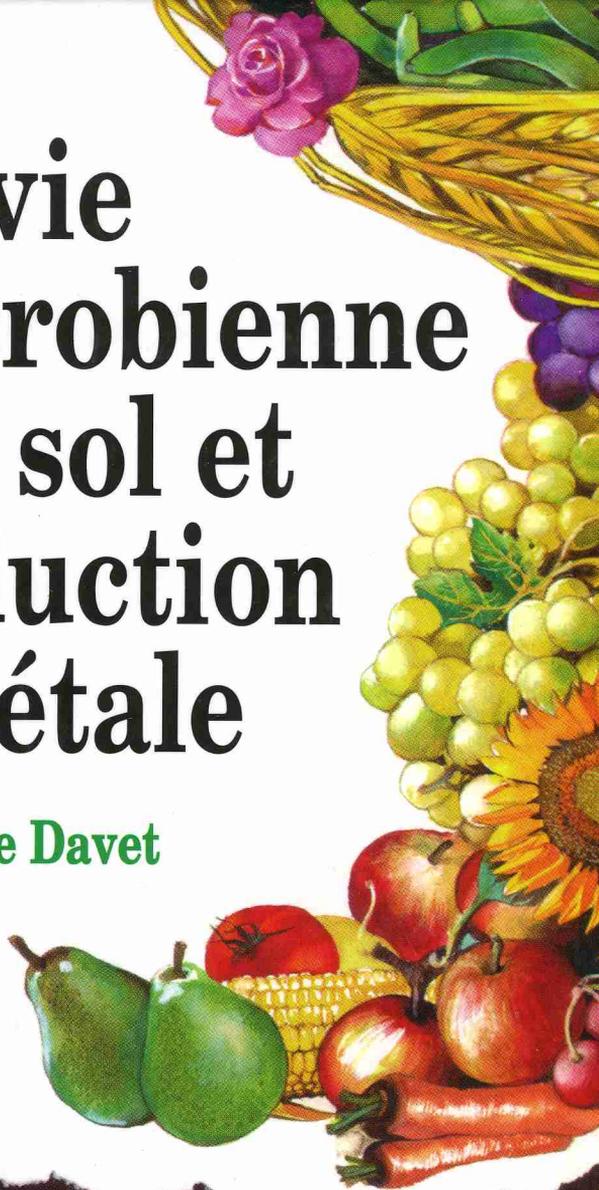


vie microbienne du sol et production végétale

Pierre Davet



MIEUX COMPRENDRE



INRA

EDITIONS

**vie
microbienne
du sol** Pierre Davet
**et production
végétale**

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
147, rue de l'Université - 75338 Paris Cedex 07

MIEUX COMPRENDRE

Ouvrages parus dans la même collection :

**Nutrition des ruminants domestiques.
Ingestion et digestion**

R. JARRIGE, Y. RUCKEBUSH
C. DEMARQUILLY, M.-H. FARCE,
M. JOURNET
1995, 921 p.

Sols caillouteux et production végétale

Raymond GRAS
1994, 178 p.

Biologie de la lactation

Jack MARTINET, Louis-Marie HOUDEBINE
1993, 587 p.

**Amélioration des espèces végétales
cultivées.**

Objectifs et critères de sélection

André GALLAIS, Hubert BANNEROT
1992, 768 p.

**La régression non linéaire : méthodes
et applications en biologie**

Sylvie HUET, Emmanuel JOLIVET,
Antoine MESSÉAN
1992, 250 p.

**L'épidémiologie en pathologie végétale :
mycoses aériennes**

Frantz RAPILLY
1991, 318 p.

**Principes d'amélioration génétique des
animaux domestiques**

Francis MINVIELLE
1990, 211 p.

**Cytogénétique des mammifères
d'élevage**

Paul C. POPESCU
1989, 114 p.

**Les oligo-éléments en agriculture et
élevage**

Yves COÏC, Marcel COPPENET
1989, 114 p.

Eléments de virologie végétale (épuisé)

Pierre CORNUET
1987, 208 p.

© INRA, Paris 1996

ISBN : 2-7380-0648-5

ISSN : 1144-7605

Le code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique. Toute reproduction, partielle ou totale, du présent ouvrage est interdite sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 3 rue Hautefeuille, Paris 6^e.

Avant-propos

Ce livre n'a certes pas la prétention d'être un traité d'écologie microbienne du sol. Il se propose simplement de donner un aperçu aussi clair et complet que possible des relations étroites qui existent entre les microorganismes du sol et le développement des végétaux. Ouvrage de culture générale, il décevra sans doute les nombreux spécialistes dont il ne fait qu'effleurer les domaines d'investigation. Cependant, à une époque où le travail de recherche exige une spécialisation de plus en plus poussée des chercheurs, il ne m'a pas semblé inutile d'esquisser une synthèse permettant de dégager quelques idées générales «car il est bien plus beau de savoir quelque chose de tout que de savoir tout d'une chose» (Pascal, *Pensées*).

Le texte, conçu pour être lu comme un ensemble, se divise en trois parties qui s'enchaînent logiquement. La première partie définit les principales caractéristiques du monde souterrain et décrit les microorganismes qui y vivent ainsi que les contraintes auxquelles l'environnement les soumet. La deuxième partie montre comment l'action des microorganismes peut modifier le milieu physico-chimique, les équilibres microbiologiques et le développement des plantes. La troisième partie envisage quelques moyens d'intervention permettant de limiter la prolifération des microorganismes nuisibles et de tirer le meilleur parti de l'activité des microorganismes auxiliaires.

Le nombre des références bibliographiques a été limité à l'essentiel de façon à ne pas alourdir le texte et, pour rendre la lecture plus facile, les informations qui ne sont pas considérées comme nécessaires pour une première approche ont été présentées dans des encadrés ou en petits caractères dans le corps de l'exposé. Pour une étude plus approfondie au contraire, un choix d'ouvrages de synthèse portant sur des aspects particuliers est proposé à la fin de chaque chapitre. Un index alphabétique détaillé permet par ailleurs d'entrer directement dans le texte si l'on désire des renseignements sur un sujet précis.

Claude Alabouvette, Michèle Davet-Frédia, Eric Ducelier et Christian Martin ont accepté de lire l'intégralité d'une première rédaction de ce manuscrit qui s'est largement enrichi de leurs remarques. Madame M.-M. Coûteaux, Messieurs J. Dalmasso, S. Gianinazzi, J. Guttierrez, T. Heulin, D. Mousain, J. Schmit et P. Signoret ont bien voulu corriger les chapitres correspondant à leurs spécialités. Avec B. Digat, J.-J. Drevon, S. Kreiter, P. Normand, Christine Poncet et la photothèque de l'INRA, ils ont contribué à l'illustration photographique. Josiane Peyre, enfin, a délaissé la pratique de la mycologie pour mettre en forme, avec une infinie patience, les versions successives de cet ouvrage. Que tous en soient bien sincèrement remerciés.

Ce livre s'adresse à mes amis praticiens et ingénieurs de terrain, aux jeunes chercheurs et aux étudiants dont l'attente m'a encouragé à m'engager dans cette entreprise. Mais il est dédié avant tout à la mémoire de Gérard Canal, maraîcher à Saint Estève. C'est pour répondre, trop tard, aux questions que son ardente curiosité lui faisait constamment poser que cette tâche a été entreprise.

Montpellier, avril 1995

Table des matières

Introduction	13
---------------------------	----

Le milieu « sol »

1. Les compartiments inertes	21
La fraction minérale solide	21
Les argiles	22
Conséquences des propriétés des argiles	23
<i>Capacité d'échange et effet tampon</i>	23
<i>Rétention d'eau</i>	24
<i>Adsorption de composés organiques</i>	24
<i>Effet sur la structure du sol</i>	25
La matière organique inerte	25
Origine	25
Propriétés de l'humus	26
Le complexe argilo-humique	26
La structure du sol	26
Définition	26
Les micro-agrégats	27
Les macro-agrégats	27
Les agrégats, biotope hétérogène	28
La phase liquide	30
Définition et composition	30
Disponibilité de l'eau	30
Le pH du sol	33
La phase gazeuse	33
Définition	33
Le potentiel d'oxydo-réduction	35
Pour un complément d'information	37
2. Les composants vivants du sol	39
Les Procaryotes	41
Appareil nucléaire	41

6 VIE MICROBIENNE DU SOL ET PRODUCTION VÉGÉTALE

Enveloppes	42
Nutrition	43
Chimiotaxie	44
Exigences écologiques	44
Classification	45
Isolement et dénombrement des Bactéries du sol	48
Les Eucaryotes	50
Caractères généraux	50
<i>Appareil nucléaire</i>	51
<i>Principales organelles</i>	51
<i>Bases de la classification</i>	52
Les Champignons	52
<i>Les hyphes</i>	52
<i>Le cytoplasme et les noyaux</i>	53
<i>Aspects génétiques</i>	53
<i>Formes asexuées de multiplication et de conservation</i>	55
<i>Nutrition</i>	55
<i>Chimiotaxie et chimiotropisme</i>	57
<i>Exigences écologiques</i>	57
<i>Classification</i>	58
<i>Isolement et dénombrement des Champignons du sol</i>	59
Les Protistes	60
<i>Les Algues</i>	60
<i>Les Protozoaires</i>	63
La microfaune	67
<i>Les Nématodes</i>	67
<i>Les microarthropodes : Collemboles et Acariens</i>	72
<i>Autres composants de la microfaune</i>	77
Les virus	78
Définition	78
Multiplication des virus	79
La lysogénie	79
Transduction et conversion	79
Écologie des virus	81
Les organes souterrains des plantes	81
Introduction	81
Rappel de l'anatomie des racines	81
Fonctions des racines	84
Le renouvellement des racines	85
Les autres organes souterrains	86
Pour un complément d'information	87
3. L'activité biologique du sol	89
La biomasse	89
Introduction	89

Méthodes directes d'évaluation de la biomasse	90
Méthodes indirectes d'évaluation de la biomasse	90
<i>Dosage du carbone minéralisé</i>	90
<i>Dosage de l'ATP</i>	91
<i>Ammonification de l'arginine</i>	92
<i>Mesure de l'activité des systèmes transporteurs d'électrons</i>	92
<i>Dosage des phospholipides</i>	92
<i>Autres techniques</i>	93
Mesures d'activités enzymatiques spécifiques	93
Les enzymes du sol	94
Introduction	94
Origine des enzymes du sol	94
Conséquences de l'adsorption des enzymes	95
Importance écologique	97
Pour un complément d'information	98
4. Les effets du milieu sur les microorganismes	99
Disponibilité de l'eau	99
Effets de la dessiccation	99
<i>Réduction des populations</i>	99
<i>Réduction de l'activité microbienne</i>	100
<i>Conséquences du dessèchement du sol</i>	101
Effets d'une réhydratation	101
Effets de la submersion	102
<i>Généralités</i>	102
<i>Submersion prolongée : exemple de la rizière</i>	102
<i>Effets d'un engorgement temporaire du sol</i>	105
Le pH	106
Relation entre le pH et les équilibres microbiens	106
Effets sur le développement et l'activité microbienne	106
Effet sur les charges superficielles des parois	107
La composition de l'atmosphère du sol	108
Effets de la teneur en oxygène	108
Effets du dioxyde de carbone	109
Effets de l'ammoniac	110
Effets des composés volatils émis par les racines	111
Effets des composés volatils émis par les semences en germination	111
Effets des composés volatils émis par des débris végétaux	113
Les argiles	113
Effet sur les populations	113
Effets sur le pouvoir infectieux	115
Effet sur l'entraînement vertical	117
La température	117
Effet direct de la température sur les microorganismes	117

Effet sur les équilibres microbiens	120
Effet sur les équilibres entre microbes et plantes	121
Les composés xénobiotiques	122
Généralités	122
Effet dépressif maximum et temps de rétablissement	122
Effet des pesticides	124
Autres facteurs	125
Ions métalliques	125
Pression	126
Pour un complément d'information	126

Les effets des microorganismes

5. Modifications des caractéristiques physico-chimiques du milieu sous l'effet des microorganismes	131
Effets sur le pH	131
Acidification du milieu	131
<i>Sulfo-oxydation</i>	131
<i>Nitrification</i>	132
<i>Synthèse d'acides organiques</i>	132
Alcalinisation du milieu	132
Effets sur la structure du sol	133
Liants d'origine microbienne	133
Rôle des hyphes mycéliennes	133
Améliorateurs biologiques de la structure	134
Les cycles minéraux	135
Le cycle du carbone	137
<i>Décomposition et minéralisation des substrats organiques</i>	137
<i>Immobilisation du carbone dans la biomasse</i>	139
<i>Formation de l'humus</i>	143
Le cycle de l'azote	145
<i>Fixation de l'azote atmosphérique</i>	147
<i>L'ammonification</i>	157
<i>La nitrification</i>	157
<i>La dénitrification</i>	159
Le cycle du phosphore	160
Le cycle du soufre	163
Action sur les composés xénobiotiques	165
Biodégradation	165
La biodégradation accélérée	168
Pour un complément d'information	169
6. Interactions entre microorganismes	171
Les types de relations possibles	171

Interactions entre deux populations	172
<i>Situations de type ++</i>	172
<i>Situations de type +0 ou 0+</i>	173
<i>Situations de type -0 ou 0-</i>	173
<i>Situations de type +- ou -+</i>	174
<i>Situations de type --</i>	184
Situations complexes	185
L'effet fongistatique des sols	187
Explication de l'effet fongistatique par l'action d'inhibiteurs	187
Explication de l'effet fongistatique par des phénomènes de compétition ...	188
<i>Cas des spores sans réserves</i>	188
<i>Cas des spores à réserves nutritives</i>	189
L'autolyse	190
Conséquences écologiques de la fongistase	191
Conclusion et généralisation	191
Les sols résistants	192
Les sols résistants aux <i>Fusarium oxysporum</i>	193
Les sols résistants à <i>Gaeumannomyces graminis</i> var. <i>tritici</i>	196
Pour un complément d'information	199
7 - Interactions entre microorganismes et plantes	201
Les microorganismes du sol et des substrats organiques	201
Immobilisation des éléments minéraux	201
Phénomènes de toxicité	201
<i>Phytotoxicité générale.</i>	201
<i>Phytotoxicité spécifique : les problèmes de replantation</i>	203
Les résidus de culture, source d'inoculum	204
Les microorganismes de la rhizosphère	206
La rhizosphère	206
<i>L'effet rhizosphère</i>	206
<i>Les flux énergétiques, fondement de l'effet rhizosphère</i>	207
<i>La rhizodéposition</i>	207
<i>Modulation de l'effet rhizosphère</i>	210
<i>Le pH de la rhizosphère</i>	211
<i>Autres caractéristiques de la rhizosphère</i>	215
<i>Conséquences de l'effet rhizosphère pour les microorganismes.</i>	216
La microflore rhizosphérique	217
<i>Les subdivisions de la rhizosphère</i>	217
<i>Conséquences pour les plantes de l'activité biologique dans la rhizosphère</i> ..	221
<i>Organismes utiles et dommageables</i>	223
<i>L'affinité rhizosphérique</i>	227
Les microorganismes qui colonisent la racine	230
De la levée de la microbiostase à l'infection	230
<i>La levée de la microbiostase</i>	230
<i>Le cheminement vers l'hôte</i>	231

<i>La fixation sur l'hôte</i>	232
<i>L'infection</i>	234
Les différents degrés de la relation entre plante et microorganisme	237
Quelques exemples de mutualisme entre plantes et microorganismes	239
<i>Les mycorhizes</i>	239
<i>Autres endophytes symbiotiques</i>	247
<i>Les symbioses associatives</i>	248
Les maladies d'étiologie complexe	249
Les complexes parasitaires	250
Les parasites opportunistes et les maladies de stress	252
Les maladies à vecteurs	253
<i>Vection par les Nématodes</i>	253
<i>Vection par les Champignons</i>	256
<i>Autres cas</i>	256
Aspects théoriques des relations entre les microorganismes du sol et les plantes	259
L'inoculum	259
<i>Définition</i>	259
<i>Mesure de la densité d'inoculum</i>	260
<i>Répartition de l'inoculum</i>	260
Le potentiel infectieux	263
<i>Le potentiel infectieux selon Garrett</i>	263
<i>Le potentiel infectieux selon les chercheurs français</i>	264
La modélisation de l'infection	266
<i>Progression de la maladie en fonction du temps</i>	267
<i>Relation infection-infestation</i>	268
<i>Forme et dimensions de la pathozone</i>	270
Pour un complément d'information	272

Les possibilités d'intervention

8. Pourquoi intervenir	277
Les microorganismes défavorables	278
Microorganismes parasites	278
<i>Fontes de semis</i>	278
<i>Parasites corticaux</i>	279
<i>Pourridiés</i>	280
<i>Maladies vasculaires</i>	280
<i>Galles et proliférations</i>	281
Microorganismes non parasites	283
<i>Microorganismes de la rhizosphère</i>	283
<i>Microorganismes du sol et des substrats</i>	283
Les microorganismes auxiliaires	284
Bactéries fixatrices d'azote	284
Mycorhizes	286
Biopesticides	288

Stimulateurs de croissance	290
Améliorateurs de la structure du sol	291
Microorganismes biodécomposeurs	291
Autres utilisations possibles	292
Pour un complément d'information	292
9. Interventions contre des organismes défavorables	295
Méthodes chimiques	295
Les fumigants	295
Traitements sélectifs	297
Utilisation de composés chimiques non biocides	300
<i>Leurres chimiques</i>	300
<i>Inhibiteurs d'enzymes</i>	300
Modifications du pH	301
Ozone	301
Méthodes physiques	302
Traitement par la chaleur	302
Solarisation	303
Submersion	305
Rayonnement ultra-violet	306
Méthodes culturales	307
Travail du sol	307
Maîtrise de l'eau	309
Systèmes culturaux	310
<i>La monoculture et ses conséquences</i>	310
<i>Les rotations culturales</i>	313
Amendements minéraux et organiques	315
<i>Les éléments minéraux</i>	315
<i>Les amendements organiques</i>	316
Culture hors-sol	318
Méthodes biologiques	319
Lutte biologique	319
<i>Destruction</i>	320
<i>Exclusion</i>	320
<i>Modification</i>	323
<i>Prémunition</i>	324
Lutte génétique	325
Pour un complément d'information	327
10. Utilisation de microorganismes auxiliaires	329
Choix des microorganismes	329
Critères d'efficacité	330
Compétitivité	331
Innocuité	332

Compatibilité	334
Association de plusieurs microorganismes auxiliaires	334
Production et mise en oeuvre des microorganismes auxiliaires	336
La production de l'inoculum	336
Le conditionnement	337
L'application	338
Pour un complément d'information	341
Conclusion	343
Références bibliographiques	345
Index	369

Introduction

Les premiers êtres vivants qui sortirent définitivement de l'océan primitif, il y a 400 millions d'années, pour partir à la conquête des terres émergées, étaient des organismes chlorophylliens. Sur ces rochers encore arides et déserts ils édifièrent les premiers assemblages de molécules organiques terrestres à partir d'eau, de sels minéraux et du gaz carbonique atmosphérique. Leurs descendants, toujours aussi frugaux, sont aujourd'hui encore la source de toute vie à la surface de la terre. Les plantes sont en effet des **producteurs primaires** de biomasse : elles synthétisent, grâce à leur aptitude à transformer l'énergie du soleil en énergie chimique, l'ensemble des molécules organiques dont elles ont besoin. Ces molécules, et l'énergie qu'elles contiennent, sont les éléments indispensables du développement de toute une succession d'organismes non-photosynthétiques. Des animaux herbivores ainsi que des organismes parasites vont en effet utiliser ce matériel pour l'édification de leur propre substance. Beaucoup de ces **consommateurs primaires** seront, plus tard, la proie de **consommateurs secondaires** qui pourront, à leur tour, être victimes de prédateurs et d'autres parasites.

Une faible partie du carbone incorporé dans la matière organique est minéralisée par la respiration des plantes et des animaux. Le reste, constitué par les débris végétaux non consommés, les déjections et les cadavres d'animaux, s'accumule à la surface du sol : 1 ha de sol forestier reçoit ainsi chaque année de 1 à 4 t de matière organique (masse sèche) en zone tempérée, de 12 à 20 t en zone tropicale humide. Mais les végétaux sont incapables de réutiliser les éléments immobilisés dans ces déchets : ils ne peuvent assimiler que des sels minéraux. C'est alors qu'interviennent les microorganismes **décomposeurs**. Capables de venir à bout des molécules les plus complexes, ils se chargent d'assurer le retour à l'état minéral de la matière organique résiduelle. Sans eux, les restes organiques s'accumuleraient jusqu'à l'épuisement du dioxyde de carbone atmosphérique, immobilisant les éléments minéraux fondamentaux et interdisant de ce fait la poursuite du développement végétal, et par conséquent de la vie. Les décomposeurs jouent donc un rôle de recyclage tout à fait essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes (fig. 1).

La productivité primaire d'un territoire, souci primordial d'un agronome, dépend du climat et de la richesse du sol en éléments assimilables par les plantes. Elle est donc en partie conditionnée par un recyclage correct de la matière organique : un écosystème, naturel ou cultivé, ne fonctionne normalement que si la vie microbienne y est active. Les microorganismes du sol s'acquittent le plus souvent de leurs fonctions de manière si satis-

faisante que l'on a tendance à oublier à quel point leur rôle est important. Il arrive cependant, parfois, que la mécanique s'emballle ou bien s'enraye, sous l'effet de facteurs naturels ou d'interventions humaines intempestives. On observe alors une baisse rapide de la fertilité et une dégradation de la structure du sol.

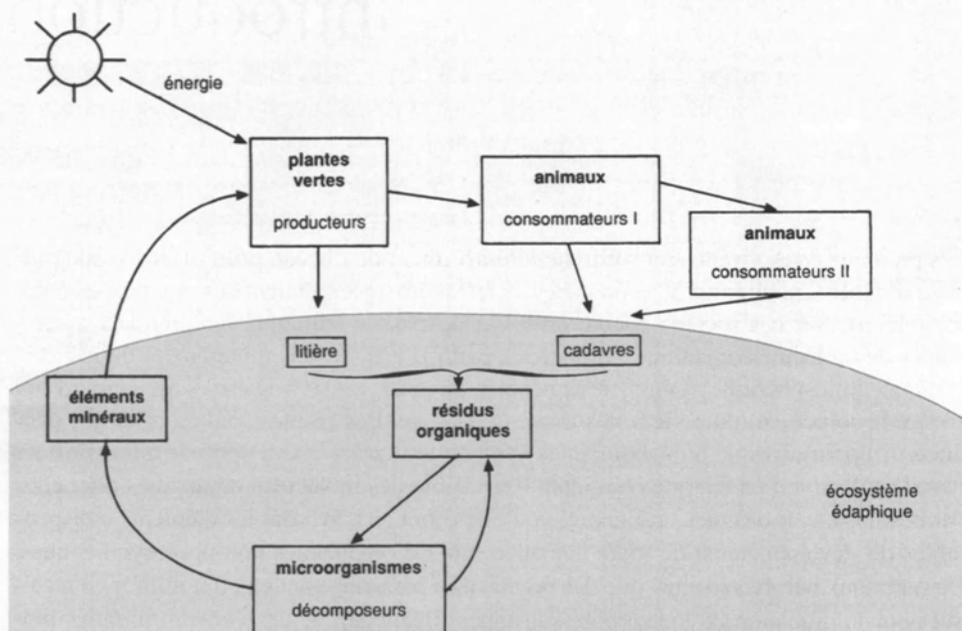


Figure 1. Les groupes trophiques et les transferts d'énergie dans l'écosystème terrestre.

Tous les microorganismes du sol ne sont pas, malheureusement, des décomposeurs de matière organique morte. Certains sont aussi des consommateurs et s'en prennent directement à la matière vivante. Les racines des végétaux sont ainsi exposées à un grand nombre de parasites contre lesquels il est toujours difficile de lutter. D'autres microorganismes ont dépassé le stade du parasitisme et ont réussi à établir avec leurs hôtes végétaux des relations d'assistance mutuelle. La microfaune et la microflore peuvent être elles-mêmes victimes de prédateurs microbiens qui jouent un rôle important dans l'équilibre des communautés.

Le bon fonctionnement des plantes, l'état sanitaire des cultures et, par suite, la production de ressources alimentaires, dépendent ainsi à plus d'un titre de la vie microbienne du sol. Le but de cet ouvrage est de présenter quelques-unes de ces interactions. La plupart des phénomènes sont le résultat d'équilibres complexes. Pour les interpréter correctement, il est nécessaire de connaître d'abord le cadre dans lequel ils se produisent. Nous caractériserons donc dans un premier temps l'écosystème édaphique (du grec *édaphos* = sol). Un écosystème est constitué par l'ensemble des communautés d'êtres vivants (et par les rapports qui les unissent) dans un espace délimité, défini par ses caractéristiques physico-chimiques et par ses conditions environnementales. Après avoir décrit les principaux groupes

d'habitants du sol et le cadre dans lequel ils évoluent, nous envisagerons donc leurs relations avec leur environnement, puis leurs rapports entre eux et avec les plantes, en nous intéressant plus particulièrement aux plantes cultivées. Nous chercherons enfin comment intervenir pour tirer le meilleur parti des microorganismes auxiliaires du sol ou pour lutter contre les organismes défavorables, et d'une façon générale pour agir sur les équilibres microbiens de manière à améliorer la production végétale.

Quelle que soit l'échelle à laquelle on le considère, tout écosystème a besoin, pour fonctionner, d'un apport extérieur permanent d'énergie. A l'échelle de la Terre, c'est le soleil qui constitue la source unique et irremplaçable de toute activité vitale (fig. 1).

C'était du moins ce que l'on croyait jusqu'à la découverte, en 1977, de communautés animales vivant au fond des mers dans une obscurité absolue à proximité des sites hydrothermaux, le long des dorsales océaniques. On a dû admettre rapidement, mais non sans quelque stupéfaction, que la matière organique utilisée par ces peuplements n'était pas d'origine photosynthétique. C'est l'oxydation du sulfure d'hydrogène des eaux thermales qui fournit toute l'énergie nécessaire au fonctionnement du système. Cette réaction est assurée par des Bactéries qui, vivant en association étroite avec des Invertébrés, sont à la base d'une longue chaîne alimentaire.

Une surprise encore plus extraordinaire attendait les microbiologistes en 1986, avec la découverte à Movilé, en Roumanie, d'une grotte souterraine complètement isolée du monde extérieur depuis, semble-t-il, plusieurs millions d'années. Dans cette grotte vivent des microorganismes, des Mollusques et des Arthropodes. Ici encore, l'énergie nécessaire au fonctionnement de l'écosystème n'est pas d'origine photosynthétique mais provient de l'oxydation, par des Bactéries (*Thiobacillus* et *Beggiatoa*), des eaux sulfureuses du sous-sol.

Quelques ouvrages généraux sur la microbiologie du sol

ALEXANDER M., 1977 - *Introduction to soil microbiology* (2^{ème} édition). John Wiley and Sons, New York.

DOMMERMES Y. et MANGENOT F., 1970 - *Ecologie microbienne du sol*. Masson, Paris.

LYNCH J.M., 1983 - *Soil biotechnology : microbiological factors in crop productivity*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

METTING F. B. (Ed.), 1993 - *Soil microbial ecology. Applications in agricultural and environmental management*. Marcel Dekker Inc., New York.

PAUL E. A. et CLARK F. E., 1989 - *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, San Diego.

PESSON P. (Ed.), 1971 - *La vie dans les sols. Aspects nouveaux. Etudes expérimentales*. Gauthier - Villars, Paris.

WALKER N. (Ed.), 1975 - *Soil microbiology*. Butterworths, London.

Le milieu «sol»