

# Relation entre le pH des sols et leur niveau de réceptivité à *Fusarium solani* var *coeruleum* et *Fusarium roseum* var *sambucinum* agents de la pourriture sèche des tubercules de pomme de terre

B Tivoli \*, R Corbière, E Lemarchand

INRA, station de pathologie végétale, BP 29, 35650 Le Rheu, France

(Reçu le 29 mai 1989 ; accepté le 11 octobre 1989)

**Résumé** — Une étude des relations entre le pH des sols et leur niveau de réceptivité à *Fusarium roseum* var *sambucinum* et à *F solani* var *coeruleum* agents de la pourriture sèche des tubercules de pomme de terre est réalisée.

Dans le cas de 100 sols de culture dont les pH s'échelonnent de 5,1 à 6,2, un lien direct existe entre les faibles valeurs de pH et les faibles niveaux de réceptivité des sols à *F solani* var *coeruleum*. Le point critique, entre sols réceptifs et sols qui ne le sont pas, se situe aux environs du pH 5,3 ; en dessous de ce pH, la majorité des sols sont résistants. Chez *F roseum* var *sambucinum*, la distribution des sols non réceptifs est indépendante du pH : à chaque valeur de pH, 10 à 20% des sols sont résistants. La confirmation expérimentale à partir d'un sol de lande de pH initial 3,9 amendé par de la chaux vive afin d'augmenter progressivement le pH corrobore les observations précédentes.

Dans le cas de *F solani* var *coeruleum*, le parasite survit dans les sols réceptifs sous forme de chlamydozoospores, tandis que dans les sols non réceptifs, l'inoculum est entièrement lysé.

La différence de comportement de *F roseum* var *sambucinum* et *F solani* var *coeruleum* dans un même type de sol suggère des mécanismes de résistance des sols spécifiques à chacun des deux parasites.

**écologie / lyse / chlamydozoospore / sol résistant / potentiel infectieux / chaulage**

**Summary** — Relations between the pH of soils and their level of conduciveness to *Fusarium solani* var *coeruleum* and *Fusarium roseum* var *sambucinum* responsible for the dry rot of potato tubers. A study of the relations between the pH of soils and their level of conduciveness to *F solani* var *coeruleum* and *F roseum* var *sambucinum* has been carried out.

In the 100 potato soils with pH values from 5.1 to 6.2 (fig 1), a direct relation is observed between the low values of pH and the suppressiveness of soils to *F solani* var *coeruleum*. The critical value between conducive and suppressive soils is about pH 5.3; under this pH, most soils are suppressive. With *F roseum* var *sambucinum*, the frequency of suppressive soils is independent of the pH; at each pH value, 10 to 20% of soils are suppressive. The experimental confirmation from a heathland soil with an initial pH 3.9 which was subsequently limed to increase pH, is in agreement with previous observations (fig 2, fig 3).

In the case of *F solani* var *coeruleum*, the pathogen persists in the conducive soils with chlamydozoospores whereas in the suppressive soils, the pathogen is completely lysed and the formation of resting spores is inhibited (fig 4).

**ecology / lyse / chlamydozoospore / suppressive soil / inoculum potential / liming**

## INTRODUCTION

Les sols de culture de pomme de terre présentent différents niveaux de réceptivité aux pourritures sèches du tubercule de pomme de terre dues à *F solani* var *coeruleum* et *F roseum* var

*sambucinum* (Tivoli et al, 1987). Un des sols étudiés a particulièrement retenu notre attention : il s'agit d'un sol de lande caractérisé par un pH extrêmement bas, de l'ordre de 4,0. Ce sol est à la fois très réceptif à *F roseum* var *sambucinum* et inversement très peu réceptif à *F solani* var *coeruleum*.

\* Correspondance et tirés à part

Cette observation nous a conduits à étudier plus précisément le rôle du pH en tant que facteur pouvant conditionner le niveau de réceptivité des sols à ces 2 agents pathogènes.

Les données bibliographiques concernant l'incidence du pH sur ces parasites sont, à notre connaissance, quasi inexistantes. Seul Small (1944) réisolant *F solani* var *coeruleum* dans des sols de pH différents démontre que des valeurs de pH comprises entre 5,2 et 6,7 (c'est-à-dire aux seuls pH éprouvés par l'auteur) permettent la conservation de ce champignon.

L'incidence du pH sur les parasites fongiques telluriques et sur les *Fusarium* en particulier a été appréciée soit :

- en constatant de manière globale que la densité des populations de *F roseum* dans le sol n'est pas modifiée pour des valeurs de pH comprises entre 4,9 et 7,3 (Kaufman et Williams, 1965) ;
- en étudiant l'effet du pH sur l'induction ou la modification des structures fongiques en condition de culture pure. Ainsi, Cappellini et Peterson (1969) montrent que la sporulation de *Gibberella zeae* s'effectue entre 5 et 9 avec un optimum à pH 8 et Griffin (1976) précise qu'un milieu à pH 4,0 induit une plus grande formation de chlamydospores de *F solani* qu'à pH 6,0 ;
- en tentant d'apprécier le rôle indirect du pH qui, par le biais de la modification de certains facteurs biotiques et/ou abiotiques, exerce une action «secondaire» sur les agents pathogènes.

En ce qui concerne les facteurs biotiques, les relations entre le pH du sol et certains groupes compétiteurs sont très étudiées : Marshall et Alexander (1960) montrent que l'activité antagoniste de *Agrobacterium radiobacter* sur *F oxysporum* f sp  *cubense* est plus importante dans des sols acides (5,7) ou neutres (7,5). Entre ces valeurs de pH, ce sont des facteurs tels que la texture du sol, son taux de matière organique et l'azote total, qui jouent le rôle le plus important. Dans le cas de *Rhizoctonia solani*, Chet et Baker (1980) précisent que les activités enzymatiques  $\beta$  1-3 glucanase et chitinase des *Trichoderma harzianum* présents dans les sols acides résistants à ce parasite sont actives à des pH respectifs de 4,5 et 5,3.

En ce qui concerne les facteurs abiotiques, l'exemple le plus intéressant est celui de Scher et Baker (1982) relatif au *F oxysporum* f sp  *lini*. L'absence de fer libre serait responsable de la résistance de certains sols dans la mesure où cet élément est indispensable à l'élongation du tube germinatif des microconidies. Plus le sol est alcalin, moins le fer est disponible : les sols à pH 8 sont résistants ; à pH 6, le sol est sensible. Cette observation rejoint celle de Sneh *et al* (1984)

avec le modèle *F oxysporum* f sp  *cucumerinum* et les bactéries fluorescentes.

Ce travail se décompose en 2 parties :

- dans la première, à l'aide d'une enquête sur 100 sols de culture nous avons étudié la corrélation existant entre le pH des sols et leurs niveaux de réceptivité ;
- dans la seconde, l'incidence de la modification du pH du sol de lande sur les niveaux de réceptivité et sur l'évolution de l'inoculum est appréciée.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Les terres

Deux types de sols sont utilisés :

- les échantillons de sols de culture, au nombre de 100, sont prélevés 1 mois après la récolte dans les parcelles ayant porté une culture de pomme de terre afin d'apprécier leur niveau de réceptivité.

Toutes ces terres sont séchées et tamisées comme il est indiqué par Tivoli *et al* (1987). Le pH-eau de ces terres est apprécié juste avant leur infestation (30 g de sol séché pour 75 ml d'eau distillée). Les pH s'échelonnent de 5 à 6,2 et le nombre de sols dans chaque classe de pH est répertorié (tableau I) ;

- le sol de lande non cultivé de la région de Rennes (Saint-Thurial), de texture sableuse et de pH 3,9.

Pour certaines expérimentations, le pH de ce sol est modifié artificiellement par incorporation au sol humidifié de chaux vive (à 80% de CaO) à des doses variant de 0,2 à 1,5% (du poids du sol). Deux mois plus tard, les valeurs de pH sont stabilisées à 4,2, 5,0, 5,7, 6,3, 7,2 et 7,8.

### Les souches

Les infestations artificielles des terres ainsi que les observations sur membranes de nitrate de cellulose sont réalisées avec deux parasites différents isolés à partir de tubercules de pomme de terre en voie de pourriture :

- *F solani* var *coeruleum* (souche B 33 collection Le Rheu),
- *F roseum* var *sambucinum* (souche A 44 collection Le Rheu).

Par commodité, ces parasites seront respectivement dénommés dans la suite du texte *F solani* et *F roseum*.

### Appréciation de la réceptivité des sols

Les sols sont infestés selon la méthode décrite précédemment (Tivoli *et al*, 1987) par une seule dose de macroconidies de chaque parasite :  $16.10^4$  spores/ml de *F solani* et  $16.10^5$  spores/ml de *F roseum*. Les macroconidies sont obtenues par grattage superficiel d'une colonie fongique après incubation à 18 °C pen-

**Tableau I.** Répartition des 100 sols de culture en fonction du pH.

pH	5,0	5,1	5,2	5,3	5,4	5,5	5,6	5,7	5,8	5,9	6,0	6,1	6,2
Nombre de sols	3	5	10	10	10	11	6	10	8	9	8	4	6

dant 2 semaines sur un milieu de culture gélosé à base d'extrait de malt à 2%. Après incubation à 15 °C pendant 4 semaines, les sols sont étalés sur des tranches de demi-tubercules fraîchement sectionnés. Les notations réalisées après 2 semaines d'incubation à 15 °C permettent de rendre compte des niveaux de potentiel infectieux des sols exprimés par les indices de gravité (IG); ceux-ci varient de 0 pour un potentiel infectieux nul à 100 pour un potentiel infectieux maximal.

### Observations de l'inoculum

Les macroconidies sont déposées sur les membranes de nitrate de cellulose lors d'une filtration rapide sous vide de 5 ml de suspension à  $5.10^5$  spores/ml (Tivoli *et al*, 1983). Ces membranes sont enfouies entre 2 couches de sol humidifié dans des boîtes de Petri; puis l'ensemble est mis à incuber à 23 °C. L'évolution de l'inoculum est appréciée par observation microscopique en considérant 3 critères : la germination des spores, la lyse de l'inoculum et la formation de nouvelles structures (chlamydospores ou nouvelles conidies). Les pourcentages sont déterminés à partir du comptage de 50 conidies par lame et de 3 lames par traitement.

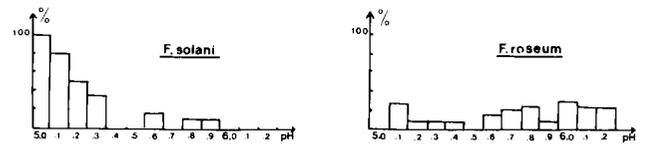
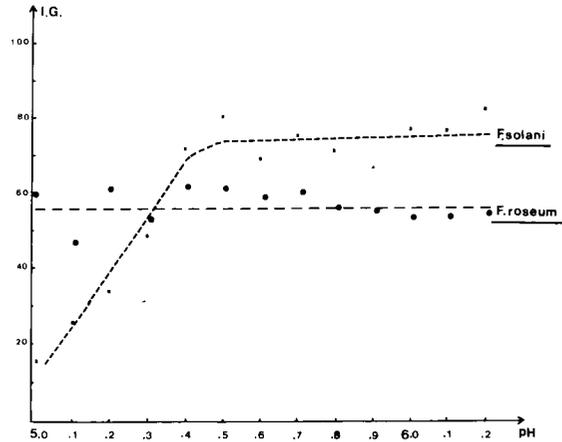
## RÉSULTATS

### Relation entre le pH des sols et leur niveau de réceptivité

Les niveaux de potentiel infectieux des sols infestés sont variables : certains, faibles ( $IG < 40$ ), caractérisent des sols peu réceptifs ; d'autres, beaucoup plus élevés ( $IG > 70$ ), indiquent des sols très réceptifs. Nous avons calculé, pour chaque agent pathogène, un IG moyen pour tous les sols présentant une même valeur de pH (fig 1). Cette figure indique clairement que la relation pH-réceptivité est différente pour *F solani* et *F roseum* :

– en ce qui concerne *F roseum*, la distribution des sols non réceptifs est indépendante du pH : pour chaque valeur de pH, 10 à 20% des sols sont résistants (fig 1b). Cette situation entraîne, pour chaque valeur de pH, une moyenne des IG relativement constante qui se situe entre 50 et 60 (fig 1a) ;

– chez *F solani* (fig 1a), une très bonne corrélation existe entre les IG et les valeurs de pH. Le



**Fig 1.** Relation entre le pH de 100 sols de culture et leurs niveaux de réceptivité à *F solani* ou *F roseum* exprimés par : a : la moyennes des indices de gravité (IG) à chaque valeur de pH ; b : la fréquence des sols non réceptifs à chaque valeur de pH.

nuage de points obtenu s'ajuste avec une précision correcte ( $r^2 = 0,72$ ) à une courbe dont l'équation est un polynôme du 3<sup>e</sup> degré. Le pH 5,3 constitue une limite entre les sols non réceptifs ( $pH < 5,3$ ) et les sols très réceptifs ( $pH > 5,3$ ). Ainsi, la fréquence des sols non réceptifs à pH 5, 5,1, 5,2 et 5,3 est respectivement de 100, 80, 50 et 30% pour atteindre des valeurs proches de 0 à des pH supérieurs (fig 1b).

### Confirmation expérimentale : niveau de réceptivité d'un sol de lande dont le pH est modifié

Les résultats obtenus à partir du sol de lande dont le pH est artificiellement modifié (fig 2), confirment les observations précédentes :

– chez *F roseum*, les variations des valeurs de pH n'entraînent pas de modifications importantes des IG : ceux-ci, toujours supérieurs à 60, rendent compte de sols très réceptifs ;

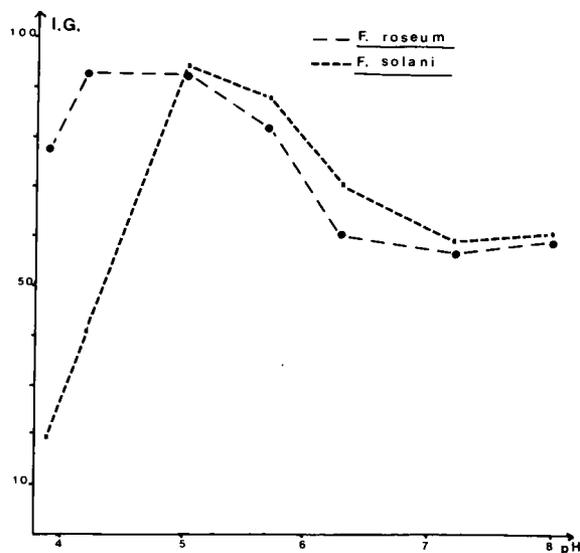


Fig 2. Relation entre les niveaux de pH d'un sol de lande amendé en chaux et les niveaux de réceptivité à *F solani* ou *F roseum* exprimés par les indices de gravité (IG).

— chez *F solani*, l'IG, très faible au pH 4 initial (IG = 18,8 à pH 3,9), augmente rapidement jusqu'au pH 5 pour atteindre des valeurs supérieures à 90 pour des pH supérieurs, à 5 °C. Enfin, chez *F solani*, si l'influence des faibles niveaux de pH se confirme, on peut cependant observer un certain décalage du pH «charnière» par rapport aux sols naturels (5,3 chez ces derniers, inférieur à 5 chez le sol de lande amendé).

### Évolution de l'inoculum au contact d'un sol de lande dont le pH est modifié

L'inoculum, supporté par des membranes filtrantes, est placé au contact d'une terre de lande dont le pH initial (3,9) est modifié par incorporation de chaux vive, jusqu'à des pH de 5,9, 7,0 et 8,6. L'évolution de l'inoculum est suivie pendant une période de 3 mois. Il est à noter qu'au terme de cette expérience, le pH des sols amendés a diminué de 0,5 unité.

L'évolution des pourcentages des différents types de propagules et de leur lyse est représentée sur la figure 3. Le pouvoir germinatif des conidies et l'élongation des filaments germinatifs sont très difficiles à estimer car une lyse importante intervient dès les premiers jours.

Chez *F roseum*, la lyse varie peu d'un pH à l'autre ; elle a toutefois tendance à être plus rapide aux pH les plus bas : par exemple, pendant les premiers jours de contact entre l'inoculum et le sol, 50% des filaments sont lysés à pH = 3,9, tandis que seulement 30% d'entre eux le sont aux autres pH. Cette différence s'estompe rapidement : la lyse augmente progressivement avec le temps et devient importante après 3 mois d'incubation à tous les pH.

Chez *F solani*, le pH = 3,9 se distingue nettement des autres. Aux pH supérieurs à 3,9, la lyse débute très tôt puisque 80% des cellules conidiennes et des filaments ont disparu en 7 j ; à pH = 3,9, elle progresse, au contraire, plus lente-

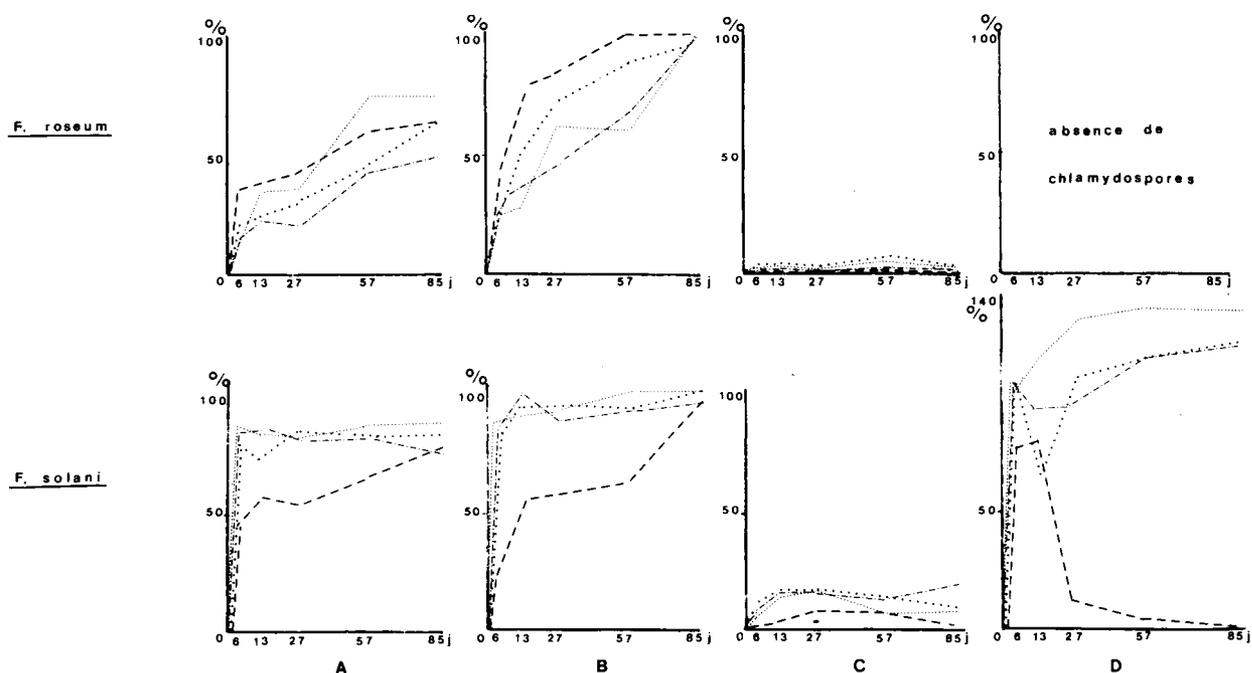


Fig 3. Influence de 4 niveaux de pH (----- 3,9; ..... 5,9, ..... 7,0, -.-.-.-.- 8,6) sur l'évolution de l'inoculum de *F solani* ou *F roseum* exprimée par : A = % de cellules conidiennes vides ; B = % de filaments germinatifs lysés ; C = % de cellules conidiennes transformées en chlamydozoospores ; D = nombre de chlamydozoospores sur les filaments (pour cent conidies).

ment : elle atteint 45% des cellules et 30% des filaments. Cette différence se maintient pendant 2 mois; cependant, quel que soit le pH, 100% des filaments et 80% des cellules sont lysés après 3 mois de conservation dans le sol.

Le nombre de chlamydo-spores formées à partir des conidies de *F roseum* est faible, à toutes les valeurs de pH, mais quelques cellules à paroi épaissie apparaissent. L'influence du pH est plus nette sur la formation et la conservation des chlamydo-spores de *F solani*. A partir des conidies, à pH = 3,9 leur nombre est beaucoup plus réduit qu'aux autres pH. A partir des filaments, à ce même pH, elles apparaissent dès les premiers jours sous forme de petites chlamydo-spores atypiques qui sont ultérieurement lysées après 2 semaines d'incubation. Aux pH supérieurs, elles sont plus volumineuses, leur nombre augmente régulièrement pendant les 3 mois (fig 4) permettant ainsi à l'inoculum de se conserver dans le sol.

Les variations de pH sont à l'origine de modifications importantes du comportement de *F solani*. Elles affectent à la fois la lyse et la formation ou la conservation des chlamydo-spores; chez *F roseum*, il se produit une lyse progressive au cours du temps, avec une formation très réduite de «chlamydo-spores» dans les cellules conidiennes.

## CONCLUSION

L'ensemble de ce travail amène plusieurs commentaires.

Par rapport au travail précédent sur la réceptivité de différents sols aux fusarioses de la

pomme de terre (Tivoli *et al*, 1987), cette étude tend à démontrer que les mécanismes de résistance des sols ne sont pas identiques pour les 2 maladies étudiées. Dans le cas de *F solani*, le lien direct entre les faibles niveaux de réceptivité et les faibles pH est démontré (que ce soit à partir de sols «naturels» ou d'un sol dont les niveaux de pH ont été artificiellement modifiés). Le point critique entre sols réceptifs et sols qui ne le sont pas se situe aux environs du pH 5,3. Cette relation entre le pH et le niveau de réceptivité des sols n'est pas unique : dans le cas du *Plasmodiophora brassicae* (Rouxel et Briard, 1988; Doublet *et al*, 1988), la corrélation inverse entre ces 2 facteurs est démontrée.

Il apparaît, par ailleurs, que la différence entre sols réceptifs ou non à *F solani* repose sur une évolution distincte de l'inoculum : la phase de germination, apparemment identique dans les 2 types de sols, se poursuit dans les sols réceptifs par une lyse des cellules conidiennes et mycéliennes beaucoup plus rapide que dans les sols non réceptifs, et par une formation considérable de chlamydo-spores. Dans les sols non réceptifs, l'absence de chlamydo-spores conduit à une disparition de l'inoculum. Cette observation rejoint celle de Burke (1965) qui compare des sols sensibles et résistants à *F solani* f sp *phaseoli* : comme dans notre exemple, la lyse du mycélium et des tubes germinatifs a lieu dans les 2 sols, de sorte que l'organisme survit seulement sous forme de chlamydo-spores qui sont de plus grande taille et plus nombreuses dans les sols sensibles.

Enfin, en ce qui concerne *F roseum*, les différentes observations le montrent, aucune relation n'existe entre le pH et le niveau de réceptivité des sols. Les expériences réalisées avec le sol

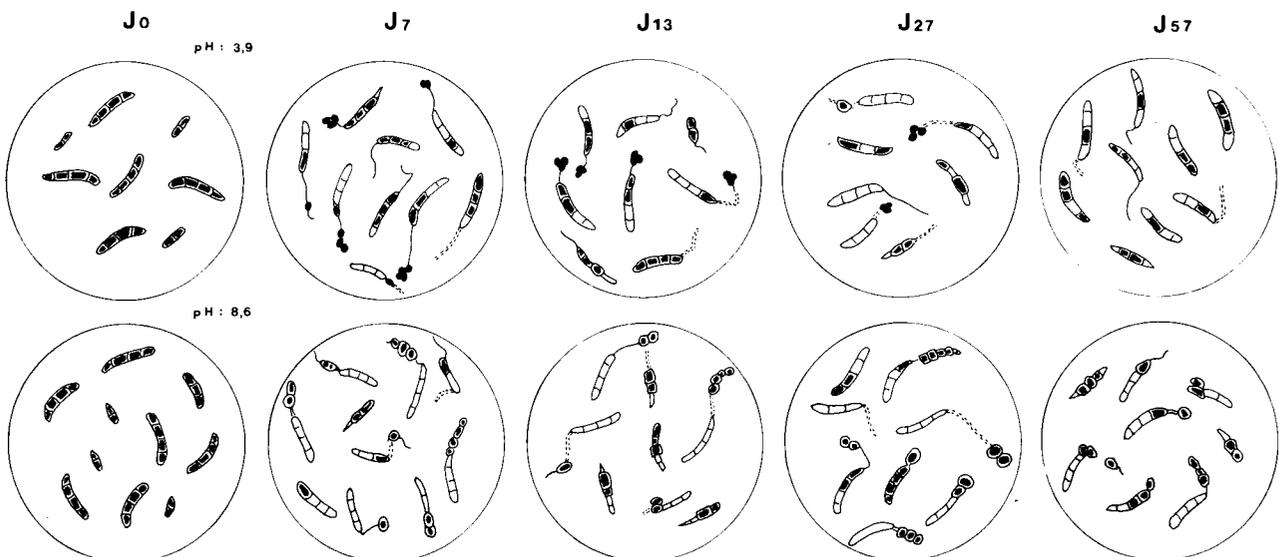


Fig 4. Évolution de l'inoculum de *F solani* au bout de 7, 13, 27 et 57 j à 23 °C dans le sol de lande initial (pH 3,9) ou amendé en chaux (pH 8,6).

de lande, sol très réceptif à ce parasite, dans lequel les valeurs de pH sont artificiellement augmentées, montrent que le niveau de réceptivité n'est que très peu modifié, et que l'évolution de l'inoculum est identique à celle qui a lieu dans le sol initial. Ce sol conserve donc ses propriétés biologiques à l'égard de ce parasite, indépendamment du pH.

Les mécanismes susceptibles de régir les faibles niveaux de réceptivité des sols acides vis-à-vis de *F solani* var *coeruleum* sont en cours d'étude. Deux types de facteurs distincts mais sans doute complémentaires sont à approfondir :  
 – des facteurs abiotiques agissant directement ou non par le biais du pH,  
 – des facteurs biotiques intervenant au niveau de la compétition entre le parasite et la microflore tellurique.

## RÉFÉRENCES

- Burke DW (1965) *Fusarium* root rot of beans and behaviour of the pathogen in different soils. *Phytopathology*, 55, 1 122-1 126
- Cappellini RA, Peterson JL (1969) Sporulation of *Gibberella zeae*. II – The effects of pH on macroconidium production. *Mycologia*, 61, 481-485
- Chet I, Baker R (1980) Induction of suppressiveness to *Rhizoctonia solani* in soil. *Phytopathology*, 70, 994-998
- Doublet L, Rouxel F, Masson JP (1988) Réceptivité des sols à la Hernie des Crucifères : analyse statistique des résultats. *Agronomie*, 8, 459-464
- Griffin GJ (1976) Roles of low pH, carbon and inorganic nitrogen use in chlamyospore formation by *Fusarium solani*. *Can J Microbiol*, 22, 1 381-1 389
- Kaufman DD, Williams LE (1965) Influence of soil reaction and mineral fertilization on numbers and types of fungi antagonistic to four soil-borne plant pathogens. *Phytopathology*, 55, 570-574
- Marshall KC, Alexander M (1960) Competition between soil bacteria and *Fusarium*. *Plant Soil*, 12, 143-153
- Rouxel F, Briard M (1988) Studies of soil receptiveness to clubroot caused by *Plasmodiophora brassicae* : experiments on responses of a series of vegetable soils in Brittany. *Proc CEC/IOBC Experts'Group Meeting*, Rennes, 20-22 nov 1985
- Scher FM, Baker R (1982) Effect of *Pseudomonas putida* and a synthetic iron chelator on induction of soil suppressiveness to *Fusarium* wilt pathogens. *Phytopathology*, 72, 1 567-1 573
- Simeoni LA, Lindsay WL, Baker R (1987) Critical iron level associated with biological control of *Fusarium* wilt. *Phytopathology*, 77, 1 057-1 061
- Small T (1944) Dry rot of potato (*Fusarium coeruleum* (Lib) Sacc). Investigation on the sources and time of infection. *Ann Appl Biol*, 31, 290-295
- Sneh B, Dupler M, Elad Y, Baker R (1984) Chlamyospore germination of *Fusarium oxysporum* f sp *cucumerum* as affected by fluorescent and lytic bacteria from *Fusarium*-suppressing soil. *Phytopathology* 74, 1 115-1 124
- Tivoli B, Corbière R, Jouan B (1983) Influence de la température et de l'humidité sur le comportement dans le sol de 3 espèces ou variétés de *Fusarium* responsables de la pourriture sèche des tubercules de pomme de terre. *Agronomie* 3, 1 001-1 009
- Tivoli B, Tika N, Lemarchand E (1987) Comparaison de la réceptivité des sols aux agents de la pourriture des tubercules de pomme de terre : *Fusarium* spp et *Phoma* sp. *Agronomie*, 7, 531-538