

LA MICROBIOLOGIE DU SOL :  
EVOLUTION, INTERET AGRONOMIQUE

Y. DOMMERGUES

Centre de Pédologie biologique du C.N.R.S.

Référence : n° 280

Mai 1972

Document à diffusion restreinte - Centre de Pédologie biologique du  
C.N.R.S. - B.P. 5 - 54 - VANDOEUVRE-LES-NANCY.

23 JUN 1972  
O. R. S. I. O. M.

Collection de Référence  
n° B-5575 Biosols

## S O M M A I R E

### I - INTRODUCTION

### II - PROGRES RECENTS DANS LE DOMAINE CONCEPTUEL

1. Notion d'interrelations entre les plantes et les microorganismes du sol.
2. Notion d'activité microbienne dans les sols.
3. Conséquences des particularités nutritionnelles de certains microorganismes du sol.
4. Organisation des investigations en microbiologie du sol.

### III - VARIATIONS DE L'ACTIVITE MICROBIENNE DES SOLS : SES CONSEQUENCES AGRONOMIQUES

1. Hyperactivité microbienne.
2. Activité microbienne insuffisante.

### IV - MAITRISE PAR L'AGRONOME DE L'ACTIVITE MICROBIENNE DES SOLS

1. Action sur les propriétés physiques et chimiques des sols.
2. Action directe sur la microflore du sol.
3. Action par l'intermédiaire des plantes.

### V - CONCLUSION

---

## I - INTRODUCTION

On s'imagine volontiers que le microbiologiste du sol a pour objectif essentiel l'isolement, la détermination, le dénombrement et l'étude de la physiologie des microorganismes du sol vivant à l'état libre ou en association symbiotique avec les plantes. En réalité, le microbiologiste moderne est plus ambitieux : il cherche à élucider le rôle exact des microorganismes dans le fonctionnement des écosystèmes\* sol - végétation. Il s'intéresse plus particulièrement (1) aux processus tendant à enrichir ou à appauvrir les écosystèmes en différents éléments (ex. pertes d'azote par dénitrification) ou en énergie (ex. accumulation d'humus), (2) aux interrelations de toute nature qui se manifestent entre les deux éléments les plus importants des biocénoses : les plantes et les microorganismes. Il peut s'agir d'interrelations apparemment très lâches telles que les interrelations rhizosphériques ou plus étroites, telles que les associations mycorrhiziennes ou symbiotiques fixatrices de  $N_2$ . Il faut en étudier non seulement l'aspect qualitatif (mécanismes) de ces différents processus, mais aussi l'aspect quantitatif et, à ce titre, la microbiologie du sol constitue une branche importante de l'écologie quantitative. Quant aux utilisateurs de la microbiologie du sol, ce sont évidemment au premier chef des praticiens comme l'agronome, le forestier, mais aussi des chercheurs comme le phyto-physiologiste ou le pédogénéticien. Le but de cet entretien est essentiellement de montrer l'intérêt, sur le plan agronomique, de cette science en pleine expansion. Nous nous limiterons ici volontairement aux problèmes des microorganismes vivant à l'état "dit libre" dont le rôle effectif est encore trop souvent méconnu, et nous n'évoquerons qu'accessoirement le problème de la symbiose des légumineuses.

---

\* Rappelons que l'on désigne sous le terme d'écosystème une subdivision de la biosphère caractérisée par une certaine individualité structurale et fonctionnelle, dont la surface coïnciderait, par exemple, avec celle, entière ou partielle, d'une forêt, d'une prairie, d'un marais, d'un lac, d'une rivière, d'un estuaire, d'un océan ou d'une autre entité semblable. Un écosystème est constitué par l'ensemble des êtres vivants qui s'y trouvent (biocénoses) et l'ensemble des conditions énergétiques, physiques, chimiques et biologiques qui règnent au voisinage de ces êtres vivants (environnement).

## II - PROGRES RECENTS DANS LE DOMAINE CONCEPTUEL

La biologie des sols moderne connaît depuis quelques années un essor certain, conséquence directe des progrès réalisés dans le domaine conceptuel, notamment en ce qui concerne la notion d'interrelation entre les plantes et les microorganismes, la notion d'activité microbienne et les conséquences de particularités nutritionnelles de certains microorganismes telluriques. Il en est résulté une évolution profonde de l'organisation des investigations.

### 1. Notion d'interrelation entre les plantes et les microorganismes du sol

La microflore du sol est pour une grande part constituée d'organismes hétérotrophes<sup>\*</sup>, c'est-à-dire d'organismes exigeant la fourniture de composés organiques, leur servant, dans la plupart des cas, de source énergétique et de source de carbone. Or, dans le sol, ces composés organiques sont apportés essentiellement par les plantes<sup>\*\*</sup> sous forme d'exsudats et résidus racinaires ou sous forme de litières (résidus des organes aériens). Il en résulte (1) que l'activité microbienne dans le sol est étroitement liée à la photosynthèse végétale, (2) que cette activité n'est pas uniformément répartie dans le sol mais localisée en grande partie aux sites d'accumulation ou d'apport, à savoir la litière et la rhizosphère. Cette localisation est particulièrement nette dans les sols méditerranéens et tropicaux, sols caractérisés par une biodégradation très rapide de la matière organique résiduelle : il en résulte que, contrairement aux sols tempérés, ces sols ne présentent aucune activité biologique notable en dehors des sites d'apport actuels de matière organique (c'est-à-dire la litière et la rhizosphère). Si, pour beaucoup de biologistes du sol, les notions de rhizosphère et de litière commencent à être familières, les conséquences des effets rhizosphériques et litières sont encore malheureusement souvent méconnus, malgré leur importance.

---

\* Par opposition avec les microorganismes autotrophes, les microorganismes hétérotrophes exigent la présence de composés organiques qui, dans la plupart des cas, leur servent à la fois de source d'énergie et de source de carbone.

\*\* et aussi, éventuellement, par l'homme sous forme de composts, engrais verts, engrais organiques.

## 2. Notion d'activité microbienne dans les sols

Par activité microbienne (sensu lato) nous entendons l'activité correspondant à l'intervention des microorganismes vivants agissant par leurs propres enzymes (activité microbienne sensu stricto) et de l'activité correspondant à l'intervention des enzymes du sol, en général à l'état adsorbé sur les colloïdes organiques ou minéraux (activité enzymatique des sols), cette dernière activité étant, sauf exception (activité uréasique), réduite par rapport à l'activité microbienne sensu stricto. La mesure d'une activité microbienne donnée dans un sol se ramène en fait à la mesure de la disparition d'un substrat préexistant ou introduit artificiellement dans le sol (par ex., disparition de la cellulose apportée sous forme d'un disque) ou l'apparition d'un produit intermédiaire ou final du métabolisme microbien, tel que  $\text{CO}_2$  (activité respiratoire)  $\text{NO}_2^-$  ou  $\text{NO}_3^-$  (activité nitrifiante),  $\text{C}_2\text{H}_4$  (activité fixatrice de  $\text{N}_2$ ).

On peut déterminer cette activité au champ (activité microbienne in situ) ou dans des écosystèmes artificiels constitués par ex. par des vases de végétation ou des sols soumis à différents traitements au laboratoire. Dans ce dernier cas, on parle fréquemment d'activité potentielle ; en fait cette expression doit être employée avec prudence car elle risque de laisser supposer que les activités ainsi déterminées au laboratoire dans des conditions considérées a priori comme optimales (de teneur en substrats, humidité, aération, température, notamment) peuvent se manifester avec la même intensité in situ : ce n'est vrai que lorsque les conditions expérimentales simulent rigoureusement celles qui peuvent apparaître in situ à un moment ou un autre. Même si l'on parvient à réaliser parfaitement une telle simulation - ce qui est très difficile - l'expérimentation de laboratoire doit toujours être confrontée avec les mesures sur le terrain (cf infra).

Bien souvent on a confondu activité microbienne et densité de la microflore. Il peut effectivement exister une corrélation positive entre l'un et l'autre ; mais ce n'est pas le cas en général car, dans le sol, une partie parfois importante de la microflore est à l'état de dormance (GRAY et WILLIAM, 1971). C'est ainsi qu'à une micropopulation dense ( $10^5$  unités/g de sol) de bactéries fixatrices de  $\text{N}_2$  (par ex. Clostridium) peut correspondre une activité fixatrice de  $\text{N}_2$  nulle (HAUCKE PACEWICZOWA, 1970) si cette microflore ne dispose d'aucun substrat énergétique. La non équivalence des notions d'activité et de densité microbienne que nous venons de formuler n'a pas pour corollaire l'inutilité des numérations microbiennes.

Celles-ci peuvent être indispensables dans certains cas : c'est ainsi qu'avant d'effectuer un essai d'inoculation d'une légumineuse avec un Rhizobium, il est recommandé de déterminer la densité dans le sol des Rhizobium appartenant au groupe d'inoculation croisée correspondant à cette légumineuse. En définitive, l'évaluation de la densité d'une souche ou d'un groupe physiologique de microorganismes constitue seulement un des éléments d'information concernant les conditions de manifestation d'une activité microbienne donnée dans le sol, les autres conditions étant, rappelons-le, de nature chimique (notamment présence d'un substrat) ou physique (par ex. aérobiose).

### 3. Conséquences de particularités nutritionnelles de certains microorganismes du sol

La microflore du sol renferme un pourcentage souvent très élevé d'organismes auxotrophes - c'est-à-dire d'organismes à exigences nutritives complexes - en ce qui concerne notamment la présence de facteurs de croissance tels que vitamine B<sub>12</sub>, thiamine, acide nicotinique, biotine. Il s'agit-là, à première vue, d'un fait surprenant, mais qui peut s'expliquer (1) par les apports au sol de ces composés avec les résidus végétaux et animaux, (2) par l'existence d'associations avec des espèces microbiennes synthétisant ces composés. Or, la plupart des milieux de culture utilisés par les microbiologistes du sol sont des milieux électifs, souvent dépourvus de facteurs de croissance. Il en résulte que les inventaires microfloristiques sont très incomplets. D'autre part, la microflore du sol comporte un nombre non encore déterminé d'espèces microbiennes mal ou non connues qui ne poussent pas sur les milieux conventionnels (CASIDA, 1968).

Il semble, d'autre part, que de nombreux microorganismes telluriques soient capables de métaboliser, sans les utiliser pour leur croissance - on dit co-métaboliser - un certain nombre de substrats, à condition de disposer en même temps d'un substrat capable de leur fournir de l'énergie (HORVATH et ALEXANDER, 1970). Cette propriété (cométabolisme), récemment découverte, présente un intérêt considérable sur le plan écologique car elle permet d'expliquer ou d'envisager la détoxification des sols où se sont accumulés des composés non métabolisables mais cométabolisables introduits spontanément (par ex. composés phytotoxiques d'origine végétale) ou par l'homme (par ex. pesticides).

#### 4. Organisation des investigations

Lorsque le biologiste du sol se trouve confronté avec un problème agronomique - qu'on lui soumet fréquemment en des termes aussi vagues que ceux de "fatigue des sols" ou "maladie physiologique" - il est amené à mettre sur pied un programme d'investigation comportant l'une ou l'autre ou plus généralement l'ensemble des trois étapes successives :

(1) Première étape : recherches exploratoires in situ. Après avoir décrit minutieusement les symptômes affectant la culture, on cherchera essentiellement à réunir le maximum de données mésologiques\* à la fois dans des stations où le processus incriminé est observé et dans des stations témoins où le processus ne se manifeste pas : ces données concerneront non seulement les propriétés physiques et chimiques des profils de sols mais aussi les caractéristiques climatiques, telles que la durée d'ensoleillement, la pluviométrie, la température, qui influent de façon décisive sur les phénomènes d'exsudation racinaire.

Parallèlement, on entreprendra une exploration microbiologique préliminaire des habitats les plus intéressants, en particulier litières ou rhizosphères. L'ensemble des données ainsi obtenues est éventuellement soumis à une analyse statistique (corrélations de rang, regroupement en constellations, suivant des méthodes telles que celles de AUBRY et al., 1972) qui permet d'asseoir les hypothèses qui seront testées dans la 2ème et la 3ème étape.

(2) Deuxième étape : étude expérimentale au laboratoire ou en serre. Cette étude consistera d'abord à simuler aussi parfaitement que possible les conditions mésologiques déterminées in situ afin de déclencher l'apparition sur la plante des symptômes de dépérissement. Bien entendu, on devra vérifier au départ la nature biologique de ce processus et, ultérieurement, lorsque se superposent des processus microbiens et non microbiens dans le sol (ce qui est fréquent), chercher à déterminer la part relative des processus microbiens, physiques ou chimiques. L'expérimentation devra porter d'abord sur des systèmes sol + plante qui permettront, en principe, de déceler les facteurs majeurs induisant le phénomène. On aura ensuite recours à des modèles simplifiés (tels que les systèmes sol + cultures microbiennes pures,

---

\* concernant le milieu.

plante + culture microbienne pure ou mixte, etc...) afin d'élucider les mécanismes.

(3) Troisième étape : Evaluation de l'activité biologique in situ;

Il s'agit-là d'une phase particulièrement importante puisqu'elle a pour but :

- de vérifier la signification écologique du phénomène étudié au laboratoire,
- de mesurer l'activité effective - avec ses variations - du groupe, de l'espèce ou de la souche microbienne incriminée.

Les méthodes de mesure d'activité microbienne in situ, dont on manquait encore il y a quelques années, se perfectionnent. Parmi les plus récentes, citons, à titre d'exemple, la méthode autoradiographique d'étude de la décomposition des résidus végétaux dans les sols (GROSSBARD, 1969), la méthode de détermination de l'activité fixatrice brute de  $N_2$  (BALANDREAU et DOMMERGUES, 1971). Signalons, d'autre part, la mise au point d'une méthode d'évaluation in situ des densités microbiennes dans le cas des bactéries sulfato-réductrices et sulfo-oxydantes (MOURARET, 1971).

### III - VARIATIONS DE L'ACTIVITE MICROBIENNE DANS LES SOLS ; SES CONSEQUENCES AGRONOMIQUES

L'activité microbienne dans les sols est, on l'a vu, régie en partie par les plantes ; mais, bien entendu, elle dépend aussi de l'intervention des facteurs mésologiques (facteurs édaphiques et facteurs climatiques). Inversement, les microorganismes exercent une influence directe ou indirecte sur les plantes et, à ce titre, les variations de leur niveau d'activité <sup>intéressent</sup> au plus haut point l'agronome. Nous donnons ci-dessous des exemples précis des conséquences agronomiques d'hyperactivité microbienne ou, au contraire, d'insuffisante d'activité.

#### 1. Hyperactivité microbienne

##### a. Biodégradation excessive des résidus végétaux et de la matière organique humifiée dans les sols méditerranéens et tropicaux

C'est un des soucis majeurs de l'agronome de conserver et, si possible, d'accroître le stock de matière humique dans les sols, condition essentielle du maintien d'une structure convenable et de diverses autres propriétés favorables à la production végétale dont certaines sont encore mal élucidées (par ex. résistance à la sécheresse). Or, en milieu

tropical ou méditerranéen, la température du sol est bien supérieure à celle des sols tempérés et dès que l'humidité atteint un niveau suffisant (bien inférieur d'ailleurs à celui nécessaire à la croissance des plantes), la microflore tellurique intervient très activement pour minéraliser non seulement les résidus végétaux, mais aussi la matière organique humifiée (déshumification) ; seuls font exception les sols de tourbière et certains types de sols forestiers.

#### b. Nitrification excessive

On admet généralement qu'il existe une corrélation positive (une corrélation quelle qu'elle soit n'implique pas obligatoirement une relation de cause à effet) entre la fertilité d'un sol et son activité nitrifiante. En fait, la nitrification peut présenter plus d'inconvénients que d'avantages dans des sols favorables à une dénitrification active et/ou un drainage important. L'un ou l'autre processus sont à l'origine de pertes d'azote telles que le rendement des engrais azotés (urée, engrais ammoniacaux) peut tomber au-dessous de 50 %.

Par définition, la dénitrification n'apparaît que lorsque l'azote minéral du sol est sous forme nitrique, c'est-à-dire préalablement nitrifié ; elle est tout particulièrement favorisée dans les cultures à hydromorphie temporaire.

Le drainage de l'azote minéral du sol se fait essentiellement sous forme nitrique, puisque l'azote ammoniacal est retenu par le complexe absorbant ; le drainage est facilité par certaines propriétés physiques des sols - par ex. forte teneur en sables grossiers - et une pluviométrie élevée ; dans certaines bananeraies sur sols ferrallitiques de Côte d'Ivoire, les pertes par drainage d'azote nitrifié dépassent 50 kg/ha/an. Dans la plupart des sols forestiers de région tropicale humide ou tempérée la nitrification est inhibée par l'acidité et souvent par certains composés hydrosolubles des litières ; lors du défrichement de tels sols, pour leur mise en culture, ces composés inhibiteurs disparaissent rapidement, d'où levée de l'inhibition de la nitrification, les pertes par lessivage atteignant alors 57 kg/ha/an (SMITH et al., 1968).

#### c. Synthèse microbienne de composés phytotoxiques

Ces composés agissent directement sur la plante inhibant ou retardant sa croissance ou provoquant sa mort suivant différents mécanismes. Les composés phytotoxiques peuvent résulter de la

transformation de précurseurs d'origine végétale ou de la transformation de composés inorganiques accumulés dans le sol.

(1) Transformation de précurseurs d'origine végétale

Tel est le cas de la transformation par la microflore du sol de l'amygdaline (constituant normal de l'écorce de la racine de pêcher) en benzaldéhyde, composé particulièrement phytotoxique. On attribue la fatigue des sols de vergers de pommiers non seulement à l'accumulation de phlorozine (constituant normal de l'écorce de racine de pommier) mais aussi à l'accumulation des produits de décomposition de cette substance par la microflore du sol, en particulier de l'acide p-hydroxybenzoïque, inhibiteur actif de la croissance racinaire (BÖRNER, 1960). La patuline - inhibiteur puissant de la croissance du blé - est synthétisée abondamment dans les sols mouilleux, à partir des chaumes, par divers champignons, dont Penicillium urticae (McCALLA et al., 1963 ; NORSTADT et McCALLA, 1971).

(2) Transformation de composés inorganiques préexistant dans le sol

L'exemple que nous donnons ci-dessous concerne la réduction des sulfates en hydrogène sulfuré au niveau de la rhizosphère ou de la sphère. Il est bien connu que l'activité des bactéries sulfato-réductrices est subordonnée à la conjonction des 3 conditions suivantes : (1) présence de sulfates (accepteur terminal d'électrons), (2) anaérobiose stricte, (3) présence d'une source d'électrons. Or, ces 3 conditions sont remplies simultanément dans la rhizosphère de plantes installées dans des sols à sulfates, sols salins notamment (première condition) caractérisés par une densité élevée apparente, lorsque la diffusion de l'oxygène est bloquée par un engorgement résultant d'une irrigation mal conduite et/ou d'une pluviométrie excessive (deuxième condition) et lorsque des variations climatiques particulières, telles que la succession d'une période d'insolation intense à une période de forte nébulosité, provoquent une décharge importante d'exsudats racinaires, source d'électrons pour les bactéries sulfato-réductrices (troisième condition). La production par ces bactéries d'hydrogène sulfuré est alors telle que des symptômes de dépérissement se manifestent rapidement sur les plantes : il s'agit d'un flétrissement affectant d'abord les feuilles périphériques puis progressant vers l'axe principal ; ce flétrissement est suivi d'un brunissement; mais le dessèchement n'apparaît que beaucoup plus tard. En même temps, les racines se recouvrent d'une gaine noire de sulfure de fer. En moins de 8-10 jours après l'apparition des premiers signes de flétrissement, les plantes meurent. Lors du ressuyage du sol,

la gaine de sulfure disparaît rapidement par réoxydation et les quelques plantes qui ont survécu continuent à croître normalement ; cette dernière observation confirme qu'il ne s'agit pas d'une maladie parasitaire mais d'une maladie physiologique. Le pourcentage des cultures <sup>de fèves</sup> détruites par sulfato-réduction dans les sols salins tunisiens peut atteindre 50 et même 100 % dans certaines parcelles. La luzerne est également affectée, mais les dégâts sont en général moins étendus. Des non-légumineuses sont également atteintes : maïs, coton, sorgho, par exemple.

La sulfato-réduction rhizosphérique a été décrite pour la première fois en Tunisie (DOMMERGUES et al., 1969) ; on l'a décrite ultérieurement au Sénégal dans des conditions édaphiques voisines (JACQ, 1972, communication personnelle). Ce processus pourrait être responsable du dépérissement des Citrus signalé par FORD (1965) et de certaines maladies physiologiques du riz (cf par ex. VAMOS, 1959 ; BOULAINÉ, 1960 ; TAKAI et KAMURA, 1966).

La sulfato-réduction peut se manifester avec une intensité considérable dans la sphère rhizosphérique et provoquer la destruction des semences dans tous les sols à structure battante et renfermant des sulfates lorsque les semis sont suivis de pluies abondantes provoquant l'engorgement du sol.

D'autres produits du métabolisme microbien peuvent être toxiques pour les végétaux, citons, entre autres, les nitrites qui s'accumulent notamment dans le cas de fumures ammoniacales excessives appliquées à des sols calcaires ou l'acide sulfurique, produit de l'oxydation biologique ou chimique des sulfures, qui s'accumulent dans les sols alluviaux marins - tels que les sols à mangrove - si le drainage est mal conduit.

## 2. Activité microbienne insuffisante

### a. Biodégradation insuffisante des résidus végétaux et

Certaines litières forestières se biodégradent mal et donnent naissance à une accumulation de matière organique désignée sous le nom de mor ; la non-activité des microorganismes décomposeurs (cellulolytiques, ligninolytiques, etc...) peut résulter soit d'une récalcitrance caractérisée des litières elles-mêmes, soit de certaines carences (en phosphate par ex.), soit de l'intervention de facteurs inhibant l'activité microbienne (température basse, acidité, substances anti-microbiennes d'origine végétale (cf par ex. BECK et al., 1969) ou d'origine microbienne, notamment fongique (cf par ex. GADGIL et GADGIL, 1971). La non-biodégradation des litières se traduit par un blocage sous forme inassimilable des éléments

nutritifs nécessaires à la plante, l'azote notamment, d'où dépérissement de la végétation.

b. Biodégradation insuffisante ou nulle de composés phytotoxiques apportés par les pesticides ou les résidus de récolte

Nous évoquons ici seulement pour mémoire le cas des herbicides qui a fait l'objet de très nombreux travaux (cf par ex. la revue d'ALEXANDER, 1968) en attirant toutefois l'attention sur le fait, souvent négligé, que la vitesse de biodégradation dépend, beaucoup plus qu'on ne l'admet en général, des conditions édaphiques : c'est ainsi que dans un sol pedzologique sableux pauvre en matière organique, la rémanence d'un pesticide sera beaucoup plus longue que dans un sol alluvial argileux riche en matière organique, d'où possibilité plus élevée d'arrière-effets dans le premier sol que dans le second.

L'accumulation de composés phytotoxiques inhibiteurs de la croissance végétale apportés au sol par les résidus de récolte est encore peu connue bien que certains auteurs en aient abordé l'étude : coumarine apportée par Anthoxanthum odoratum (RIVIERE et CHAUSSAT, 1966), acide p-coumarique apporté par le maïs (HENNEQUIN et JUSTE, 1967 ; RIVIERE et al., 1970) ; ces derniers auteurs attribuent la "fatigue des sols" de maïs dans le Sud-Est de la France, à l'accumulation de ce composé phénolique dans les sols. Au Sénégal, CHOPART et NICOU (1971) ont montré que dans les sols sableux (sols à kaolinite sur continental terminal) toute culture de sorgho induit sur la culture suivante (sorgho ou coton) une diminution de la croissance et des baisses de rendement impressionnantes. On ignore encore la nature et l'origine de la ou des substances responsables de cet effet dépressif. Une étude déjà ancienne de BREAZEALE (1924) consacrée aux arrière-effets nocifs du sorgho suggère qu'il s'agirait de produits de décomposition des tissus végétaux et non de produits préexistant dans ces tissus. Une enquête effectuée au Sénégal par les deux auteurs précédemment cités a révélé que la fatigue des sols, après culture de sorgho, n'apparaissait jamais dans les sols renfermant des argiles de type montmorillonite, vraisemblablement parce que dans de tels sols, la détoxification est beaucoup plus rapide, soit par adsorption des composés phytotoxiques sur les argiles, soit par suite d'une biodégradation plus active dans ces types pédologiques. L'expérience a montré d'autre part que la fatigue des sols pouvait être levée partiellement par une application massive d'engrais minéraux ou de chaux et totalement par une fumure organique (fumier de ferme): la seule

hypothèse explicative du succès de ces traitements réside dans l'accélération de la biodégradation des substances phytotoxiques (cf infra).

c. Nitrification insuffisante

Pour certaines plantes, comme le mil, la nutrition à dominante nitrique est nettement supérieure à la nutrition à dominante ammoniacale (JACQUINOT, 1970). Si la fumure est apportée sous forme d'urée ou d'azote ammoniacal et si la nitrification du sol est peu active, la plante risque de souffrir d'un déséquilibre nutritionnel qui se traduit par une baisse du rendement en grain consécutif à une augmentation du nombre d'épis vides. Un tel déséquilibre se manifeste dans les cultures de mil au Sénégal, lorsque le semis est retardé de 2 à 3 semaines par rapport au démarrage de la saison des pluies ; ce retard empêcherait, semble-t-il, l'installation dans la rhizosphère d'une microflore nitrifiante suffisamment active (GANRY, 1971).

d. Antagonisme insuffisant vis-à-vis des microorganismes pathogènes des racines

On attribue, à juste titre souvent, le développement de microorganismes pathogènes des racines, à une insuffisance de l'activité de la microflore saprophyte rhizosphérique, antagoniste de la microflore pathogène. Expérimentalement, on peut réaliser un modèle extrême simulant cette situation en inoculant simultanément une même plante cultivée dans un sol stérile et dans un sol non stérile : l'infection est beaucoup plus grave dans le premier cas. Bien entendu, dans les sols en place, cette situation n'existe pas normalement, mais elle peut s'en rapprocher : c'est en particulier le cas de sols tropicaux ou méditerranéens maintenus en jachère nue, où par suite d'une biodégradation rapide de la matière organique, la microflore tellurique régresse considérablement.

#### IV - MAITRISE PAR L'AGRONOME DE L'ACTIVITE MICROBIENNE DANS LES SOLS

Pour maîtriser l'activité microbienne dans les sols, trois voies s'ouvrent à l'agronome : la première consiste à agir sur les propriétés physiques et chimiques des sols ; la deuxième consiste à agir directement sur certains secteurs de la microflore tellurique soit en lui fournissant les substrats qui lui sont nécessaires, soit en introduisant des souches nouvelles, soit au contraire en supprimant certains secteurs de la micro-

flore par stérilisation partielle; la troisième consiste à agir sur la microflore du sol par l'intermédiaire des plantes.

L'expérience suivante due à BLONDEL (1970) met bien en évidence les deux premières possibilités en ce qui concerne la fixation symbiotique de  $N_2$  par l'arachide, l'intervention sur les propriétés chimiques consistant ici dans le chaulage, l'intervention sur la microflore consistant dans l'inoculation :

1) <u>Matière sèche</u> (g)		Inoculation	
		0	+
Chaulage	0	3,5	3,9
	+	4,2	5,6

2) <u>N total de l'arachide</u> (mg)		Inoculation	
		0	+
Chaulage	0	68	106
	+	103	148

#### 1. Action sur les propriétés physiques et chimiques des sols

Il n'y a pas lieu d'insister ici sur les techniques culturales utilisées pour modifier les propriétés physiques et chimiques des sols, telles que labour, drainage et irrigation, applications d'engrais minéraux. Signalons seulement que les modifications des propriétés des sols ainsi obtenues concernent non seulement les plantes supérieures, mais aussi (c'est ce que l'on oublie trop souvent) les microorganismes telluriques. On vient de citer le cas de l'effet du <sup>chaulage</sup> sur l'activité des Rhizobium. De nombreux autres exemples peuvent être fournis. C'est ainsi que la culture en billon du riz - tel <sup>qu'elle</sup> est pratiquée par le paysan de Basse Casamance - a pour effet d'éliminer les accidents dus à l'activité des bactéries sulfato-réductrices. Suivant leur nature, les engrais minéraux peuvent provoquer la stimulation ou l'inhibition de certains secteurs de la microflore du sol : alors que les engrais phosphatés favorisent les microorganismes fixateurs de  $N_2$ , les engrais azotés minéraux, contrairement semble-t-il à certaines formes d'engrais azotés organiques (HARDY et al., 1972), inhibent cette activité par répression de la synthèse de la nitrogénase chez ces microorganismes ; le problème dans ce <sup>dernier</sup> cas consiste donc à rechercher les formes d'engrais ou les modes d'application (placement) compatibles avec l'activité des microorganismes fixateurs de  $N_2$ .

## 2. Action directe sur la microflore du sol

### a. Fourniture de substrats spécifiques à certains secteurs de la microflore du sol

Pour stimuler une souche, une espèce ou un groupe de microorganismes dans le sol, une des méthodes les plus efficaces consiste à lui fournir les substrats, sources d'énergie et de carbone, qui lui sont nécessaires. Cette méthode a été utilisée en particulier pour stimuler la microflore antagoniste de pathogènes des racines (lutte biologique) et pour détoxifier les sols. Pour illustrer la première application, on peut citer l'expérience de MITCHELL (1963) ayant pour but le développement dans le sol d'une microflore antagoniste du Fusarium de la tomate. MITCHELL est parti de l'hypothèse que la chitine, constituant des parois des cellules de Fusarium, pourrait être lysée dans le sol si celui-ci renfermait une population dense et active de microorganismes chitinolytiques. D'où l'idée de stimuler cette microflore particulière en enrichissant le sol en chitine ; effectivement, lorsque cette substance a été incorporée au sol (sous forme de poudre de carapace de homard), les attaques de Fusarium ont considérablement régressé par suite de la stimulation de la microflore antagoniste (actinomycètes) de ce champignon pathogène.

Un exemple de détoxification des sols nous est fourni par les observations au champ de CHOPART et NICOU (1971), déjà cités, d'où il ressort que l'apport de fumier de ferme\* peut lever l'effet dépressif (fatigue) dû aux résidus de sorgho. Bien que les recherches sur le mécanisme de cette détoxification ne soient encore que dans la phase exploratoire, il est permis de penser que le fumier a servi de substrat à des microorganismes capables de co-métaboliser la substance toxique apportée par les résidus de sorgho.

### b. Introduction de souches microbiennes : problème des engrais microbiens

Pour accélérer un processus microbien favorable au développement des plantes -accroissant par exemple la teneur du sol en éléments nutritifs ou protégeant les plantes contre des pathogènes - on peut être amené à envisager l'introduction dans le sol ou la rhizosphère d'une ou plusieurs souches particulièrement actives. Précisons dès maintenant qu'il

---

\* Des composts pourraient vraisemblablement jouer le même rôle.

s'agit ici exclusivement de souches de microorganismes non symbiotiques ; en d'autres termes, nous n'évoquerons pas sous cette rubrique le cas des inoculations des légumineuses avec les Rhizobium. On désigne souvent les inoculum de microorganismes non symbiotiques sous le terme d'engrais microbiens ou d'engrais bactériens. On peut en distinguer deux types principaux : (1) ceux qui sont appliqués à la surface du sol, (2) ceux qui sont introduits au niveau des graines ou des racines pour coloniser la rhizosphère. En ce qui concerne le premier type, citons par exemple l'inoculation des sols de rizière avec Tolypothrix tenuis (ALEXANDER, 1971); le deuxième type est illustré par l'inoculation de graines de blé ou de maïs avec des bactéries solubilisant le potassium des silicates (BARBIER, 1968). Dans l'un et l'autre cas les rendements en grain et matière sèche ont été accrus. Mais il n'en est pas toujours ainsi et l'on cite de nombreux essais d'applications d'engrais microbiens dans la rhizosphère qui se sont traduits seulement par de très faibles modifications des rendements.

Dans ces conditions, que faut-il penser de l'avenir des engrais microbiens ? En ce qui nous concerne, nous estimons que les échecs ou demi-échecs rencontrés jusqu'à présent, proviennent essentiellement de la méconnaissance des lois fondamentales régissant les interactions entre les plantes et les microorganismes au niveau de la rhizosphère. L'on ne peut espérer maîtriser l'emploi des engrais microbiens que lorsque l'on aura approfondi des mécanismes encore mal élucidés, (tels que exsudation racinaire, production de mucigel par les racines) et mis au point des méthodes de sélection des souches microbiennes aptes à coloniser les racines, de conservation de ces souches dans le sol, d'inoculation (potentiel d'inoculum, apport conjoint d'un substrat) etc... Divers groupes de chercheurs se penchent actuellement sur ces problèmes fondamentaux et l'on peut espérer légitimement que la prochaine décennie verra la mise en oeuvre de techniques plus sûres d'application des engrais microbiens en agriculture.

### c. Stérilisation partielle

La stérilisation partielle par voie physique (chaleur notamment) ou chimique a pour but essentiel d'éliminer des organismes nuisibles. C'est ainsi que la plupart des champignons, bactéries et virus pathogènes sont détruits à 75°C de même que les insectes et nématodes. Mais à côté de cet effet principal, la stérilisation partielle exerce un effet secondaire consistant en des modifications de l'équilibre biologique du sol, favorisant la prolifération et l'activité de certains groupes ou

espèces microbiennes. Ce bouleversement de l'équilibre biologique peut être bénéfique ; tel est le cas des effets secondaires du traitement au sulfure de carbone de sols envahis par un champignon pathogène : Armillaria mellea ; la stérilisation partielle favorise la colonisation massive du sol avec Trichoderma viride, champignon antagoniste qui élimine Armillaria mellea. Le bouleversement de l'équilibre biologique par la stérilisation partielle peut, au contraire, être nuisible pour les plantes ; ainsi, d'après MOULINIER (1965), la stérilisation par la chaleur d'un sol calcaire du Sud-Est de la France détruit secondairement les microorganismes nitrificateurs d'où élévation anormale du pH (9,0), accumulation excessive d'ammonium et, après réinoculation spontanée par la microflore nitrifiante, accumulation des nitrates, d'où dépérissement des plantes. Ces exemples montrent que la stérilisation partielle constitue un outil - parfois difficile à manier - permettant non seulement l'élimination de certains microorganismes, mais aussi l'installation d'autres espèces microbiennes.

La combinaison des techniques de stérilisation, d'inoculation et, éventuellement, d'apports de substrats spécifiques, devrait permettre d'orienter encore plus efficacement l'activité de la microflore tellurique que l'une ou l'autre de ces techniques appliquée séparément.

### 3. Action par l'intermédiaire des plantes

Il est possible à l'agronome d'agir sur la microflore du sol par l'intermédiaire de la rhizosphère des plantes ; deux modes d'action peuvent être envisagés : (1) applications foliaires de composés susceptibles de modifier qualitativement et quantitativement les exsudats racinaires d'une plante donnée, (2) introduction dans la rotation culturale de variétés ou d'espèces végétales libérant dans le sol des exsudats ou apportant des résidus racinaires capables de modifier l'équilibre des micropopulations dans les sols. Dans l'un et l'autre cas, on se trouve ramené au problème, déjà évoqué, de l'influence de l'apport au sol, de substrats spécifiques à certaines espèces ou souches microbiennes. Nous nous contenterons donc de donner ici un exemple concernant chacune des deux éventualités.

#### (1) Applications foliaires

Les applications foliaires de nombreuses substances organiques ou minérales changent la nature et l'importance des exsudats racinaires, de sorte que la composition et l'activité de la microflore

rhizosphérique peuvent être transformées profondément par ces traitements. Ce processus a été mis à profit par HORST et HERR (1962) pour provoquer la prolifération, dans la rhizosphère de jeunes plants de maïs, d'actinomycètes antagonistes de Fusarium, la substance utilisée pour l'application foliaire étant l'urée.

(2) Introduction, dans la rotation culturale, d'une plante favorisant ou inhibant l'activité d'un groupe ou d'une espèce microbienne

Il résulte, des recherches effectuées par DÖBEREINER et al., (1972), que la stimulation de la fixation libre de  $N_2$  dans les prairies pourrait être obtenue par l'introduction de cultivars tétraploïdes de Paspalum notatum, caractérisés par la production, à la surface des racines, d'un mucigel assez abondant hébergeant une population active d'Azotobacter paspali, alors que les cultivars diploïdes de P. notatum n'hébergent pas cette bactérie fixatrice. La stimulation par certaines espèces végétales des espèces microbiennes antagonistes de parasites des racines est depuis longtemps mise à profit dans le cadre des rotations culturales ; on pourra se reporter, à ce sujet, à l'ouvrage de KRASILNIKOV (1958).

#### V - CONCLUSION

Les progrès de la microbiologie du sol réalisés au cours de la dernière décennie dans le domaine conceptuel et dans le domaine plus particulier des interactions entre les plantes et la microflore du sol sont certes encore insuffisants. De nouvelles recherches intégrées impliquant la collaboration étroite des microbiologistes, phytophysiologistes, phyto-généticiens, pédologues et agronomes sont indispensables et urgentes. Mais les résultats obtenus jusqu'à présent permettent déjà de proposer des hypothèses explicatives concernant certains des mécanismes qui sont à l'origine des difficultés soulevées par la mise en valeur des sols tropicaux ou méditerranéens. Sans nier, bien entendu, l'influence considérable de certains facteurs physiques (régime hydrique par exemple) ou chimiques, on découvre actuellement que, dans ces sols, les microorganismes jouent un rôle beaucoup plus important qu'on ne l'imaginait il y a quelques années encore : en effet, la microflore du sol - ou plutôt certains secteurs ou certaines espèces ou souches microbiennes - peut, suivant les cas, faire preuve d'une

activité excessive ou insuffisante, bénéfique ou nuisible. Quelques-uns des problèmes posés par l'intervention des processus microbiens dans le sol ont été résolus empiriquement. Mais beaucoup n'ont pas encore été totalement élucidés ; toutefois, nous connaissons maintenant les principes généraux sur lesquels pourront être, à l'avenir, fondées des techniques élaborées donnant à l'agronome une plus grande maîtrise de la vie microbienne dans les sols.

#### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALEXANDER (M.) - 1968 - Degradation of pesticides by soil bacteria. In The Ecology of Soil Bacteria (Gray and Parkinson, ed.), University Press, Liverpool, 270-289.
- ALEXANDER (M.) - 1971 - Microbial Ecology (Wiley and Sons, Inc., ed.), New-York.
- AUBRY (Anne-Marie), VAN DEN DRIESSCHE (R.), BAUZON (Danièle), PERRAUD (A.) et DOMMARGUES (Y.) - 1972 - Use of a rank distance matrix followed by clustering and rank correlation tests in the study of respirometric and enzymatic data from tropical forests. Proc. Symposium "Modern Methods in the Study of Microbial Ecology", Uppsala.
- BALANDREAU (J.) et DOMMARGUES (Y.) - 1971 - Mesure in situ de l'activité nitrogénasique. C.R. Acad. Sci., Paris, 273, D, 2020-2023.
- BARBER (D.A.) - 1968 - Microorganisms and the inorganic nutrition of higher plants. Pl. Physiol. ann. rev., 19, 71-88.
- BECK (Geneviève), DOMMARGUES (Y.) et VAN DEN DRIESSCHE (R.) - 1969 - L'effet-litière. II. Etude expérimentale du pouvoir inhibiteur des composés hydrosolubles des feuilles et des litières forestières vis-à-vis de la microflore tellurique. Oecol. Plant., 4, 237-266.
- BLONDEL (D.) - 1970 - Relation entre le "nanisme jauné" de l'arachide en sol sableux (Dior) et le pH. Définition d'un seuil de l'activité du Rhizobium. Agron. trop., 25, 589-595.
- BÖRNER (H.) - 1960 - Liberation of organic substances from higher plants and their role in the soil sickness problem. Bot. rev. 26, 393-424.
- BOULAINÉ (J.) - 1960 - Les maladies physiologiques du riz. Bull. Inf. Riziculteurs de France, 16 p.
- BREAZEALE (J.F.) - 1924 - The injurious after-effects of sorghum. J. amer. Soc. agron., 16, 689-700.
- CASIDA (L.E. Jr.) - 1968 - Methods for the isolation and estimation of activity of soil bacteria. In The Ecology of Soil Bacteria, an International Symposium, (Gray and Parkinson, ed.), Liverpool University Press, 97-122.

- CHOPART (J.L.) et NICOU (R.) - 1971 - Effet dépressif de cultures répétées du sorgho dans les sols sableux du Sénégal. Premiers essais d'explication. Séminaire CSTR/OUA, Dakar (Doc. ronéot., I.R.A.T./Sénégal).
- DÖBEREINER (Johanna), DAY (J.M.) et DART (P.J.) - 1972 - Nitrogenase activity and oxygen sensitivity of the *Paspalum notatum* - *Azotobacter paspali* association. J. Gen. Microbiol. (sous presse)
- DOMMARGUES (Y.) et MANGENOT (F.) - 1970 - Ecologie microbienne du sol, Masson, Paris.
- DOMMARGUES (Y.), COMBREMONT (R.), BECK (Geneviève) et OLLAT (C.) - 1969 - Note préliminaire concernant la sulfato-réduction rhizosphérique dans un sol salin tunisien. Rev. Ecol. Biol. Sol, 6, 115-129.
- FORD (H.W.) - 1965 - Bacterial metabolites that affect citrus root survival in soils subject to flooding. Proc. amer. Soc. Horticult. Sc., 86, 205-212.
- GADGIL (R.L.) et GADGIL (P.D.) - 1971 - Mycorrhiza and litter decomposition. Nature, London, 233, p. 133.
- GANRY (F.) - 1971 - Le problème date de semis du mil en zone tropicale. Séminaire CSTR/OUA, Dakar (Doc. ronéot., I.R.A.T./Sénégal).
- GRAY (T.R.G.) et WILLIAMS (S.T.) - 1971 - Microbial productivity in soil. Symposia of the Society for General Microbiology, 21. Microbes and Biological productivity, 255-286.
- GROSSBARD (E.) - 1969 - A visual record of the decomposition of <sup>14</sup>C-labeled fragments of grasses and rye added to soil. J. Soil Sci., 20, 38-51.
- HARDY (R.W.F.), BURNS (R.C.) et HOLSTEN (R.D.) - 1972 - Applications of the acetylene-ethylene assay for measurement of nitrogen fixation. Soil Biochem. Biol., (sous presse).
- HENNEQUIN (J.R.) et JUSTE (C.) - 1967 - Présence d'acides phénols libres dans le sol. Etude de leur influence sur la germination et la croissance des végétaux. Ann. agron., 18, 545-569.
- HORST (R.K.) et HERR (L.J.) - 1962 - Effect of foliar urea treatment on numbers of actinomycetes antagonistic to *Fusarium roseum*, *F. cerealis* in the rhizosphere of corn seedlings. Phytopathology, 52, 423-427.
- HORVATH (R.S.) et ALEXANDER (M.) - 1970 - Cometabolism of m-chlorobenzoate by an *Arthrobacter*. Appl. Microbiol., 20, 254-258.
- JACQUINOT (L.) - 1970 - La nutrition minérale du mil. II. Influence du pH sur l'absorption nitrique et ammoniacale. Rapport C.N.R.A., Bambey.
- KRASILNIKOV (N.A.) - 1958 - Soil microorganisms and higher plants, (traduction anglaise, 1961). Office of Technical Services, U.S., Department of Commerce, Washington.
- MCCALLA (T.M.), GUENZI (W.D.) et NORSTADT (F.A.) - 1963 - Microbial studies of phytotoxic substances in the stubble-mulch system. Z. allg. Mikrobiol., 3, 202-210.
- MITCHELL (R.) - 1963 - Addition of fungal cell-wall components to soil for biological disease control. Phytopathology, 53, 1068-1071.

- MOULINIER (M.H.) - 1965 - Evolution des formes d'azote du sol après désinfection par la vapeur d'eau. C.R. Acad. Agric., 3, 149-158.
- MOURARET (M.) - 1971 - Etude biologique des eaux du barrage d'Ayame I en Côte d'Ivoire. O.R.S.T.O.M., Dakar (doc. ronéot.), 30 p.
- NORSTADT (F.A.) et McCALLA (T.M.) - 1971 - Effects of patulin on wheat grown to maturity. Soil Sci., 111, 236-243.
- RIVIERE (J.) et CHAUSSAT (R.) - 1967 - Libération de la coumarine par les microorganismes du sol. Ann. Inst. Pasteur, 113, 109-116.
- RIVIERE (J.), FROUARD (Y.) et CATROUX (G.) - 1970 - Influence d'enfouissements répétés de tiges de maïs sur la microflore bactérienne des sols. Ann. agron., 21, 403-420.
- SMITH (W.H.), BORMANN (F.H.) et LIKENS (G.E.) - 1968 - Response of chemotrophic nitrifiers to forest cutting. Soil Sci., 106, 471-473.
- TAKAI (Y.) et KAMURA (T.) - 1966 - The mechanisms of reduction in waterlogged paddy soil. Folia Microbiol., 11, 304-313.
- VAMOS (R.) et ANDO (M.) - 1960 - Ecological geographic factors influencing "straighthead" of rice plant. Acta Geograph., 4, 45-64.
-

## ERRATUM

---

- P. 2 - 15ème ligne, supprimer "en"
- P. 3 - 11ème ligne, supprimer astérisque  
14ème ligne, remplacer les 2 astérisques par 1 seul  
lère note infra-paginale à supprimer  
2ème note infra-paginale : 1 astérisque seulement
- P. 4 - 7ème ligne, dans la parenthèse ajouter "par ex." avant activité  
uréasique  
6ème ligne à partir du bas, ajouter après  $10^5$  "à  $10^6$ "  
4ème ligne à partir du bas, supprimer "(HAUCKE-PACEWICZOWA, 1970)"
- P. 6 - 19ème ligne, remplacer "corrélations de rang" par "corrélation des  
rangs"  
26ème ligne, après dépérissement, ajouter "ou de croissance mé-  
diocre"
- P. 8 - 13ème ligne, en fin de ligne ajouter "à"
- P. 9 - 13ème ligne, remplacer "Penicillum" par "Penicillium"  
23ème ligne, supprimer ",sols salins notamment"
- P. 11 - 11ème ligne, supprimer "sableux"  
12ème ligne, supprimer "argileux" et ajouter après riche "en ré-  
serves minérales et"
- P. 15 - 11ème ligne, remplacer "BARBIER" par "BARBER"
- P. 17 - 11ème ligne à partir du bas, ajouter "phytopathologistes" après  
généticiens  
7ème ligne à partir du bas, remplacer "considérable" par "directe  
sur les végétaux".
-