés sur 160 sols en forêt et en champs cultivés (Lourd *et al.*, 1983) a permis de localiser les sols naturellement infestés par les *Pythium* spp. Ces recherches ont été entreprises sur les sols non infestés afin de déterminer l'existence d'éventuelles résistances aux *Pythium* spp.

Matériel et méthodes

Choix des sols

Sur 160 sols prélevés dans un rayon de 30 km autour de Manaus, 76 sont révélés non infestés par les *Pythium* spp. et, sur ces 76 échantillons, 43 de la terra firme provenaient de sols forestiers et 28 de sols cultivés, alors qu'un seul de la varzea provenait d'un sol forestier et quatre de sols cultivés. La faible proportion de sols provenant de la varzea est due au fait que plus de 90% des sols de cette zone sont naturellement infestés par les *Pythium* spp. Les sols classés comme forestiers regroupent les échantillons provenant de la forêt naturelle et de plantations sylvicoles. Les sols cultivés proviennent de plantation fruitières, maraîchères ou de champs vivriers.

Caractéristique des sols

Latosolos amarelos: type de terra firme, plus ou moins podzolisé selon les endroits, appelé en français sols fénalitiques jaunes, bore, très argileux (80–90%) et composé essentiellement de kaolinite très peu active, faible capacité d'échange, très peu d'éléments grossiers, pauvre chimiquement, très perméable, poreux, riche en matière organique sous forêt, acide.

Sols de varzea: limoneux, riches en limons fins, capacité d'échange bonne, richesse minérale très supérieure à celle des latosolos amarelos, très peu d'éléments grossiers, riches en éléments chimiques, acides, deviennent faiblement réducteurs.

Préparation des sols

Pour chaque parcelle étudiée, trois prélèvements de 1 kg de terre chacun sont effectués au hasard dans la couche superficielle du sol (0–10 cm) après élimination de la litière. L'échantillon d'analyse est obtenu à partir de l'homogénéisation des trois prélèvements. Les sols sont ensuite séchés au laboratoire, broyés et tamisés au tamis de 1 mm. La densité apparente et la capacité de saturation en eau sont évaluées pour chaque échantillon. Ainsi préparés, tous les sols sont placés dans des conditions identiques pour recevoir un inoculum constitué d'une terre maraîchère naturellement infestée par *Pythium aphanidermatum*, provenant des parcelles expérimentales du département d'agronomie de l'INPA. Le potentiel infectieux de cette terre a été mesuré selon la méthode de Bouhot (1980) et évalué à 0,15 UPI 50 g⁻¹.

Inoculation, dynamique du potentiel infectieux

L'inoculation est réalisée par incorporation de 10% de sol infesté à la terre d'analyse. Le mélange est humidifié par apport d'eau stérile d'un volume correspondant à 70% de sa capacité de saturation, puis mis à incuber à 27°C pendant au moins 4 mois. A dates fixes (4, 8, 12 et 16 semaines), un prélèvement est effectué afin d'évaluer le nouveau potentiel infectieux (PI) du sol à l'aide du test biologique mis au point par Bouhot (1975). Ce test consiste à placer le sol à analyser au contact du collet des plantules de concombre (cv. Aodai Nazaré) spécifiquement sensibles aux *Pythium* spp. Le PI est alors évalué par le % de mortalité observé parmi les plantules après 4 j

d'incubation dans une ambiance contrôlée (deux répétitions de 10 plantes chacune). La dynamique du PI est suivie pour chaque sol grâce aux tests échelonnés dans le temps.

Résultats

Les différents types de dynamique du potentiel infectieux (PI) des sols étudiés

Parmi les 76 sols analysés, des situations extrêmement diverses ont été observées sur l'évolution du PI dans le temps. Nous présentons dans le tableau 1 les % de mortalité des plantules de concombre mesurés à chaque prise d'essai pour six sols représentatifs des différentes situations rencontrées. Tous les sols ayant été reconnus indemnes de *Pythium* phytopathogènes lors du diagnostic sanitaire préalablement effectué (Lourd *et al.*, 1983), les mortalités observées en cours d'expérimentations résultent exclusivement de l'attaque des *Pythium* introduits avec la terre contaminante.

Tableau 1. Variations dans le temps du taux de mortalité des plantules de concombre dans six sols représentatifs de situations différentes en Amazonie (cf. texte)

Variation with time in the mortality rate of cucumber seedlings in six soils representing different situations in Amazonia (see text)

Sols	Temps en semaines			
	4	8	12	16
SV18	0	0,06	0,05	0
DuA	0	0,20	0,20	0,26
YB	0,90	0,06	0	0,08
Mn13	1	1	1	0,53
SV5	0,47	0,82	1	0,85
SV3	0,72	0,42	0,88	0,58

La première situation, représentée par le sol SV18 provenant d'une plantation sylvicole, révèle l'absence pratiquement totale d'activité pathogène, quelle que soit la date des mesures: Le PI de la terre contaminante a disparu dès les premières semaines qui ont suivi son introduction dans le sol SV18. La résistance ainsi exprimée par le sol récepteur s'est maintenue tout au long des 4 mois de l'expérimentation.

Le sol DuA, originaire de forêt naturelle, s'est tout d'abord montré résistant aux *Pythium* spp. Après 4 semaines, aucune mortalité n'a été enregistrée dans les plantes-tests. Mais la résistance ne s'est pas maintenue puisque dès la 8e semaine le taux de mortalité a atteint 20% des plantes et a encore augmenté sensiblement après 16 semaines.

Dans le cas représenté par le sol YB provenant d'un champ de poivrons, le taux de mortalité était très élevé après 4 semaines puis a diminué fortement à partir de la 8e semaine, pour se stabiliser à un niveau très faible ensuite. Le sol, d'abord réceptif, a acquis une résistance élevée après un certain temps, correspondant vraisemblablement à la mise en place de nouveaux équilibres microbiologiques. Cette résistance différée semblait stable dans le temps, une fois installée.

Les trois sols suivants Mn13, SV5 et SV3, à l'opposé des précédents, se sont montrés typiquement réceptifs ou sensibles aux *Pythium* introduits. Mais chacun d'eux présentait un type de comportement différent.

Le sol Mn13 prélevé dans une plantation de papayers représentait la catégorie des sols les plus

sensibles à la contamination par les *Pythium* spp. Dès les premières mesures, le PI était élevé et se traduisait par 100% de mortalité dans les tests biologiques. Les taux de mortalité se sont maintenus à un niveau très élevé pendant plusieurs semaines avant de décroître légèrement au bout de 4 mois.

Dans la cas du sol SV5, originaire de plantation sylvicole, on a retrouvé une situation parallèle à celle qui avait été observée avec le sol DuA où un délai semble nécessaire à la mise en place de nouveaux équilibres. Mais à l'inverse du DuA, le rééquilibrage est devenu ici tout à fait favorable aux populations de *Pythium* pathogènes dont l'activité, moyenne à la 4^e semaine, a crû fortement à partir de la 8^e semaine pour se maintenir jusqu'à la fin de l'expérimentation.

Enfin SV3, sol de sylviculture, représentait une catégorie de sols réceptifs, caractérisés par d'importantes variations du potentiel infectieux avec le temps.

L'analyse du comportement de ces six sols caractéristiques des différentes situations observées dans l'ensemble de la collection étudiée nous a amenés à définir trois types de résistance et trois types de sensibilité à l'égard des populations de *Pythium* pathogènes. Parmi les sols résistants, c'est-à-dire s'opposant au développement de la maladie après introduction de l'agent pathogène, nous distinguons:

—les sols à résistance durable (R1);

—les sols à résistance élevée non durable (R2), dont les effets peuvent s'atténuer au bout de 4, 8 ou 12 semaines selon les échantillons étudiés;

—les sols à résistance initialement faible, mais qui se renforce progressivement dans le temps et se stabilise ensuite à un niveau élevé (R3).

Parmi les sols sensibles qui favorisent l'installation de l'agent pathogène et permettent à la maladie de s'exprimer, nous distinguons:

—les sols hautement réceptifs (mortalité des plantes-tests 80%) dont la sensibilité persiste dans le temps (S1);

—les sols à sensibilité initialement faible, puis croissante dans le temps (S2);

—les sols à sensibilité variable dans le temps (S3) passant par des phases de PI tantôt élevé, tantôt faible.

Classification des sols de Manaus selon leur réceptivité aux Pythium spp.

Sur l'ensemble des échantillons étudiés, 39, soit 51%, présentaient une résistance aux *Pythium* spp., qu'elle soit de courte durée (R2) ou stable dans le temps (R1 et R3). Tous ces sols étaient originaires de terra firme, les cinq échantillons provenant de varzea étant réceptifs.

Tableau 2. Classification des 76 sols de la région de Manaus selon leur sensibilité aux *Pythium* spp.
Classification of the 76 soils from the Manaus region for their conduciveness to *Pythium* spp.

	Sols forestiers	Sols cultivés
Sols résistants		
R1 (résistance durable)	9	1
R2 (résistance non durable)	4	7
R3 (résistance croissante)	14	4
Total	27 (61%)	12 (38%)
Sols sensibles		
S1 (sensibilité durable)	3	14
S2 (sensibilité croissante)	8	4
S3 (sensibilité variable)	6	2
Total	17 (39%)	20 (62%)

La distribution de l'ensemble des 76 sols analysés, selon le type de résistance ou de sensibilité, et en fonction de leur provenance (zones forestières ou parcelles cultivées) est présentée au tableau 2. Cette classification met clairement en évidence les différences de comportement des sols à l'égard des *Pythium* spp., selon qu'ils proviennent de parcelles cultivées ou de zones à vocation forestière. C'est ainsi que 61% des sols forestiers se montrent résistants aux *Pythium* spp., alors que seuls 38% des sols cultivés le sont. De plus, les premiers présentent surtout des résistances de type R1 et R3 stables dans le temps alors que les seconds sont en majorité de type R2 à résistance non permanente.

Il semble donc que la probabilité de rencontrer des sols résistants soit plus élevée dans les sols où l'équilibre naturel n'est pas ou peu perturbé, cette hypothèse s'appliquant essentiellement à la terra firme puisqu'aucune résistance n'a été mise en évidence dans les sols de varzea. Il paraît donc intéressant de préciser la relation pouvant exister entre la réceptivité des sols et leur situation culturale lors du prélèvement.

Réceptivité des sols de terra firme selon leur situation culturale

Les sols forestiers prélevés pour la plupart dans les réserves et les stations de sylviculture de l'INPA provenaient de forêt naturelle, de périmètres sylvicoles ou de pépinières d'essences forestières. Leur réceptivité en fonction de leur origine est indiquée dans le tableau 3. En excluant les sols provenant de pépinières dont le trop petit nombre ne donne pas d'indication suffisante sur leur comportement, les données ci-dessus montrent que la proportion de sols résistants est nettement supérieure en forêt naturelle qu'en forêts plantées dans les périmètres sylvicoles.

Ces résultats semblent conforter l'hypothèse selon laquelle la résistance des sols est importante dans les conditions climatiques et qu'elle s'amenuise dès lors que les sols sont mis en culture. Bien que les plantations sylvicoles provoquent des perturbations dans l'équilibre naturel des sols, elles n'en restent pas moins relativement favorables à l'établissement ou au maintien de la résistance qui se manifeste encore dans plus de 50% des échantillons analysés.

Les sols cultivés étaient d'origine encore plus diversifiée que les sols forestiers. Afin d'effectuer des sondages représentatifs des systèmes culturels les plus répandus dans la région de Manaus, les échantillons de sols étudiés ont été prélevés essentiellement de jachères, de champs de manioc (culture traditionnelle), de cultures fruitières et de zones maraîchères. La réceptivité des sols en fonction de ces différentes origines est présentée dans le tableau 3, qui fait apparaître une tendance certaine à la perte de résistance aux *Pythium* spp. dans les sols maraîchers, alors que

Tableau 3. Sensibilité aux *Pythium* spp. des sols de terra firme en fonction de leur provenance
Conduciveness to *Pythium* spp. of 'terra firme' soils in relation to their origin

Origine	Sensibilité	
	résistants	sensibles
Sols forestiers		
Forêt naturelle	9	2
Sylviculture	16	14
Pépinières	2	1
Sols cultivés		
Jachère	3	2
Manioc	4	1
Cultures fruitières	4	5
Cultures maraîchères	1	8

dans les autres cultures, en particulier le manioc, une bonne proportion de sols résistants a pu être observée.

Il semble donc que les sols faisant l'objet d'une culture intensive, comme le maraîchage, présentent une plus grande sensibilité aux *Pythium* spp. Etant donné l'origine forestière plus ou moins ancienne des zones actuellement cultivées dans la région de Manaus, on peut penser que la résistance naturelle des sols s'est graduellement détruite sous l'effet des différentes pratiques culturales.

Conclusion

Le diagnostic sanitaire réalisé sur 160 sols des environs de Manaus a montré qu'une proportion importante de ces sols était indemne de *Pythium* phytopathogènes. L'évolution, en fonction du temps, d'un potentiel infectieux introduit par une terre naturellement infestée a révélé que les sols pouvaient être classés en deux grandes catégories: d'une part, les sols réceptifs dans lesquels les *Pythium* introduits sont capables de provoquer des fontes de semis sur plantules de concombre et, d'autre part, des sols résistants dans lesquels la maladie ne s'exprime pas ou avec retard.

Si la mise en évidence d'une telle résistance constitue un fait nouveau dans le contexte amazonien, les phénomènes observés recourent ceux déjà décrits par Bouhot & Perrin (1980) dans le cas des *Pythium* spp. de forêt tempérée, aussi bien que dans le cas d'autres champignons pathogènes comme les *Fusarium* spp. (Louvvet *et al.*, 1981) ou les *Phytophthora* spp. (Broadbent & Baker, 1974).

La réceptivité des sols aux *Pythium* spp. apparaît tout d'abord dépendante de leur nature. Les sols limoneux, caractéristiques de la varzea, se sont tous révélés sensibles. Leur forte capacité de rétention en eau est sans doute une des caractéristiques favorisant le développement des Pythiaceae. Dans le cas des sols de terra firme, de constitution relativement homogène, la diversité des comportements à l'égard des *Pythium* spp. paraît liée à leur utilisation agronomique. La résistance était proportionnellement plus fréquente dans les sols forestiers que dans les sols cultivés. En fait, la résistance est une caractéristique commune dans les conditions naturelles, qui se dégrade sous l'effet d'une exploitation agricole de plus en plus intensive. Ce processus se dessine dès lors que l'on compare les fréquences de sols résistants, nettement décroissantes, de la forêt primaire aux zones consacrées à la culture maraîchère.

La résistance est vraisemblablement régie par des mécanismes complexes, car tous les sols résistants ne présentaient pas des comportements identiques à l'égard des *Pythium* spp. Les différents types identifiés peuvent correspondre à des conditions stationnelles différentes (Perrin, 1986), mais peuvent également traduire des phases distinctes d'un processus de dégradation de l'équilibre naturel. A cet égard, il est remarquable de constater que les deux types de résistance les plus stables, R1 et R3, se rencontraient essentiellement en milieu forestier, alors que la résistance de type R2, peu persistante dans le temps, était la plus fréquente en sols cultivés.

La mise en culture aurait pour conséquence la perte graduelle de l'aptitude naturelle des sols à s'opposer aux *Pythium* spp., par dilution ou destruction de l'effet tampon biologique caractéristique du milieu forestier. Comme l'a souligné Schubart (1977), la forêt amazonienne constitue un équilibre écologique fragile qui peut être sérieusement menacé par une mise en valeur anarchique. La mesure de la réceptivité des sols aux *Pythium* spp. traduit de façon significative quelques-unes des conséquences de l'exploitation agronomique intensive d'une région à vocation essentiellement sylvicole. Tout l'art de l'agronome sera de savoir comment développer des systèmes culturels qui respectent au mieux les propriétés du milieu naturel, comme la résistance aux agents pathogènes du sol.

Characterization of *Pythium*-suppressive soils in Amazonia (Brazil)

Around Manaus City, in Brazilian Amazonia, soils are located in two kinds of ecosystem: 'terra firme', with native forest or cultivated, and annually flooded cultivated areas called 'varzea'.

From these two areas, 160 soils were analysed to determine the level of infectivity due to *Pythium* spp. Of these, 76 were not or were hardly infested. To determine their receptivity to *Pythium* spp., the 76 soils were inoculated with 10% of a naturally infested soil and their infectivity was determined after 4, 8, 12, and 16 weeks of incubation by a bioassay using cucumber seedlings. *Pythium* suppressiveness was never found in the flooded varzeas, but only in the terra firme ecosystems. The frequency of suppressive soils decreased with cultivation: 82% in wild forest soils; 67% in forest nursery soils; 53% in managed forest; 31% in forest soils now cultivated with various crops; 7% in forest soils now cultivated with vegetable crops. Three kinds of suppressiveness were observed after inoculation of the soils: (1) suppressiveness rapidly established, maintained at a high and constant level (up to 16 weeks); (2) suppressiveness at first high but decreasing with time; (3) suppressiveness at first low but increasing with time. Some of these effects seem to be under microbial control. Agricultural development around Manaus and intensive cultivation may rapidly modify the microbial ecosystem in soils and break natural suppressiveness.

Характеризация суппресивных по отношению к *Pythium* почв в долине реки Амазонки (Бразилия)

Вокруг города Манаус, находящегося в бразильской части Амазонской низменности, почва классифицируется по двум типам экосистем: "terra firme", покрытая экваториальными лесами или подвергающаяся сельскохозяйственной обработке, и затопляемых паводками обрабатываемых зон, называемых "варшея". Из этих двух зон было взято на анализ 160 образцов почвы в целях определения уровня заражения *Pythium* spp.; из них 76 не показывали никакого заражения, или заражение в них было весьма слабым. В целях определения их приводимости к заражению *Pythium* spp. 76 образцов почвы подвергались инокуляции с помощью 10% почвы, зараженной естественным образом, причем способность подвергаться заражению оценивалась после инкубаций в течение 4, 8, 12 и 16 недель с помощью биологических тестов на молодых сеянцах огурца. Суппресивность по отношению к *Pythium* никогда не отмечалась в затопляемых почвах, однако отмечалось только в экосистемах "terra firme". Встречаемость суппресивных почв сокращалась по мере их возделывания: 82% в почвах девственных тропических лесов; 67% в почве лесных питомников; 53% на лесных угодьях; 31% на лесных почвах, на которых в настоящее время возделываются различные культуры; 7% на лесной почве, где сейчас произрастают овощные культуры. Три типа суппресивности наблюдались после инокуляции этих почв: 1-суппресивность утверждающаяся сравнительно быстро, и поддерживаемая на высоком и постоянном уровне (более чем через 16 недель инкубации); 2-суппресивность первоначально высокая, но со временем подверженная сокращению; 3 - суппресивность вначале низкая, но увеличивающаяся со временем. Некоторые из этих эффектов, по всей вероятности, следует объяснять воздействием микробов. Развитие сельскохозяйственного производства вокруг города Манаус, а также интенсивное возделывание почвы могут в самом ближайшем будущем привести к модификациям микробной экосистемы в почве и вызвать перелом в естественной суппресивности.

Bibliographie

- BOUHOT, D. (1975) Technique sélective et quantitative d'estimation du potentiel infectieux des sols, terreaux et substrats infestés par *Pythium* sp. Mode d'emploi. *Annales de Phytopathologie* 7, 155-158.
- BOUHOT, D. (1980) Le potentiel infectieux des sols: un concept, un modèle pour sa mesure, quelques applications. *Thèse Doctorat d'Etat*. Université de Nancy I.
- BOUHOT, D. & PERRIN, R. (1980) Mise en évidence de résistances biologiques aux *Pythium* en sols forestiers. *European Journal of Forest Pathology* 10, 77-89.
- BROADBENT, P. & BAKER, K.F. (1974) Behaviour of *Phytophthora cinnamomi* in soils suppressive and conducive to root rot. *Australian Journal of Agricultural Research* 25, 121-137.
- LOURD, M., ALVES, M.L.B. & BOUHOT, D. (1983) [Etude qualitative des *Pythium* spp. dans les sols de la région de Manaus]. *Fitopatologia Brasileira* 8, 602 (abstr.).

- LOUVET, J., ALABOUVETTE, C. & ROUXEL, F. (1981) Microbiological suppressiveness of some soils to *Fusarium* wilts. In: *Fusarium: Diseases, Biology and Taxonomy* (eds Nelson, P.E., Toussoun, T.A. & Cook, R.J.). Pennsylvania University Press, Philadelphia (US).
- PERRIN, R. (1986) La résistance des sols forestiers aux maladies provoquées par *Pythium* spp.: relation avec les conditions stationnelles et déterminisme. *Plant and Soil* **94**, 203–212.
- SCHUBART, H.O.R. (1977) (Critères écologiques pour le développement agicole des (terras firmes) en Amazonia). Criterios ecologicos para desinvolvimento agricola das terras firmes da Amazonia. *Acta Amazonia* **7**, 559–567.