

la jeune plante aux premiers stades de son développement, bien qu'elles semblent rester fonctionnelles toute la vie de la plante, car on les retrouve intactes et saines jusqu'à la moisson.

b) *Racines adventices.*

Elles prennent naissance près de la surface du sol, depuis les nœuds de la tige principale et de ses ramifications, leur position étant liée à la disposition des bourgeons et des feuilles. Apparaissent d'abord une paire de racines partant du premier nœud de tallage de la tige principale, à droite et à gauche du premier bourgeon latéral; au second nœud, une autre paire se développe de façon identique et, à chacun des nœuds qui se succèdent, entre lesquels l'entre-nœud reste court, apparaissent presque simultanément deux racines. A la base des pailles, près du sol, là où les entre-nœuds sont plus longs et les nœuds moins rapprochés, quatre à six racines naissent à chaque nœud.

La seconde tige et les suivantes produisent leur propre système de racines adventices avec une disposition similaire par paires, les racines d'une tige étant toujours disposées dans un plan longitudinal perpendiculaire à celui qui contient les racines de la tige précédente. Toutes ces racines adventices sont plus longues et plus épaisses que les racines séminales et, dans les limons épais, elles peuvent aller jusqu'à 1,50 m de profondeur. Comme les racines séminales, les cellules externes de leur coiffe sont exfoliées au fur et à mesure de l'allongement des racines. L'anatomie de ces diverses racines ne présente rien de bien particulier, la membrane des poils radicellaires étant constituée de cellulose, puis devenant plus ou moins mucilagineuse, permettant l'adhérence des particules de terre. Ces racines adventices apparaissent en grand nombre au moment du tallage.

2° — APPARITION DES TALLES

Pendant la période de sa vie végétative, le Blé passe par une phase de croissance au cours de laquelle la plante donne naissance à un certain nombre de tiges appelées *talles*. Toutes les variétés ne possèdent pas la faculté de donner un nombre important de talles,

faculté constituant l'aptitude au tallage qui est toujours plus élevée dans le cas des Blés d'hiver.

Il existe deux types de talles :

a) *Talles de coléoptile.*

Chez certaines variétés ou dans certaines conditions (semis peu profond) un bourgeon naît sur le rhizome, à la base du coléoptile, situé au-dessus du mésocotyle, c'est-à-dire près du grain. Ce bourgeon, en se développant, va donner la talle de coléoptile sur laquelle prendront naissance des talles secondaires et tertiaires. Cette talle apparaît de bonne heure, bien avant la talle de première feuille. Quand les semis dépassent 5 centimètres de profondeur, il n'y a généralement pas de talles de coléoptile, ce qui est le cas le plus fréquent.

b) *Talles de feuille.*

Quand la croissance de l'embryon commence, le second entrenœud de l'épicotyle s'allonge, formant un rhizome épais; si le semis est profond, les deuxième, troisième et quelquefois d'autres entrenœuds s'allongent pour le prolonger. C'est à l'extrémité de ce rhizome, à 1 ou 2 centimètres de profondeur, en général, que se trouve le plateau de tallage constitué par l'empilement de quatre ou cinq nœuds séparés par des entre-nœuds extrêmement courts; sur chaque nœud est inséré, à l'aisselle de chaque feuille, un bourgeon, ébauche d'une future tige qui sera une talle primaire. La talle de première feuille apparaît, en général, lorsque la plante développe sa quatrième feuille, ensuite les autres talles primaires naissent successivement à l'aisselle des deuxième, troisième et quatrième feuilles, correspondant aux deuxième, troisième et quatrième nœuds du plateau de tallage. Pour un semis d'automne, le nombre de talles primaires ainsi formées ne dépasse que rarement quatre. Le cinquième nœud ne donne qu'une ébauche n'évoluant pas, car sa formation coïncide avec le déclenchement de la montée qui provoque l'arrêt du tallage : à ce moment, le cinquième entre-nœud s'allonge. Chaque talle est constituée par une préfeuille entourant la première feuille de la talle qui, elle-même, encapuchonne les suivantes. A la base de la préfeuille et des feuilles,

des bourgeons pourront se développer en talles secondaires susceptibles de donner elles-mêmes des talles tertiaires C'est la possibilité ou l'impossibilité d'émettre des talles secondaires ou tertiaires qui constitue la différence entre les Blés à fort ou à faible tallage.

3° — FACTEURS INFLUANT SUR LE TALLAGE

a) *Variété de Blé.*

L'aptitude au tallage est un facteur variétal. Ainsi, parmi les Blés de printemps, la variété *Fylgia* talle fortement, alors que la variété *Blé d'Avril* talle beaucoup moins.

b) *Durée du tallage.*

Il s'agit du temps dont dispose une variété pour émettre des talles : elle est soumise à l'influence de la date du semis et des conditions du milieu (climat, fumure, méthodes culturales).

Dans le cas des Blés de printemps, il y a réduction de la phase tallage-montée amenant une diminution du phénomène.

Les talles, il faut le signaler, n'évolueront pas de façon identique : au cours de la période allant de la montée à la maturité, un bon nombre d'entre elles n'épieront pas, sècheront et mourront, ce qui permet, en pratique, de distinguer le *tallage herbacé* du *tallage épi*, c'est-à-dire du nombre de talles ayant effectivement donné un épi.

II. Recherches personnelles

1° — CONDITIONS D'EXPÉRIMENTATION

L'étude a porté sur la variété *Fylgia* cultivée en pots dans le même limon argileux et dans des conditions identiques à celles décrites dans le *chapitre II*. L'expérimentation a été faite en 1958, les conditions climatiques étant résumées dans le tableau VI (p. 55).

Le but proposé est de déterminer à quel moment du tallage se situe l'effet rhizosphère maximum. Ce stade, d'après JONARD (1951), commence dès l'apparition de la première talle et se termine au début de la montée. Les analyses microbiologiques sont donc faites à trois moments précis :

— Début tallage, soit trente-huit jours après le semis, quand il y a apparition de la talle de première feuille.

— Tallage, soit cinquante jours après le semis, quand il y a toutes les talles primaires.

— Fin tallage-début montée, soixante-deux jours après le semis, lorsque le sommet de l'épi est à 1 centimètre du plateau de tallage.

2° — TECHNIQUES EMPLOYÉES

Les groupes morphologiques et physiologiques de micro-organismes du sol sont étudiés avec les techniques décrites plus haut, dans les *chapitres III* et *IV*.

3° — RÉSULTATS

Ils sont donnés dans le tableau XXIII et les figures 14 à 18.

4° — DISCUSSION

Au cours des essais effectués en 1956 et en 1957, on avait observé que l'effet rhizosphère était maximum à la fin du tallage, au début de la montée. L'analyse des résultats de l'expérimentation faite en 1958 confirme cette conclusion. Au début du tallage, quand il y a apparition de la talle de première feuille, il n'y a pas d'*effet rhizosphère proche*, sauf sur les microflores amylolytique, ammonifiante et nitrique ; puis, au tallage, l'*effet rhizosphère proche* s'étend à la microflore totale, aux Actinomycètes, aux Champignons et à la microflore dénitrifiante, mais il n'y a pas encore d'*effet rhizosphère éloignée*. A la fin du tallage, au début de la montée, l'effet rhizosphère est maximum et comparable à celui qui avait été noté dans les expériences

INFLUENCE DU STADE DU TALLAGE SUR L'EFFET RHIZOSPHERE DU BLE
(var. *Fylgia* cultivée dans un limon argileux)

Les résultats sont rapportés à 1 gramme de terre en poids sec et exprimés, soit en nombre de micro-organismes, soit en dilutions limites ayant donné lieu au phénomène étudié.

STADES GROUPES MORPHOLOGIQUES		DÉBUT TALLAGE				TALLAGE				FIN TALLAGE-DÉBUT MONTÉE			
		Dénombrement		R/S	EFFET RHIZOSPHERE	Dénombrement		R/S	EFFET RHIZOSPHERE	Dénombrement		R/S	EFFET RHIZOSPHERE
		Témoïn	Essai			Témoïn	Essai			Témoïn	Essai		
Microflore totale exprimée en 10 ⁴ par gramme.	RE RP	19	8 27	0,4 1,4	0 0	4,9	11 24	2,3 5	0 +	17,1	49,2 241	2,9 14,3	0 ++
Actinomycètes exprimés en 10 ⁸ par gramme	RE RP	7,2	5 8,4	0,7 1,1	0 0	4,2	9 21	2,1 5	0 +	4,6	9,6 121	2,1 26,3	0 ++
Champignons exprimés en 10 ⁴ par gramme	RE RP	3,9	3,4 5	0,9 1,3	0 0	2,2	4,6 24	2,1 11	0 ++	4,4	12,6 665	2,9 150	0 ++++
GROUPES PHYSIOLOGIQUES													
Microflore aérobic fixatrice d'azote : cellules par gramme	RE RP	340	260 700	0,7 2	0 0	2 200	1 600 4 000	0,7 1,8	0 0	250	500 5 000	2 20	0 ++
Microflore ammonifiante : dilutions limites.	RE RP	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶ 10 ⁻⁷	0 1	0 +	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶ 10 ⁻⁷	0 1	0 +	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷ 10 ⁻⁸	1 2	+ ++
Microflore nitreuse : cellules par gramme	RE RP	500	500 500	1 1	0 0	500	700 220	1,4 0,4	0 0	1 400	14 000 140 000	10 100	+ +++
Microflore nitrique : cellules par gramme	RE RP	400	500 3 300	1,2 8,2	0 +	320	700 3 200	2,2 10	0 +	800	1 400 26 000	1,7 32,5	0 ++
Microflore dénitrifiante : dilutions limites.	RE RP	10 ⁻⁷	10 ⁻⁷ 10 ⁻⁷	0 0	0 0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵ 10 ⁻⁶	0 1	0 +	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷ 10 ⁻⁸	1 2	+ ++
Microflore cellulolytique aérobie : aspect de la culture	RE RP	culture normale	culture normale —	1 1	0 0	culture normale	culture normale —	1 1	0 0	culture normale	culture normale inhibit. totale	1 0	0 — — —
Microflore amylolytique : dilutions limites	RE RP	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵ 10 ⁻⁶	0 1	0 +	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵ 10 ⁻⁶	0 1	0 +	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷ 10 ⁻⁸	1 2	+ ++

RE : rhizosphère éloignée.

RP : rhizosphère proche.

R/S : rapport des nombres de micro-organismes ou différence des exposants des dilutions limites dans la rhizosphère (R) et le sol témoin (S).

0 : effet rhizosphère nul.

+ : effet rhizosphère stimulant faible.

++ : effet rhizosphère stimulant moyen.

+++ : effet rhizosphère stimulant fort.

++++ : effet rhizosphère stimulant très important.

— : effet rhizosphère inhibiteur partiel.

— — — : effet rhizosphère inhibiteur total.

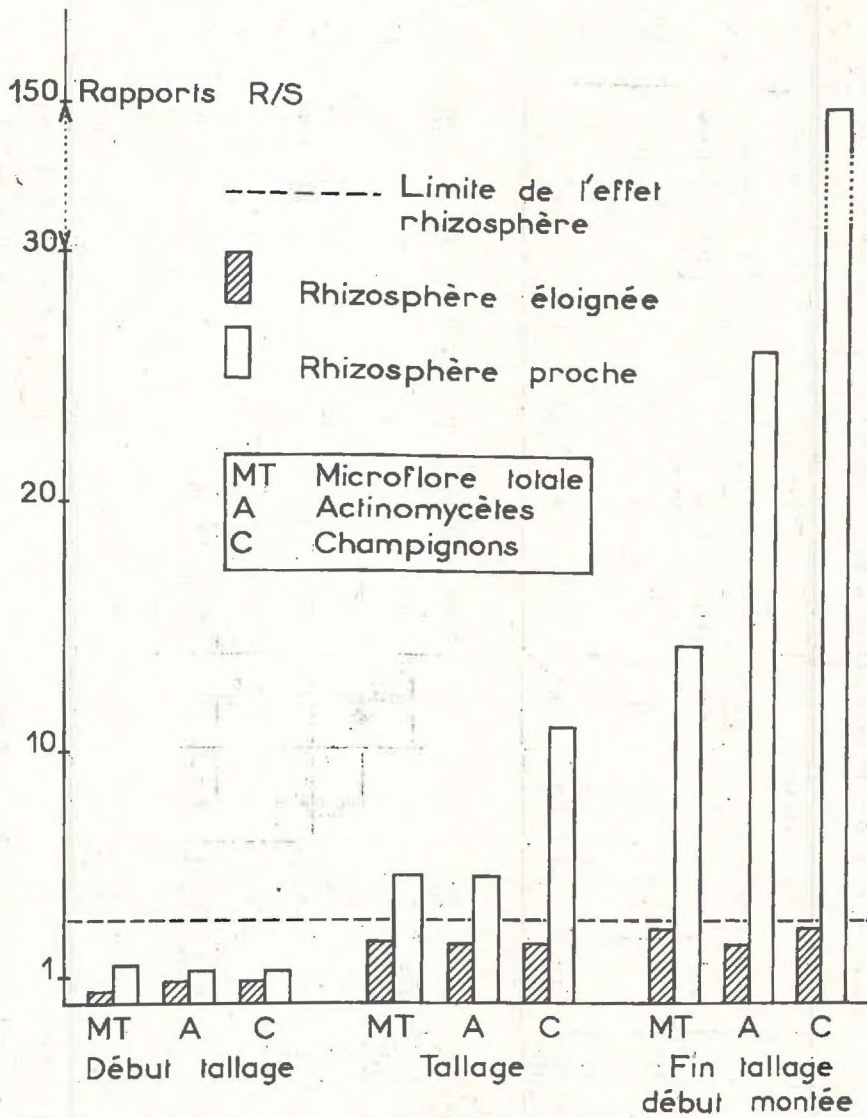


Fig. 14. — Influence du stade du tallage du Blé (var. FYLGIA cultivée dans un limon argileux) sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes morphologiques de micro-organismes du sol.

On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3.

Il n'y a pas d'effet rhizosphère éloignée. Dans la rhizosphère proche, l'effet n'est stimulant qu'à partir du tallage, maximum à la fin du tallage, au début de la montée et dans l'ordre suivant, en décroissant : Champignons, Actinomycètes, microflore totale (Bactéries).

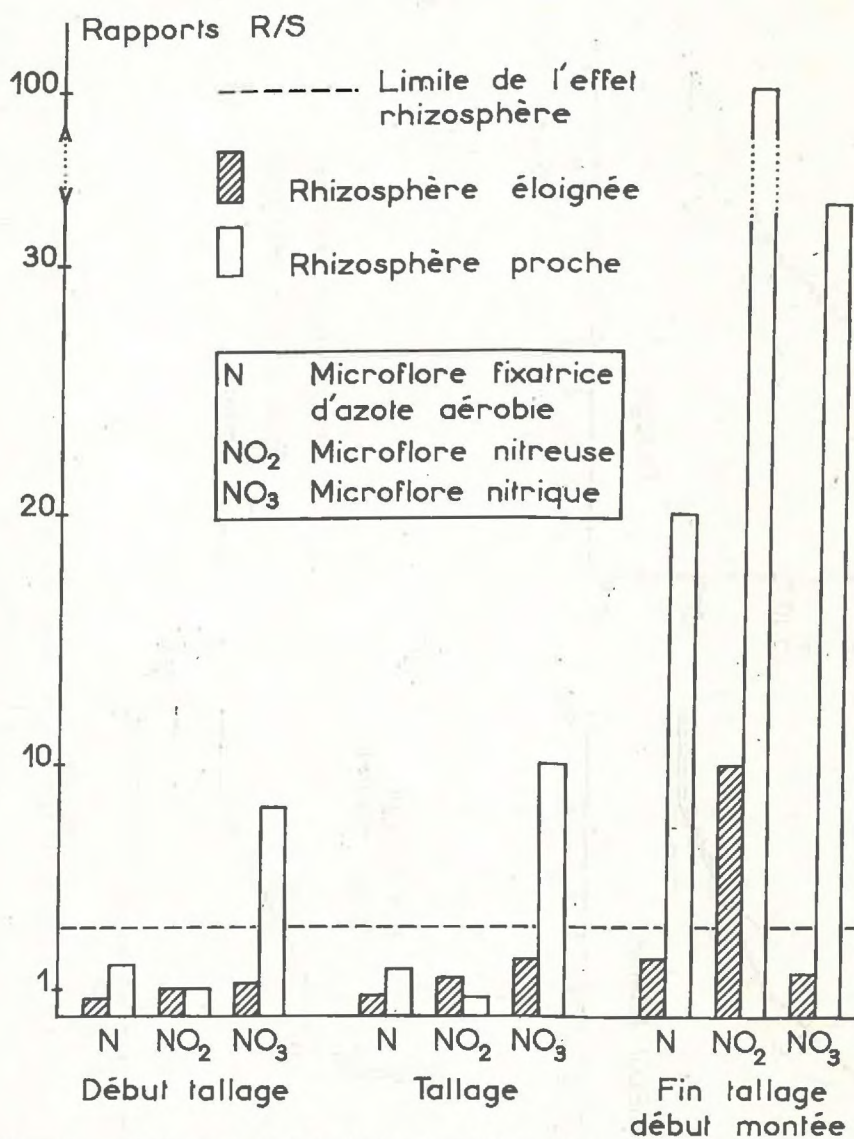


Fig. 15. — Influence du stade du tallage du Blé (var. FYLGIA cultivée dans un limon argileux) sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol.

On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3.

La microflore nitreuse est la seule stimulée dans la rhizosphère éloignée à la fin du tallage. La microflore fixatrice d'azote aérobie (*Azotobacter*) et la microflore nitreuse sont stimulées à la fin du tallage, au début de la montée, dans la rhizosphère proche; par contre, dès le début du tallage, il y a une stimulation nette de la microflore nitrique et, au fur et à mesure, cette stimulation augmente et devient maximum à la fin du tallage.

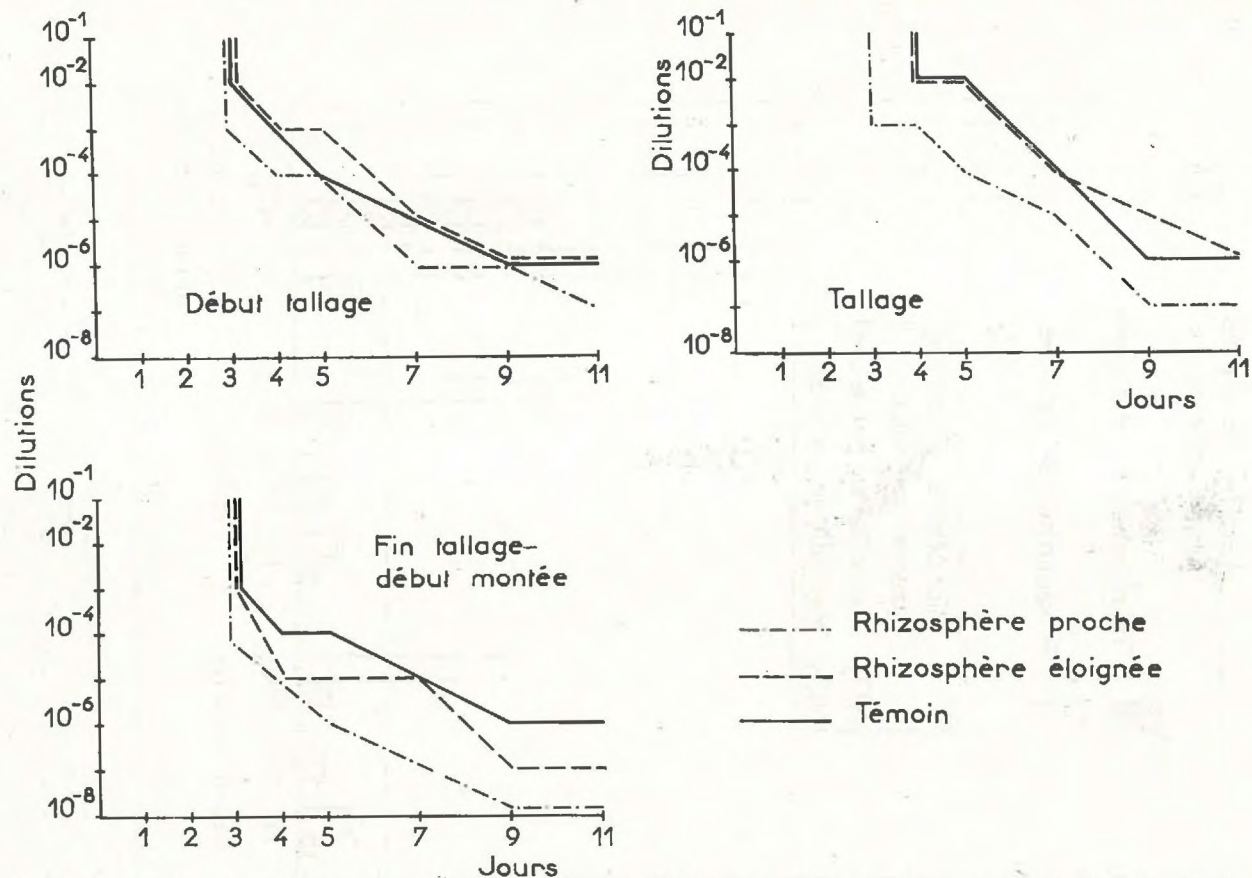


Fig. 16. — Influence du stade du tallage du Blé (var. FYLGIA cultivée dans un limon argileux) sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore ammonifiante.

Les courbes d'ammonification représentent la disparition de la tyrosine en fonction des dilutions et du temps. L'effet rhizosphère, par rapport au témoin, est exprimé par la différence des dilutions limites le 11^e jour. Il y a un effet rhizosphère éloignée stimulant seulement à la fin du tallage; dans la rhizosphère proche, l'effet est toujours stimulant et maximum à la fin du tallage, au début de la montée.

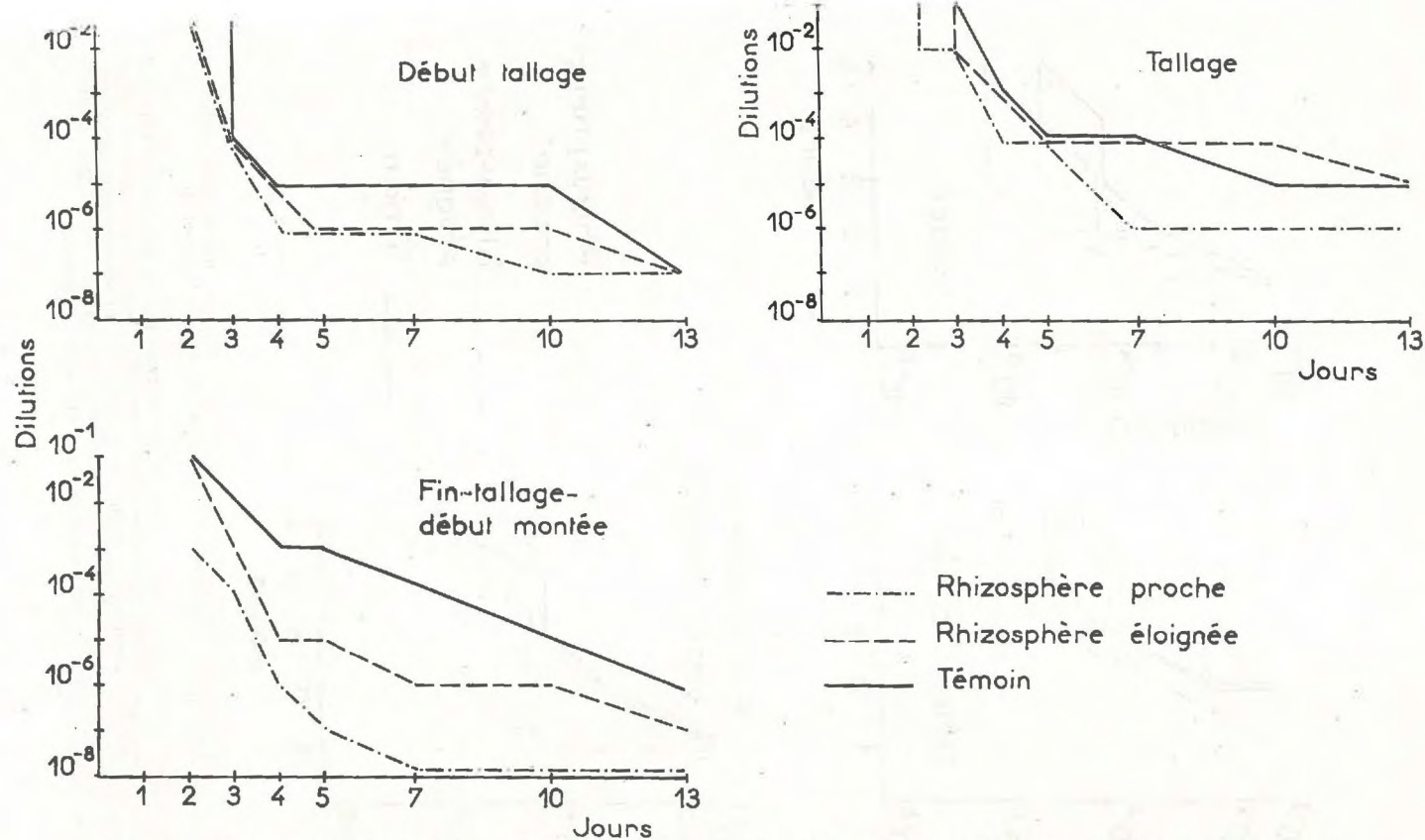


Fig. 17. — Influence du stade du tallage du Blé (var. FYLGIA cultivée dans un limon argileux) sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore dénitrifiante.

Les courbes de dénitrification représentent la disparition des nitrates en fonction des dilutions et du temps. L'effet rhizosphère, par rapport au témoin, est exprimé par la différence des dilutions limites le 13^e jour. Il y a un effet rhizosphère éloignée stimulant seulement à la fin du tallage; dans la rhizosphère proche, l'effet stimulant s'observe dès le tallage, mais il est maximum à la fin du tallage, au début de la montée.

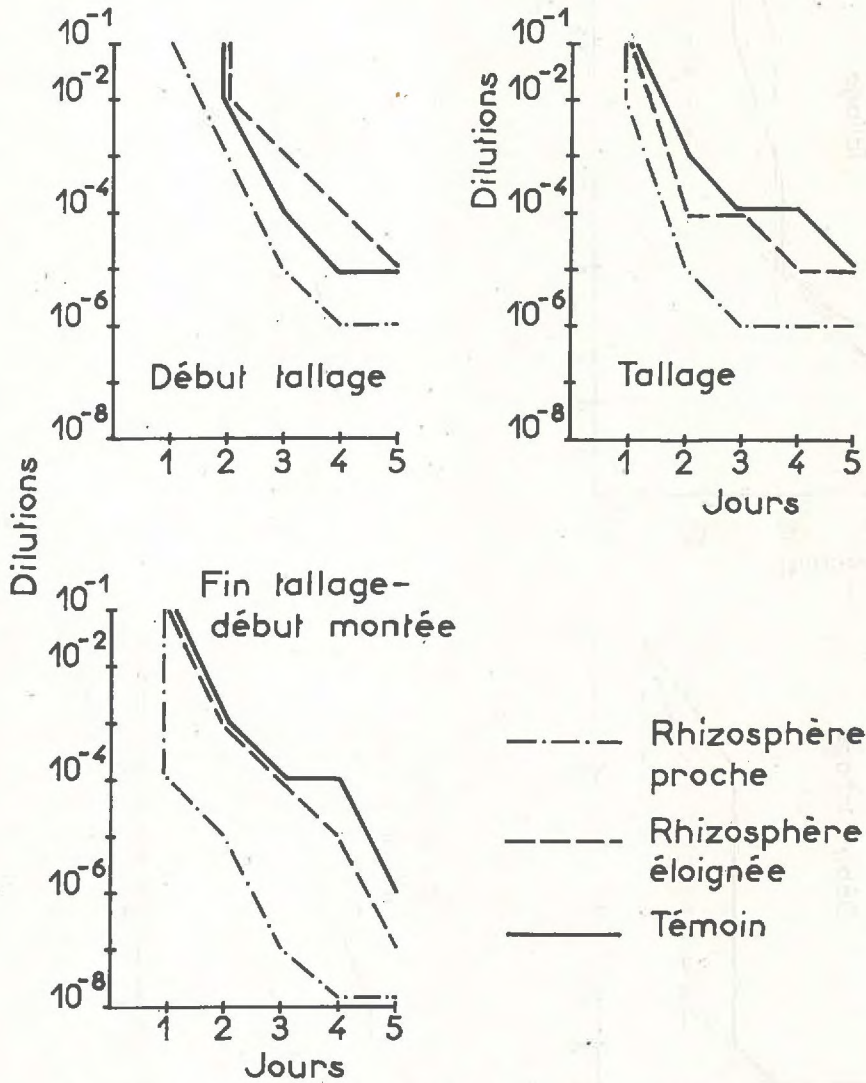


Fig. 18. — Influence du stade du tallage du Blé (var. FYLGA cultivée dans un limon argileux) sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore amylolytique.

Les courbes d'amyolyse représentent la disparition de l'amidon en fonction des dilutions et du temps. L'effet rhizosphère, par rapport au témoin, est exprimé par la différence des dilutions limites le 5^e jour. Il y a un effet rhizosphère éloignée stimulant seulement à la fin du tallage; dans la rhizosphère proche, l'effet est toujours stimulant et maximum à la fin du tallage, au début de la montée.

précédentes : faible ou nul dans la *rhizosphère éloignée*, plus élevé dans la *rhizosphère proche*, stimulant en général pour tous les groupes, sauf pour la microflore cellulolytique aérobie qui est inhibée.

C. — INFLUENCE DU TYPE DE SOL ET DE LA VARIÉTÉ DE LA PLANTE

I. Introduction

La revue bibliographique des publications consacrées aux conditions expérimentales nécessaires à l'étude de la rhizosphère (*chap. II*) a déjà permis d'avoir une idée de l'influence de ces deux facteurs. La plupart des auteurs s'accordent sur les points suivants : les rapports R/S sont plus élevés dans les limons, les sables et les argiles que dans les terres humifères, avec les variétés sensibles à la pourriture des racines qu'avec les variétés résistantes. Il y a beaucoup de travaux traitant du facteur variétal, mais peu de faits précis sur l'action des divers types de sol. On se propose d'envisager un aspect différent de l'influence de ces facteurs en étudiant l'effet rhizosphère de variétés de Blé à divers stades de leur croissance, suivant leur aptitude au tallage et selon la richesse en micro-organismes du sol, ce qui ne semble pas avoir été signalé d'une façon bien nette.

II. Recherches personnelles

1° — CONDITIONS D'EXPÉRIMENTATION

Elles ont pour but de mettre en évidence l'influence du type de sol ou de la variété sur l'effet rhizosphère du Blé, à divers stades de sa croissance, dans des conditions identiques à celles des expériences décrites dans le *chapitre II*.

TABLEAU XXIII bis

CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES, CHIMIQUES ET MICROBIOLOGIQUES DES DEUX SOLS
UTILISÉS DANS L'EXPÉRIMENTATION

1° ANALYSE PHYSIQUE	<i>Limon argileux</i>	<i>Rendzine argilo-calcaire</i>
Sable grossier : %	3,7	7,8
Sable fin : %	46,4	9,4
Limon : %	18,45	8,20
Argile : %	17,05	37,80
Calcaire (CO ³ Ca) : %	1,52	25,80
Matières organiques : %	2,60	3,10
Colloïdes humiques : %	1,1	—
2° ANALYSE CHIMIQUE :		
pH	7,5	7,6
Azote : ‰	1,40	1,79
Carbone : ‰	12,6	16,1
C/N	9	8,9
Acide phosphorique : ‰	0,13	0,15
K ₂ O : ‰	0,06	0,24
Milliéquivalents par kg de terre	1,3	5,1
MgO : ‰	0,14	0,43
Milliéquivalents par kg de terre	7	21,5
CaO : ‰	4,68	11,59
Milliéquivalents par kg de terre	167	414

(1) En abrégé, SiG pyruvate (glucose ou cellulose) indique qu'il s'agit de silico-gel imprégné avec la solution standard de WINOGRADSKY (1926) additionnée de pyruvate (de glucose ou de cellulose); dans le cas de SiG émaillé, il s'agit de silico-gel imprégné suivant les besoins de la microflore étudiée et émaillé avec du carbonate de calcium qui permet l'observation des auréoles de dissolution dues aux acides minéraux formés. Les résultats sont exprimés en pourcentage de grains fertiles (les ensemencements ayant été faits avec des grains de terre).

3 ^e ANALYSE MICROBIOLOGIQUE :	<i>Limon argileux</i>	<i>Rendzine argilo-calcaire</i>
<i>Microflore fixatrice d'azote :</i>		
Aérobiose : terre moulée (colonies apparues)	++++ (> 100 colonies)	++ (< 100 colonies)
(1) SiG pyruvate	96 %	48 %
Anaérobiose : terre moulée (colonies apparues)	+++	+++
(1) SiG glucose	68 %	50 %
<i>Microflore ammonifiante :</i>		
Milieu liquide : disparition de la tyrosine :		
— dilution maximum au 5 ^e j	10 ⁻³	10 ⁻⁵
— dilution maximum au 10 ^e j	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵
<i>Microflore nitreuse :</i>		
(1) SiG émaillé	64 %	60 %
Milieu liquide : dilution maximum au 15 ^e j avec apparition de nitrites	10 ⁻³	10 ⁻³
<i>Microflore nitrrique :</i>		
(1) SiG émaillé	54 %	58 %
Milieu liquide : dilution maximum au 15 ^e j avec apparition de nitrates	10 ⁻²	10 ⁻³
<i>Microflore dénitrifiante :</i>		
Milieu liquide : disparition des nitrates :		
— dilution maximum au 5 ^e j	10 ⁻³	10 ⁻⁵
— dilution maximum au 10 ^e j	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶
<i>Microflore cellulolytique :</i>		
Aérobie :		
(1) SiG cellulose	21 %	46 %
Anaérobie :		
Mésophiles	0	0
Thermophiles	+ après 8 jours	0
<i>Microflore amylolytique :</i>		
Gélose à l'amidon (colonies apparues)	+++	+++
Milieu liquide : disparition de l'amidon :		
— dilution maximum au 5 ^e j	10 ⁻⁴	10 ⁻⁶
<i>Microflore sulfato-réductrice :</i>		
Milieu liquide : 1 g.	5 tubes positifs	5 tubes positifs
10 ⁻¹	0	0
<i>Microflore oxydant le soufre :</i>		
(1) SiG émaillé	16 %	42 %
<i>Microflore oxydant le soufre réduit :</i>		
(1) SiG émaillé	24 %	24 %
Algues	0	0
<i>Champignons :</i>		
— ordre de grandeur	25 000 /g	50 000 /g
<i>Actinomycètes :</i>		
— ordre de grandeur	250 000 /g	1 000 000 /g
<i>Microflore totale :</i>		
— ordre de grandeur	10 000 000 /g	50 000 000 /g

a) Variétés choisies.

Il s'agit de deux variétés de Blé de printemps, *Fylgia* et *Blé d'Avril*, décrites par JONARD (1951), dont les différences les plus caractéristiques sont les suivantes :

	<i>Fylgia</i>	<i>Blé d'Avril</i>
Origine.	Extra Kolben × Aurore	Sélection dans Florence × Aurore
Obtenteur.	Institut de Svalof (Suède)	Tourneur à Coulommiers (S.-et-M.) France
CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES		
Comportement à l'égard des maladies cryptogamiques :		
Rouilles	jaune. assez résistant noire. assez résistant brune. sensible	sensible peu sensible sensible
Charbon	peu sensible	résistant
Comportement à l'égard des conditions climatiques :		
Froid	très sensible	très sensible
Précocité d'épiaison	précoce	très précoce
Alternativité	printemps	printemps
Aptitudes culturales et tech- nologiques :		
Tallage herbacé	fort à très fort	faible à moyen
Force boulangère.	moyenne à bonne	bonne à très bonne
Résistance à la verse.	faible	bonne

En fait, ces deux variétés sont choisies d'après leur aptitude au tallage qui est tout à fait opposée, *Fylgia* tallant fortement, *Blé d'Avril* faiblement.

b) Types de sols.

Les semis sont faits dans deux sols tenus en jachère sarclée :

— un *limon argileux* du Centre national de Recherches agronomiques de Versailles;

— et une *rendzine argilo-calcaire* de la région de Blois, dont les analyses physiques, chimiques et microbiologiques effectuées conformément aux techniques décrites par DEMOLON (1952) et POCHON (1954) ont donné les résultats suivants réunis dans le tableau XXIII bis (p. 132).

Le rapport C/N est le même dans les deux terres, mais la rendzine argilo-calcaire est nettement plus riche en micro-organismes, sauf en ce qui concerne les *Azotobacter*.

Elles permettent toutes les deux une croissance normale des deux variétés de Blé sans apport d'éléments fertilisants.

Le protocole expérimental est analogue à celui suivi dans les essais effectués en 1956 et en 1957; il y a six lots de pots nus et semés répartis de la façon suivante :

TERRE EMPLOYÉE \ VARIÉTÉ SEMÉE	VARIÉTÉ SEMÉE		
	<i>Fylgia</i>	<i>Blé d'avril</i>	NON SEMÉS
Limon argileux	1 lot	1 lot	1 lot témoin
Rendzine argilo-calcaire	1 lot	1 lot	1 lot témoin

Les analyses sont faites aux quatre stades précités :

Germination : soit huit jours après le début de la germination.

Tallage : cinquante-sept jours après le semis, au début de la montée.

Épiaison : quatre-vingt-quinze jours après le semis, dès l'apparition du premier épi.

Maturité : cent cinquante-quatre jours après le semis; en fait, il s'agit plutôt de la surmaturité comme dans les essais précédents. Dans ces conditions, *Fylgia* donne trois épis par grain et *Blé d'Avril* un seul.

2° — TECHNIQUES EMPLOYÉES

Elles sont identiques aux précédentes, analysant les groupes morphologiques et physiologiques de micro-organismes du sol, permettant de calculer des rapports R/S et d'apprécier les *effets rhizosphère proche et éloignée*.

3° — RÉSULTATS

Ils sont donnés dans les tableaux XXIV à XXIX et les figures 19 à 30.

TABLEAU XXIV

INFLUENCE DU TYPE DE SOL ET DE LA VARIÉTÉ SUR L'EFFET RHIZOSPHERE DU BLÉ
(var. *Fylgia*)

Les résultats des dénombrements sont rapportés à 1 gramme de terre en poids sec et exprimés en nombre de micro-organismes.

STADES GROUPES MORPHOLOGIQUES		GERMINATION			TALLAGE			ÉPIAISON			MATURITÉ		
		Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S
		Témoin	Essai		Témoin	Essai		Témoin	Essai		Témoin	Essai	
<i>Rhizosphère éloignée</i>													
Microflore totale exprimée en 10 ⁶ par gramme	TA	10,5	9,5	0,9	10	36	3,6	2,5	2,2	0,9	5,5	12,1	2,2
	TC	52	40	0,8	45	30	0,7	15,2	10	0,6	6	13,6	2,2
Actinomycètes exprimés en 10 ⁶ par gramme . .	TA	2,3	3,2	1,4	3,3	22,4	6,8	2,4	2,9	1,2	2,1	1,7	0,8
	TC	11,5	12	1	7,1	10	1,4	7,6	5,6	0,7	2,6	2,7	1
Champignons exprimés en 10 ⁴ par gramme . . .	TA	2,8	2,5	0,9	1,7	12	7,1	2,7	3	1,1	2,6	2,9	1,1
	TC	6	10	1,7	3,2	7	2,2	4,3	6,6	1,5	3	2,4	0,8
<i>Rhizosphère proche</i>													
Microflore totale exprimés en 10 ⁶ par gramme.	TA	10,5	25	2,4	10	260	26	2,5	29	11,7	5,5	31,4	5,7
	TC	52	55	0,9	45	240	5,3	15,2	58	3,8	6	21	3,5
Actinomycètes exprimés en 10 ⁶ par gramme . .	TA	2,3	3	1,3	3,3	95	28,7	2,4	24	10	2,1	3,4	1,6
	TC	11,5	5,5	0,5	7,1	39	5,5	7,6	24,4	3,2	2,6	5,4	2,1
Champignons exprimés en 10 ⁴ par gramme . . .	TA	2,8	2,5	0,9	1,7	224	132	2,7	28,5	10,5	2,6	43	16,5
	TC	6	8,8	1,4	3,2	37	11,6	4,3	30	7	3	12	4

TA : limon argileux.

TC : rendzine argilo-calcaire.

R/S : rapport des nombres de micro-organismes dans la rhizosphère (R) et le sol témoin (S).

TABLEAU XXV

INFLUENCE DU TYPE DE SOL ET DE LA VARIÉTÉ SUR L'EFFET RHIZOSPHERE DU BLÉ
(var. *Blé d'avril*)

Les résultats des dénombrements sont rapportés à 1 gramme de terre en poids sec et exprimés en nombre de micro-organismes.

GROUPES MORPHOLOGIQUES	STADES	GERMINATION			TALLAGE			ÉPIAISON			MATURITÉ		
		Dénombrement		R / S	Dénombrement		R / S	Dénombrement		R / S	Dénombrement		R / S
		Témoin	Essai		Témoin	Essai		Témoin	Essai		Témoin	Essai	
<i>Rhizosphère éloignée</i>													
Microflore totale exprimée en 10 ⁸ par gramme	TA	10,5	15	1,4	10	30	3	2,5	4,1	1,6	5,5	5,6	1
	TC	52	11	0,2	45	47	1	15,2	9,5	0,6	6	18	3
Actinomycètes exprimés en 10 ⁸ par gramme . .	TA	2,3	3	1,3	3,3	7,2	2,2	2,4	2,5	1,1	2,1	2,2	1
	TC	11,5	12	1	7,1	9,2	1,3	7,6	5,2	0,6	2,6	2,1	0,8
Champignons exprimés en 10 ⁴ par gramme . . .	TA	2,8	6	2,1	1,7	2,2	1,3	2,7	3,6	1,3	2,6	2,5	0,9
	TC	6	19	3,1	3,2	4,8	1,5	4,3	3,3	0,7	3	4,3	1,4
<i>Rhizosphère proche</i>													
Microflore totale exprimée en 10 ⁸ par gramme	TA	10,5	25	2,4	10	96	9,6	2,5	17,4	6,9	5,5	11	2
	TC	52	55	1	45	124	2,8	15,2	34	2,2	6	17,4	2,9
Actinomycètes exprimés en 10 ⁸ par gramme . .	TA	2,3	6,5	2,9	3,3	28	8,5	2,4	3,1	1,3	2,1	2,6	1,2
	TC	11,5	5,5	0,5	7,1	23	3,2	7,6	19,5	2,5	2,6	3,7	1,4
Champignons exprimés en 10 ⁴ par gramme . . .	TA	2,8	4,2	1,5	1,7	24,3	14,3	2,7	9,2	3,4	2,6	21	8
	TC	6	8,8	1,4	3,2	25,6	8	4,3	12	2,8	3	12	4

TA : limon argileux.

TC : rendzine argilo-calcaire.

R/S : rapport des nombres de micro-organismes dans la rhizosphère (R) et le sol témoin (S).

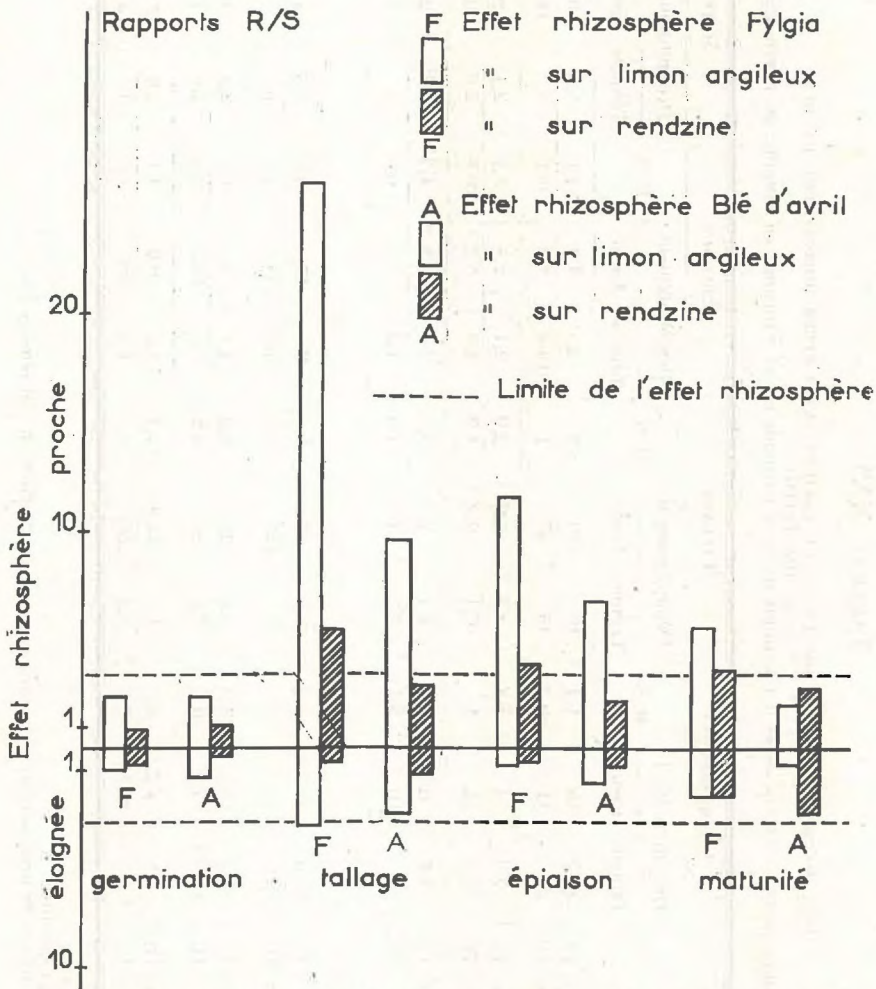


Fig. 19. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore totale (Bactéries).

L'effet rhizosphère, quand il existe, est toujours stimulant. Dans la rhizosphère éloignée, il n'apparaît qu'au tallage et il est limité à la variété *Fylgia* cultivée dans un limon argileux. Dans la rhizosphère proche, il se manifeste au tallage, à l'épiaison et à la maturité, beaucoup plus important dans le cas de la variété *Fylgia* et du limon argileux. On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3.

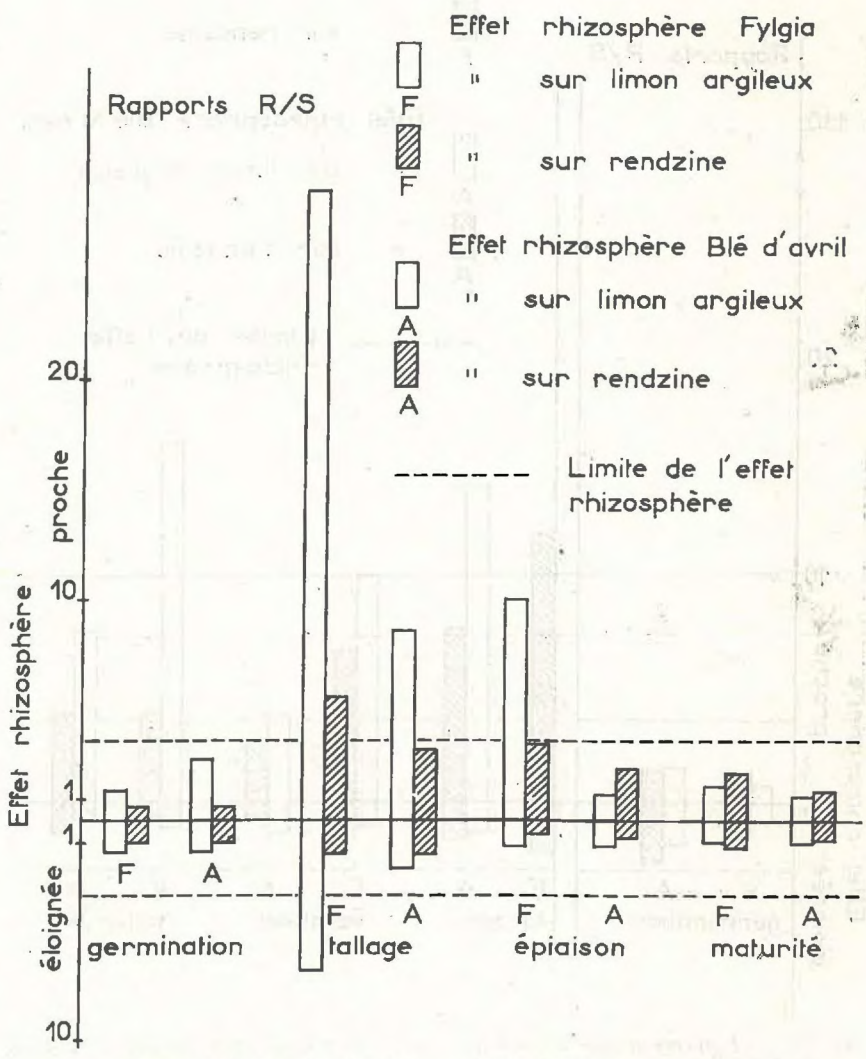


Fig. 20. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis des Actinomycètes.

L'effet rhizosphère, quand il existe, est toujours stimulant. Dans la rhizosphère éloignée, il n'apparaît qu'au tallage et il est limité à la variété *Fylgia* cultivée dans un limon argileux. Dans la rhizosphère proche, il se manifeste surtout au moment du tallage et il est beaucoup plus accentué dans le cas de la variété *Fylgia* et du limon argileux. On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3.

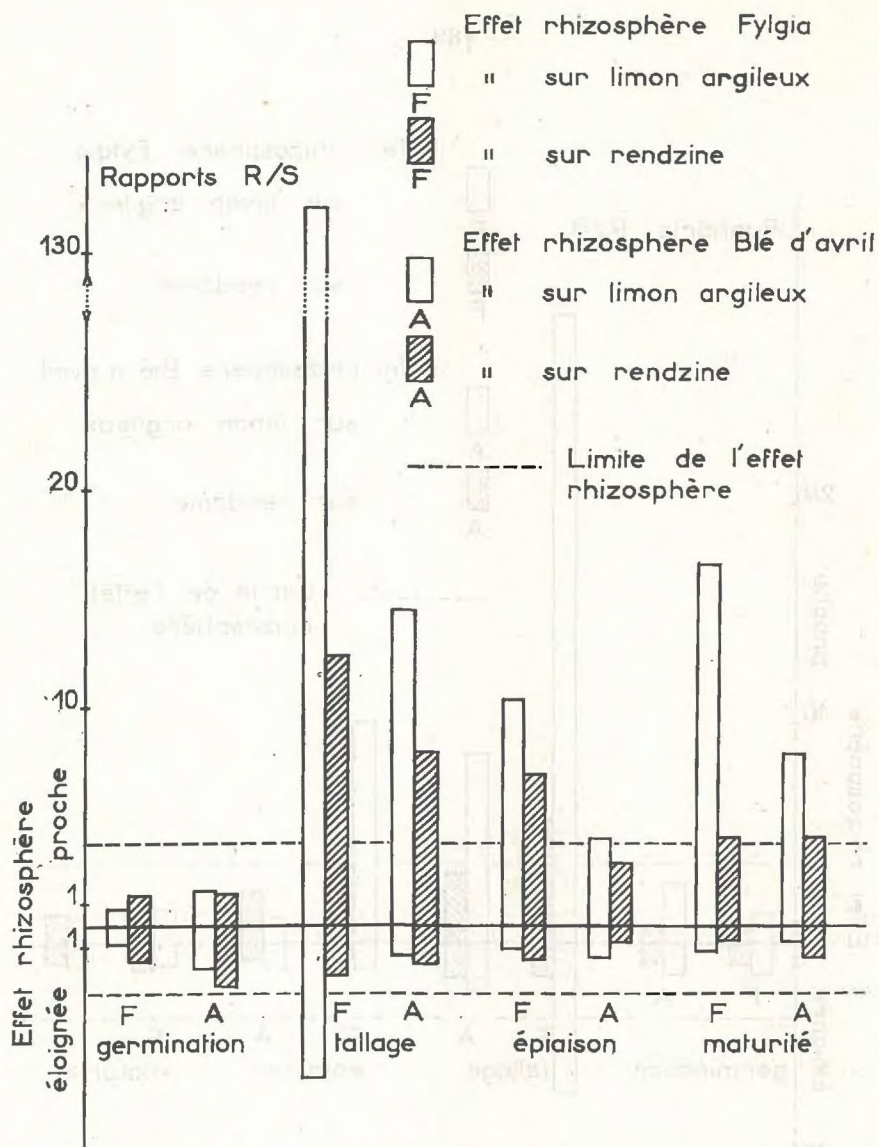


Fig. 21. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis des Champignons.

L'effet rhizosphère est toujours stimulant, limité au stade du tallage dans la rhizosphère éloignée, et seulement dans le cas de la variété *Fylgia* cultivée dans un limon argileux. Dans la rhizosphère proche, on le trouve au tallage (maximum élevé), à l'épiaison et à la maturité. Il est toujours plus accentué dans le cas de la variété *Fylgia* et du limon argileux. On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3.

INFLUENCE DU TYPE DE SOL ET DE LA VARIÉTÉ SUR L'EFFET RHIZOSPHERE DU BLÉ
(var. *Fylgia*)

Les résultats sont rapportés à 1 gramme de terre en poids sec et exprimés, soit en nombre de micro-organismes, soit en dilutions limites ayant donné lieu au phénomène étudié.

GROUPES PHYSIOLOGIQUES		STADES		GERMINATION			TALLAGE			ÉPIAISON			MATURITÉ		
				Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S
				Témoïn	Essai		Témoïn	Essai		Témoïn	Essai		Témoïn	Essai	
<i>Rhizosphère éloignée</i>															
Microflore aérobic fixatrice d'azote : cellules par gramme	TA	160	130	0,8	160	670	4,2	160	120	0,8	1 000	1 800	1,8		
	TC	500	160	0,3	260	340	1,3	1 600	1 000	0,6	1 000	400	0,4		
Microflore ammonifiante : dilutions limites	TA	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁴	10 ⁻⁴	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0		
	TC	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁴	10 ⁻⁴	0	10 ⁻⁷	10 ⁻⁷	0		
Microflore nitreuse : cellules par gramme	TA	120	250	2,1	1 200	9 400	7,8	1 200	1 600	1,3	7 000	5 600	0,8		
	TC	500	500	1	1 200	2 000	1,6	1 200	3 000	2,5	5 000	7 000	1,4		
Microflore nitrifique : cellules par gramme	TA	120	120	1	1 200	5 000	4	1 200	4 000	3,3	12 000	8 400	0,7		
	TC	500	500	1	500	700	1,4	500	500	1	5 000	7 000	1,4		
Microflore dénitrifiante : dilutions limites	TA	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0		
	TC	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0		
Microflore cellulolytique aérobic : aspect de la culture	TA	culture normale	culture normale	1	culture normale	légère inhib.	<1	culture normale	légère inhib.	<1	culture normale	culture normale	0		
	TC	culture normale	culture normale	1	culture normale	légère inhib.	<1	culture normale	légère inhib.	<1	culture normale	culture normale	0		
Microflore amylolytique : dilutions limites	TA	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	1	10 ⁻⁴	10 ⁻⁵	1	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0		
	TC	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0		

TA : limon argileux.

TC : rendzine argilo-calcaire.

R/S : rapport des nombres de micro-organismes ou différence des exposants des dilutions limites dans la rhizosphère (R) et le sol témoin (S).

TABLEAU XXVI (suite)

INFLUENCE DU TYPE DE SOL ET DE LA VARIÉTÉ SUR L'EFFET RHIZOSPHERE DU BLÉ
(var. *Fylgia*)

Les résultats sont rapportés à 1 gramme de terre en poids sec et exprimés, soit en nombre de micro-organismes, soit en dilutions limites ayant donné lieu au phénomène étudié.

GROUPES PHYSIOLOGIQUES		STADES		GERMINATION			TAILLAGE			ÉPIAISON			MATURITÉ		
		Rhizosphère proche		Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S
		Témoin	Essai	Témoin	Essai		Témoin	Essai		Témoin	Essai				
Microflore aérobic fixatrice d'azote : cellules par gramme	TA	160	430	2,7	160	4 800	30	160	900	5,6	1 000	1 600	1,6		
	TC	500	260	0,5	260	1 600	6	1 600	3 200	2	1 000	2 800	2,8		
Microflore ammonifiante : dilutions limites . . .	TA	10 ⁻⁸	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁶	10 ⁻⁸	2	10 ⁻⁴	10 ⁻⁵	1	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1		
	TC	10 ⁻⁸	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁴	10 ⁻⁴	0	10 ⁻⁷	10 ⁻⁷	0		
Microflore nitriceuse : cellules par gramme . . .	TA	120	170	1,4	1 200	86 000	72	1 200	4 800	4	7 000	8 400	1,2		
	TC	500	1 200	2,4	1 200	12 000	10	1 200	7 000	5,8	7 000	7 000	1		
Microflore nitrique : cellules par gramme . . .	TA	120	240	2	1 200	75 000	63	1 200	22 800	19	12 000	12 000	1		
	TC	500	500	1	500	5 000	10	500	500	1	5 000	7 000	1,4		
Microflore dénitrifiante : dilutions limites . . .	TA	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁷	2	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0		
	TC	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	0		
Microflore cellulolytique aérobic : aspect de la culture	TA	culture normale	culture normale	1	culture normale	inhib. totale	0	culture normale	inhib. totale	0	culture normale	culture normale	1		
	TC	culture normale	culture normale	1	culture normale	inhib. totale	0	culture normale	inhib. totale	0	culture normale	culture normale	1		
Microflore amylolytique : dilutions limites . . .	TA	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁷	2	10 ⁻⁴	10 ⁻⁵	1	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1		
	TC	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁷	2	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0		

TA : limon argileux.

TC : rendzine argilo-calcaire.

R/S : rapport des nombres de micro-organismes ou différence des exposants des dilutions limites dans la rhizosphère (R) et le sol témoin (S).

INFLUENCE DU TYPE DE SOL ET DE LA VARIÉTÉ SUR L'EFFET RHIZOSPHERE DU BLÉ
(var. *Blé d'avril*)

Les résultats sont rapportés à 1 gramme de terre en poids sec et exprimés, soit en nombre de micro-organismes, soit en dilutions limites ayant donné lieu au phénomène étudié.

GROUPES PHYSIOLOGIQUES		STADES		GERMINATION			TALLAGE			ÉPIAISON			MATURITÉ		
				Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S	Dénombrement		R/S
				Témoin	Essai		Témoin	Essai		Témoin	Essai		Témoin	Essai	
<i>Rhizosphère éloignée</i>															
Microflore aérobic fixatrice d'azote : cellules par gramme	TA	160	260	1,6	160	260	1,6	160	130	0,8	1 000	800	0,8		
	TC	500	260	0,5	260	700	2,7	1 600	1 600	1	1 000	1 600	1,6		
Microflore ammonifiante : dilutions limites	TA	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁴	10 ⁻⁴	0	10 ⁻⁷	10 ⁻⁷	0		
	TC	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁷	10 ⁻⁷	0		
Microflore nitreuse : cellules par gramme.	TA	120	220	1,8	1 200	700	0,6	1 200	1 800	1,5	7 000	3 500	0,5		
	TC	500	1 200	2,4	1 200	1 800	1,5	1 200	2 600	2,1	7 000	7 000	1		
Microflore nitrique : cellules par gramme.	TA	120	220	1,8	1 200	1 200	1	1 200	700	0,6	12 000	5 000	0,4		
	TC	500	700	1,4	500	500	1	500	700	1,4	5 000	5 000	1		
Microflore dénitrifiante : dilutions limites	TA	10 ⁻⁶	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0		
	TC	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0		
Microflore cellulolytique aérobic : aspect de la culture.	TA	culture normale	culture normale	1	culture normale	légère inhib.	<1	culture normale	légère inhib.	<1	culture normale	culture normale	0		
	TC	culture normale	culture normale	1	culture normale	légère inhib.	<1	culture normale	légère inhib.	<1	culture normale	culture normale	0		
Microflore amylolytique : dilutions limites	TA	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁴	10 ⁻⁴	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0		
	TC	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0		

TA : limon argileux.

TC : rendzine argilo-calcaire.

R/S : rapport des nombres de micro-organismes ou différence des exposants des dilutions limites dans la rhizosphère (R) et le sol témoin (S).

TABLEAU XXVII (suite)

INFLUENCE DU TYPE DE SOL ET DE LA VARIÉTÉ SUR L'EFFET RHIZOSPHERE DU BLÉ
(var. *Blé d'avril*)

Les résultats sont rapportés à 1 gramme de terre en poids sec et exprimés, soit en nombre de micro-organismes, soit en dilutions limites ayant donné lieu au phénomène étudié.

GROUPES PHYSIOLOGIQUES	STADES	GERMINATION			TALLAGE			ÉPIAISON			MATURITÉ		
		Dénombrement		R / S	Dénombrement		R / S	Dénombrement		R / S	Dénombrement		R / S
		Témoin	Essai		Témoin	Essai		Témoin	Essai		Témoin	Essai	
<i>Rhizosphère proche</i>													
Microflore aérobic fixatrice d'azote : cellules par gramme	TA	160	220	1,3	160	700	4,3	160	800	5	1 000	800	0,8
	TC	500	260	0,5	260	1 000	3,9	1 600	5 000	3,1	1 000	1 400	1,4
Microflore ammonifiante : dilutions limites	TA	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁴	10 ⁻⁵	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	0
	TC	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁴	10 ⁻⁴	0	10 ⁻⁷	10 ⁻⁷	0
Microflore nitreuse : cellules par gramme.	TA	120	300	2,5	1 200	30 000	25	1 200	7 200	6	7 000	3 500	0,5
	TC	500	500	1	1 200	7 000	5,8	1 200	2 600	2,1	7 000	3 200	0,4
Microflore nitrifique : cellules par gramme.	TA	120	300	2,5	1 200	23 000	19	1 200	5 000	4,1	12 000	5 000	0,4
	TC	500	500	1	500	4 000	8	500	1 200	2,4	5 000	3 200	0,6
Microflore dénitrifiante : dilutions limites	TA	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	0
	TC	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0
Microflore cellulolytique aérobic : aspect de la culture.	TA	culture normale	culture normale	1	culture normale	inhib. totale	0	culture normale	inhib. totale	0	culture normale	culture normale	1
	TC	culture normale	culture normale	1	culture normale	inhib. totale	0	culture normale	inhib. totale	0	culture normale	culture normale	1
Microflore amylolytique : dilutions limites	TA	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁷	2	10 ⁻⁴	10 ⁻⁵	1	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0
	TC	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0

TA : limon argileux.
 TC : rendzine argilo-calcaire.
 R/S : rapport des nombres de micro-organismes ou différence des exposants des dilutions limites dans la rhizosphère (R) et le sol témoin (S).

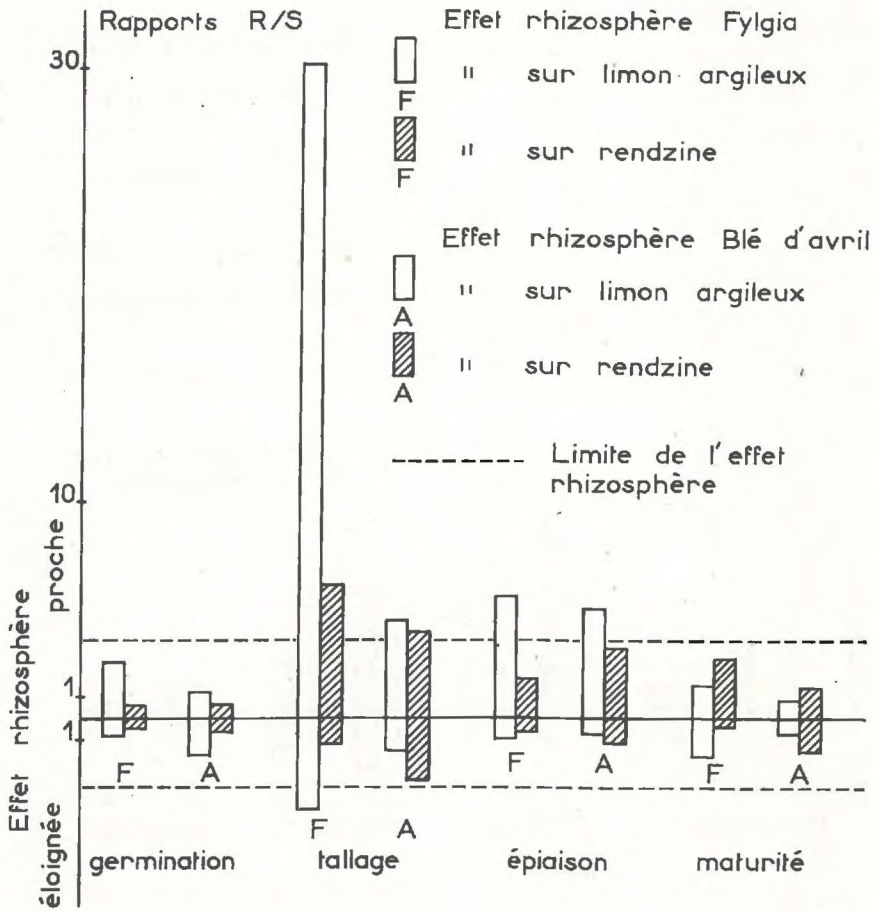


Fig. 22. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore aérobie fixatrice d'azote (AZOTOBACTER).

L'effet rhizosphère est toujours stimulant. Dans la rhizosphère éloignée, il est limité au stade du tallage et à la variété *Fylgia* cultivée dans un limon argileux. Dans la rhizosphère proche, il est maximum au moment du tallage, beaucoup plus accentué dans le cas de la variété *Fylgia* et du limon argileux; à l'épisaison, on ne le trouve que dans le limon argileux. L'influence de la variété est plus importante que celle du type de sol. On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3.

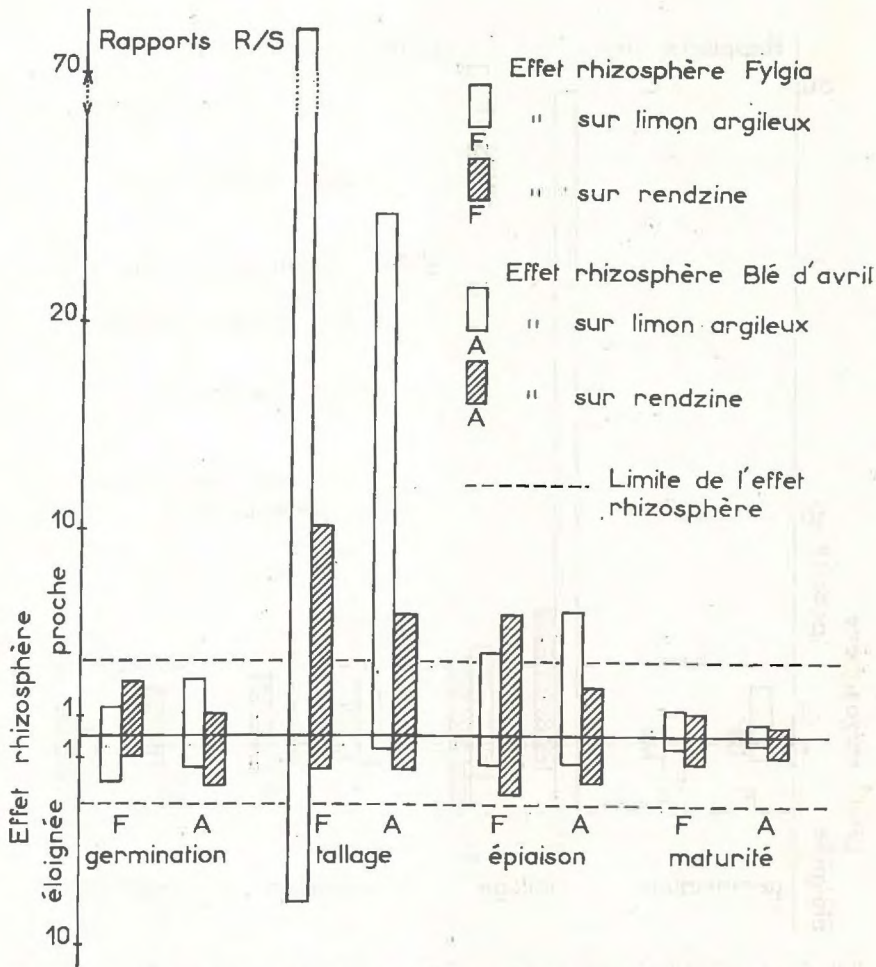


Fig. 23. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore nitréuse.

L'effet rhizosphère est toujours stimulant. Il est limité, dans la rhizosphère éloignée, au stade du tallage et à la variété *Fylgia* cultivée dans un limon argileux. Dans la rhizosphère proche, on le trouve au tallage (maximum) et à l'épiaison, généralement plus accentué dans le cas de la variété *Fylgia* et du limon argileux (sauf à l'épiaison). On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3.

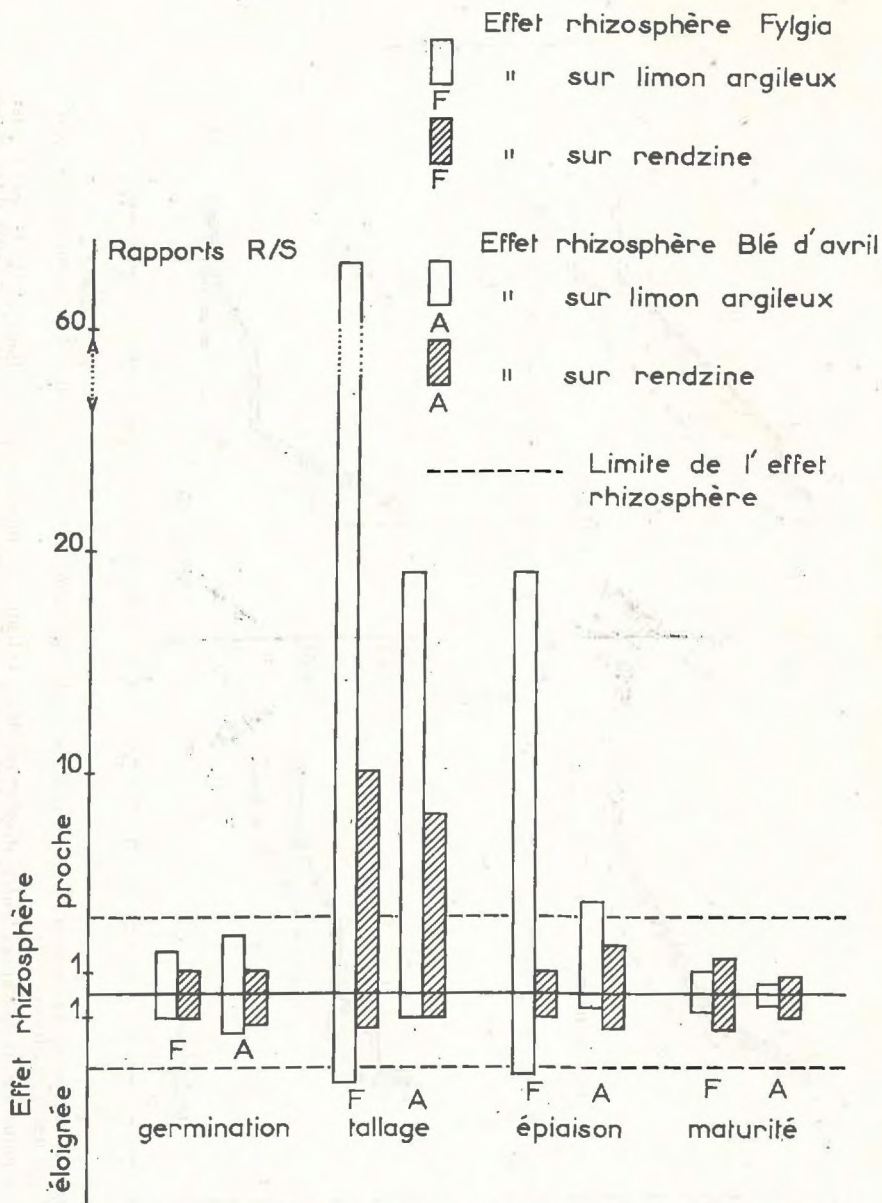


Fig. 24. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore nitrique.

L'effet rhizosphère est toujours stimulant. Dans la rhizosphère éloignée, il est limité à la variété *Fylgia* cultivée dans un limon argileux, mais on le trouve au tallage et à l'épisaison. Dans la rhizosphère proche, il est maximum au moment du tallage, plus accentué dans le cas de la variété *Fylgia* et du limon argileux; à l'épisaison, l'effet rhizosphère ne s'observe que dans le limon argileux. On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3.

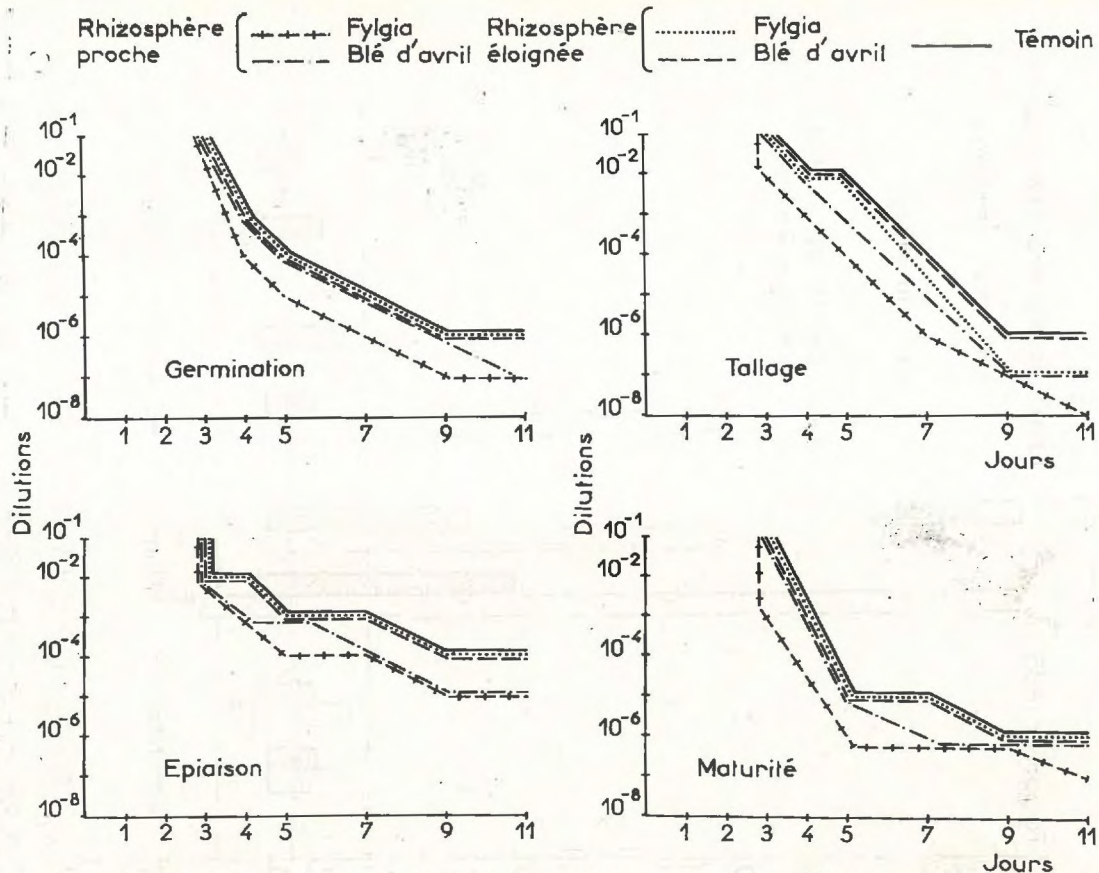


Fig. 25. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore ammonifiante (après culture dans un limon argileux).

Les courbes d'ammonification représentent la disparition de la tyrosine en fonction des dilutions et du temps. L'effet rhizosphère, par rapport au témoin, est exprimé par la différence des dilutions limites le 11^e jour. Il y a un effet rhizosphère éloignée stimulant au tallage et seulement dans le cas de la variété *Fylgia*. Dans la rhizosphère proche, l'effet stimulant est maximum au tallage, mais il s'observe aussi à la germination, à l'épiaison et à la maturité (sauf dans le cas de la variété

Rhizosphère proche (— + — Fylgia Rhizosphère éloignée (..... Fylgia ——— Blé d'avril ——— Témoin
 Blé d'avril

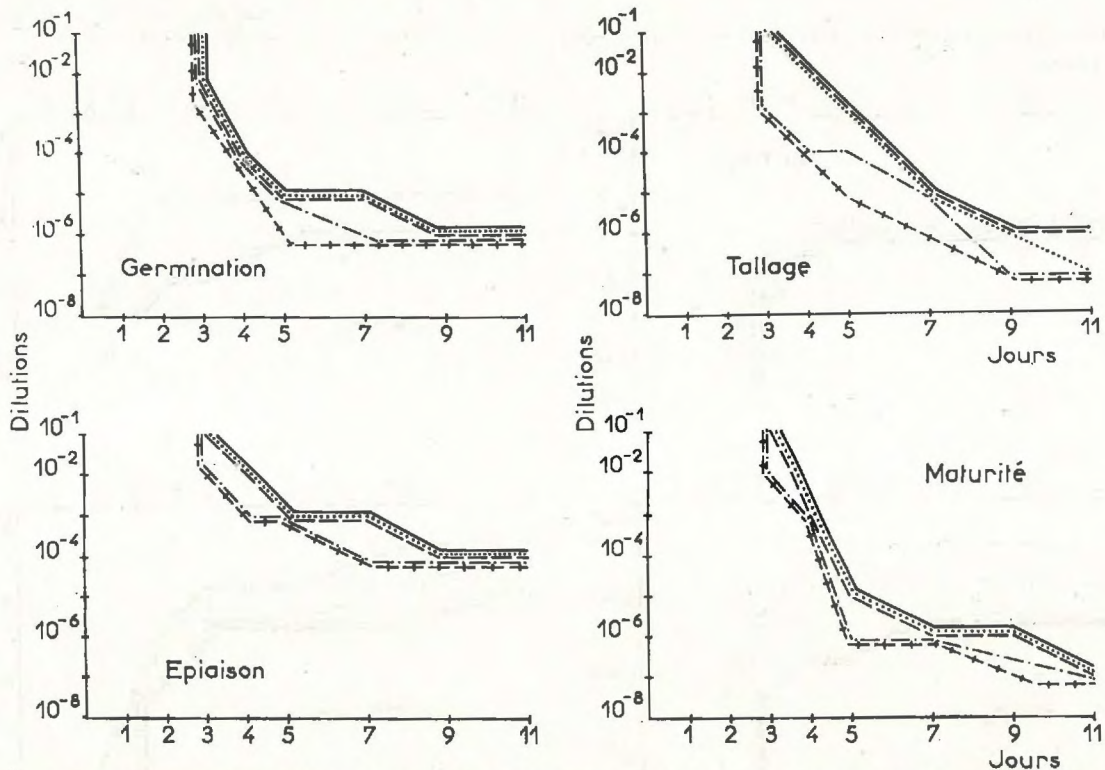


Fig. 26. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore ammonifiante (après culture dans une rendzine argilo-calcaire).

Les résultats sont interprétés comme dans le cas de la figure 25.

Il y a un effet rhizosphère éloignée stimulant seulement au stade du tallage et dans le cas de la variété *Fylgia*. Dans la rhizosphère proche, l'effet est stimulant aussi seulement à ce stade, mais sur les deux variétés étudiées.

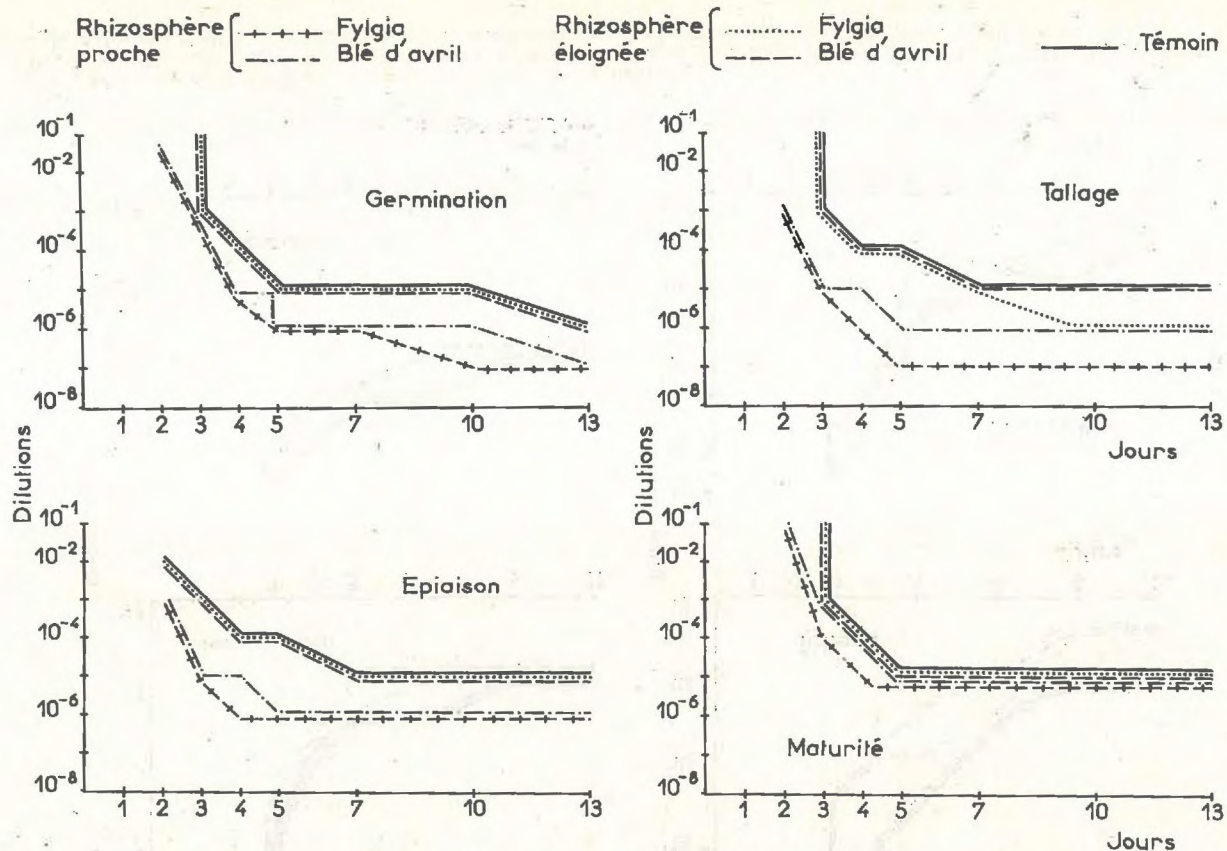


Fig. 27. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore dénitrifiante (après culture dans un limon argileux).

Les courbes de dénitrification représentent la disparition des nitrates en fonction des dilutions et du temps. L'effet rhizosphère, par rapport au témoin, est exprimé par la différence des dilutions limites le 13^e jour. Il y a un effet rhizosphère éloignée stimulant seulement au stade du tallage et dans le cas de la variété *Fylgia*. Dans la rhizosphère proche, l'effet est toujours stimulant, maximum au tallage, décelable à la germination et à l'épiaison, plus accentué dans le cas de la variété *Fylgia*.

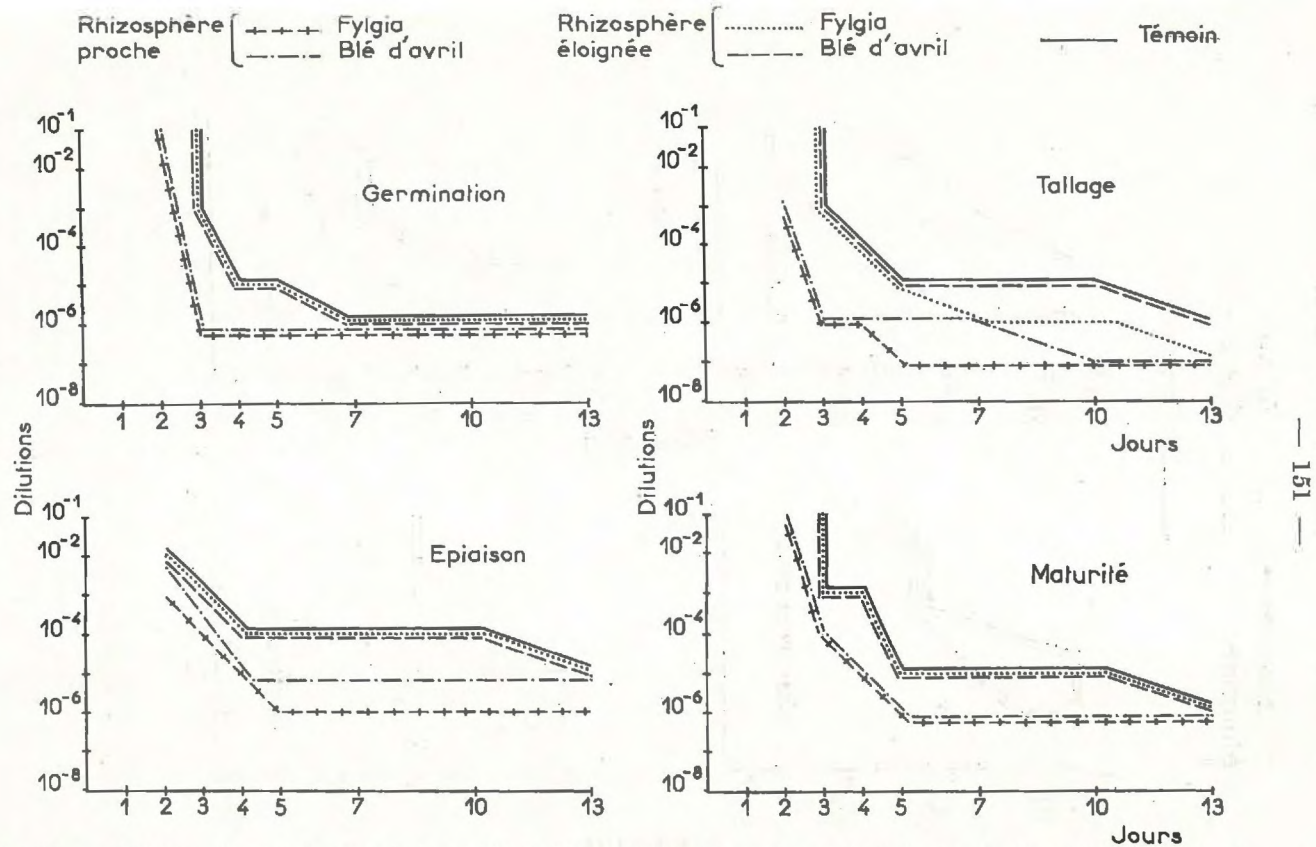


Fig. 28. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore dénitrifiante (après culture dans une rendzine argilo-calcaire).

Les résultats sont interprétés comme dans le cas de la figure 27.

Il y a un effet rhizosphère éloignée stimulant uniquement au stade du tallage (var. *Fylgia* seule). Dans la rhizosphère proche, l'effet est toujours stimulant, maximum au tallage, décelable à l'épiaison (var. *Fylgia* seule).

Rhizosphère proche { + + + Fylgia
 - - - - Blé d'avril

Rhizosphère éloignée { Fylgia
 - - - - Blé d'avril

— Témoin

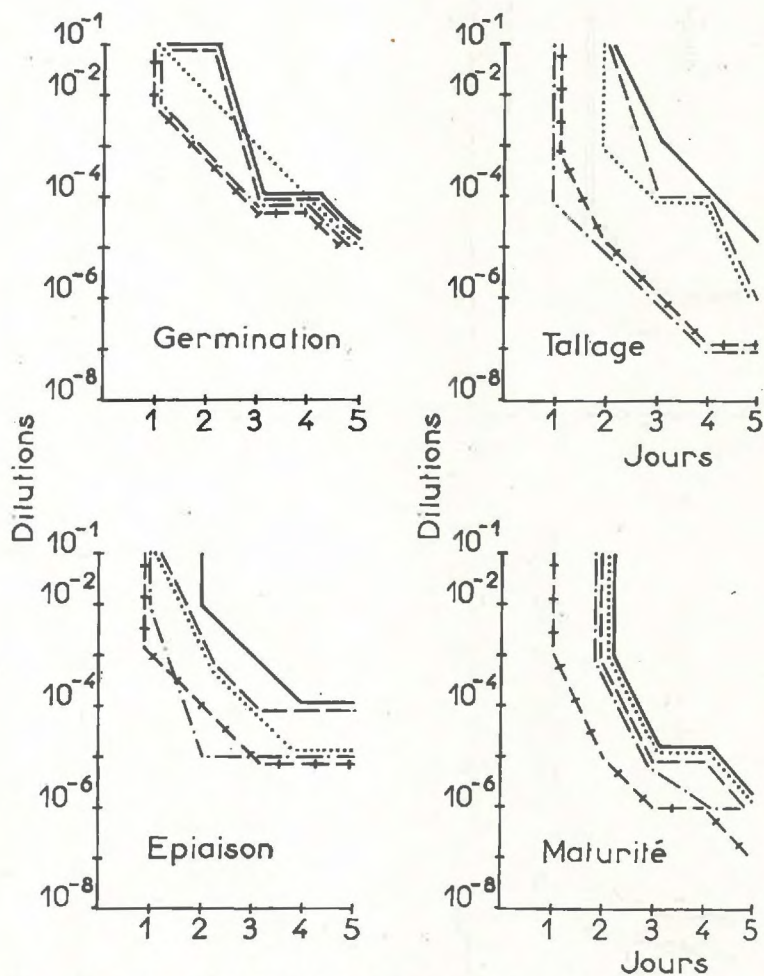


Fig. 29. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore amylolytique (après culture dans un limon argileux).

Les courbes d'amyolyse représentent la disparition de l'amidon en fonction des dilutions et du temps. L'effet rhizosphère, par rapport au témoin, est exprimé par la différence des dilutions limites le 5^e jour. Il y a un effet rhizosphère éloignée stimulant au tallage (dans le cas des deux variétés) et à l'épiaison (var. *Fylgia* seule). dans la rhizosphère proche, l'effet stimulant est maximum au tallage, décelable à l'épiaison et à la maturité (var. *Fylgia* seule).

Rhizosphère proche { + + + Fylgia
 - - - Blé d'avril

Rhizosphère éloignée { Fylgia
 - - - Blé d'avril

— Témoin

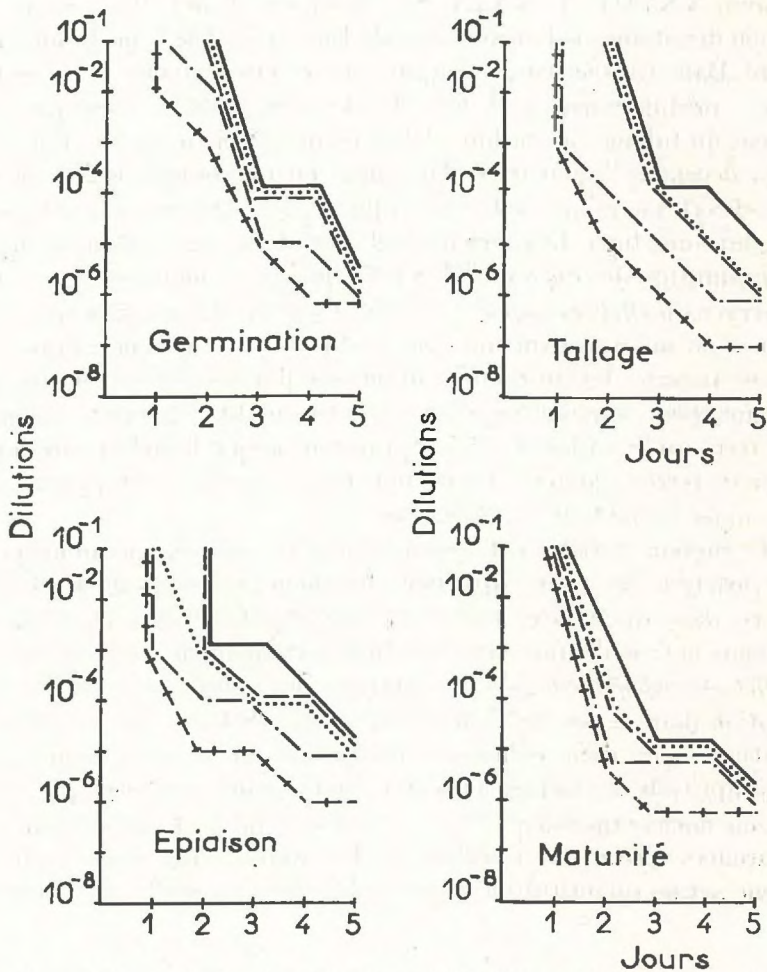


Fig. 30. — Influence du type de sol et de la variété de Blé sur l'effet rhizosphère vis-à-vis de la microflore amylolytique (après culture dans une rendzine argilo-calcaire).

Les résultats sont interprétés comme dans le cas de la figure 29.

Il y a un effet rhizosphère éloignée stimulant seulement au stade du tallage. Dans la rhizosphère proche, l'effet stimulant est maximum au moment du tallage (plus accentué dans le cas de la var. *Fylgia*) et décelable à l'épiaison (var. *Fylgia* seule).

4^o — DISCUSSION

L'interprétation des résultats se fait aisément à la lecture des tableaux XXVIII et XXIX qui indiquent l'effet rhizosphère en fonction des stades de la croissance du Blé, suivant le type de sol ou la variété. Dans tous les cas, l'*effet rhizosphère proche* évolue de la même façon : pratiquement nul lors de la germination, maximum au moment du tallage (fin tallage-début montée), encore net à l'épiaison et peu décelable à maturité. La teneur en micro-organismes du sol influe directement sur l'effet rhizosphère qui varie en sens inverse : ainsi, dans une terre d'expérience riche (*rendzine argilo-calcaire*), il y a une diminution des rapports R/S telle qu'il n'est même plus possible d'observer un *effet rhizosphère éloignée* vis-à-vis des groupes morphologiques de micro-organismes du sol. Ceci peut expliquer, dans une certaine mesure, les différences observées par les divers auteurs qui expérimentent souvent sans préciser les qualités microbiologiques de la terre qu'ils utilisent. Il faut noter aussi que l'analyse chimique des deux terres étudiées donne une même valeur au rapport C/N et qu'ainsi ce facteur ne joue pas.

Le facteur variétal est responsable d'un phénomène identique : si la variété a une faible aptitude au tallage, les rapports R/S sont compris dans des limites beaucoup plus étroites, l'effet rhizosphère est moins net; seule une variété tallant fortement permet d'observer un *effet rhizosphère éloignée* au moment du tallage (avec une seule exception dans le cas de la microflore amylolytique). Les meilleures conditions sont donc celles qui réunissent une variété ayant une bonne aptitude au tallage (*Fylgia*), semée dans une terre pas trop riche en micro-organismes (*limon argileux*), mais ne présentant pas de carences (riche en *Azotobacter*). En résumé, ces deux facteurs ont une action quantitative et non qualitative sur l'effet rhizosphère.

TABLEAU XXVIII

INFLUENCE DU TYPE DE SOL ET DE LA VARIÉTÉ SUR L'EFFET RHIZOSPHERE DU BLÉ

GROUPES MORPHOLOGIQUES		STADES		GERMINATION		TALLAGE		ÉPIAISON		MATURITÉ	
		F	A	F	A	F	A	F	A		
<i>Rhizosphère éloignée</i>											
Microflore totale (Bactéries) . . .	TA	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
	TC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Actinomycètes	TA	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
	TC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Champignons	TA	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
	TC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhizosphère proche</i>											
Microflore totale (Bactéries) . . .	TA	0	0	++	+	++	+	+	+	+	0
	TC	0	0	+	0	+	0	+	0	+	0
Actinomycètes	TA	0	0	++	+	++	0	0	0	0	0
	TC	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
Champignons	TA	0	0	++++	++	++	+	++	+	++	+
	TC	0	0	++	+	+	0	+	0	+	+

F : *Fylgia*.

A : Blé d'avril.

TA : limon argileux.

TC : rendzine argilo-calcaire.

0 : effet rhizosphère nul.

+ : effet rhizosphère stimulant faible.

++ : effet rhizosphère stimulant moyen.

+++ : effet rhizosphère stimulant fort.

++++ : effet rhizosphère stimulant très important.

TABLEAU XXIX

INFLUENCE DU TYPE DE SOL ET DE LA VARIÉTÉ SUR L'EFFET RHIZOSPHERE DU BLÉ

GROUPES PHYSIOLOGIQUES		STADES		GERMINATION		TALLAGE		ÉPIAISON		MATURITÉ	
		<i>Rhizosphère éloignée</i>		F	A	F	A	F	A	F	A
Microflore aérobic fixatrice d'azote	TA	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
	TC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Microflore ammonifante	TA	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
	TC	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
Microflore nitriceuse	TA	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
	TC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Microflore nitrice	TA	0	0	+	0	+	0	0	0	0	0
	TC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Microflore dénitrifiante	TA	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
	TC	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
Microflore cellulolytique aérobic	TA	0	0	—	—	—	—	—	—	0	0
	TC	0	0	—	—	—	—	—	—	0	0
Microflore amylolytique	TA	0	0	+	+	+	0	0	0	0	0
	TC	0	0	+	+	0	0	0	0	0	0

<i>Rhizosphère proche</i>			F	A	F	A	F	A	F	A
Microflore aérobic fixatrice d'azote	TA	0	0	++	+	+	+	0	0	0
	TC	0	0	+	+	0	0	0	0	0
Microflore ammonifiante	TA	+	+	++	+	+	+	+	+	0
	TC	0	0	+	+	0	0	0	0	0
Microflore nitreuse	TA	0	0	+++	++	+	+	0	0	0
	TC	0	0	++	+	+	0	0	0	0
Microflore nitrique	TA	0	0	+++	++	++	+	0	0	0
	TC	0	0	++	+	0	0	0	0	0
Microflore dénitrifiante	TA	+	+	++	+	+	+	0	0	0
	TC	0	0	+	+	+	0	0	0	0
Microflore cellulolytique aérobie	TA	0	0	---	---	---	---	0	0	0
	TC	0	0	---	---	---	---	0	0	0
Microflore amylolytique	TA	0	0	++	++	+	+	+	+	0
	TC	0	0	++	+	+	0	0	0	0

- F : *Fytgia*.
 A : *Blé d'avril*.
 TA : limon argileux.
 TC : rendzine argilo-calcaire.
 0 : effet rhizosphère nul.
 + : effet rhizosphère stimulant faible.
 ++ : effet rhizosphère stimulant moyen.
 +++ : effet rhizosphère stimulant fort.
 ++++ : effet rhizosphère stimulant très important.
 - : effet rhizosphère inhibiteur partiel.
 --- : effet rhizosphère inhibiteur total.

D. — CONFIRMATION DE L'IMPORTANCE DU TALLAGE

I. Introduction

Les résultats précédents montrent que, dans un même sol, à la fin du tallage, au début de la montée, la variété de Blé ayant la plus forte aptitude au tallage exerce l'effet rhizosphère le plus élevé que l'on puisse observer au cours de sa croissance. On peut se demander si cet effet est lié au fait même du tallage, essayer de faire taller plus ou moins la variété en question et analyser le phénomène pour voir s'il y a des différences notables. Il est nécessaire d'utiliser la terre la plus pauvre en micro-organismes, afin de ne pas risquer de masquer les effets rhizosphère de faible amplitude.

II. Recherches personnelles

1° — CONDITIONS D'EXPÉRIMENTATION

L'étude porte sur la variété *Fylgia* cultivée en pots dans le même limon argileux et dans des conditions identiques à celles des essais effectués en 1956 et en 1957; l'expérimentation étant faite en 1958, les conditions climatiques résumées dans le tableau VI (p. 55). On se propose de voir s'il y a une diminution de l'effet rhizosphère quand une même variété talle moins par suite d'une modification dans les conditions du semis.

L'expérience est réalisée en double exemplaire, menée jusqu'à la fin du tallage, au début de la montée : soit un lot ayant tallé normalement (trois tiges par grain) et un autre n'ayant pas tallé après avoir été semé à une faible profondeur (inférieure à 1 cm).

Les rapports entre les poids des tiges et ceux des racines (plus la terre adhérente) sont donnés dans le tableau XXX.

2° — TECHNIQUES EMPLOYÉES

Les groupes morphologiques et physiologiques de micro-organismes du sol sont étudiés avec les techniques déjà décrites. Seul l'effet rhizosphère proche est analysé afin d'avoir des différences suffisamment nettes.

TABLEAU XXX

RAPPORTS ENTRE LES POIDS DES TIGES ET CEUX DES RACINES PLUS LA TERRE ADHÉRENTE
(var. *Fylgia* cultivée dans un limon argileux)

CULTURES		POIDS (en g)		RAPPORT T/R
		Tiges (T)	Racines + terre adhérente (R)	
Non tallées.	essai 1	2,1	7,1	0,30
	essai 2	3,2	11,1	0,29
Tallées.	essai 1	5,9	11,3	0,53
	essai 2	6,2	12,1	0,50

3° — RÉSULTATS

Ils sont donnés dans le tableau XXXI et les figures 31 à 34.

4° — DISCUSSION

Les cultures ayant tallé ont un rapport T/R plus élevé que les cultures non tallées et, dans l'ensemble, un effet rhizosphère proche plus important vis-à-vis des divers groupes morphologiques et physiologiques de micro-organismes du sol; l'augmentation moyenne,

en pourcentage, des rapports R/S étant la plus forte dans le cas de la microflore nitrique (200 %), la plus faible dans celui de la microflore nitreuse (45 %), mais du même ordre de grandeur que celle des rapports T/R (75 %). Les rapports R/S caractérisant l'*effet rhizosphère proche*, chez une même variété, dans un sol donné, varient donc dans le même sens que les rapports T/R : plus le tallage est important, plus l'effet rhizosphère est net et accentué.



CONFIRMATION DE L'IMPORTANCE DU TALLAGE SUR L'EFFET RHIZOSPHERE PROCHE DU BLÉ
(var. *Fylgia* cultivée dans un limon argileux)

ESSAIS GROUPES MORPHOLOGIQUES	TÉMOIN	LOT NON TALLÉ					LOT AYANT TALLÉ					AUG- MENTA- TION MOY. (%)
		Essai 1		Essai 2		EFFET RHIZO- SPHERE MOYEN	Essai 1		Essai 2		EFFET RHIZO- SPHERE MOYEN	
		Dénom- brement	R/S	Dénom- brement	R/S		Dénom- brement	R/S	Dénom- brement	R/S		
Microflore totale exprimée en 10 ⁶ par gramme	11	152	13,7	97	8,7	++	307	27,8	403	36,4	++	185
Actinomycètes exprimés en 10 ⁵ par gramme	4,5	80	17,7	69	15,2	++	112	24,7	134	29,6	++	65
Champignons exprimés en 10 ⁴ par gramme	6,3	100	15,9	228,3	36,3	++	315	50	358	56,8	+++	104
GROUPES PHYSIOLOGIQUES												
Microflore aérobie fixatrice d'azote : cellules par gramme	400	2 200	5,5	2 200	5,5	+	5 000	12,5	5 000	12,5	++	127
Microflore ammonifiante : dilutions limites	10 ⁻⁴	10 ⁻⁸	2	10 ⁻⁶	2	++	10 ⁻⁷	3	10 ⁻⁷	3	+++	1 dilut.
Microflore nitreuse : cellules par gramme	500	23 000	46	23 000	46	+++	26 000	52	40 000	80	+++	45
Microflore nitrique : cellules par gramme	500	5 000	10	5 000	10	+	19 000	38	11 000	22	++	200
Microflore dénitrifiante : dilutions limites	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁷	2	++	10 ⁻⁶	3	10 ⁻⁸	3	+++	1 dilut.
Microflore cellulolytique aérobie : aspect de la culture	culture normale	inhibit. totale	0	inhibit. totale	0	---	inhibit. totale	0	inhibit. totale	0	---	nulle
Microflore amylolytique : dilutions limites	10 ⁻⁵	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁷	1	+	10 ⁻⁸	2	10 ⁻⁸	2	++	1 dilut.

Les résultats sont rapportés à 1 gramme de terre en poids sec et exprimés, soit en nombre de micro-organismes, soit en dilutions limites ayant donné lieu au phénomène étudié.

R/S : rapport des nombres de micro-organismes ou différence des exposants des dilutions limites dans la rhizosphère (R) et le sol témoin (S).

- 0 : effet rhizosphère nul.
 - +
 - ++
 - +++
 -
- 0 : effet rhizosphère nul.
+ : effet rhizosphère stimulant faible.
++ : effet rhizosphère stimulant moyen.
+++ : effet rhizosphère stimulant fort.
--- : effet rhizosphère inhibiteur total.

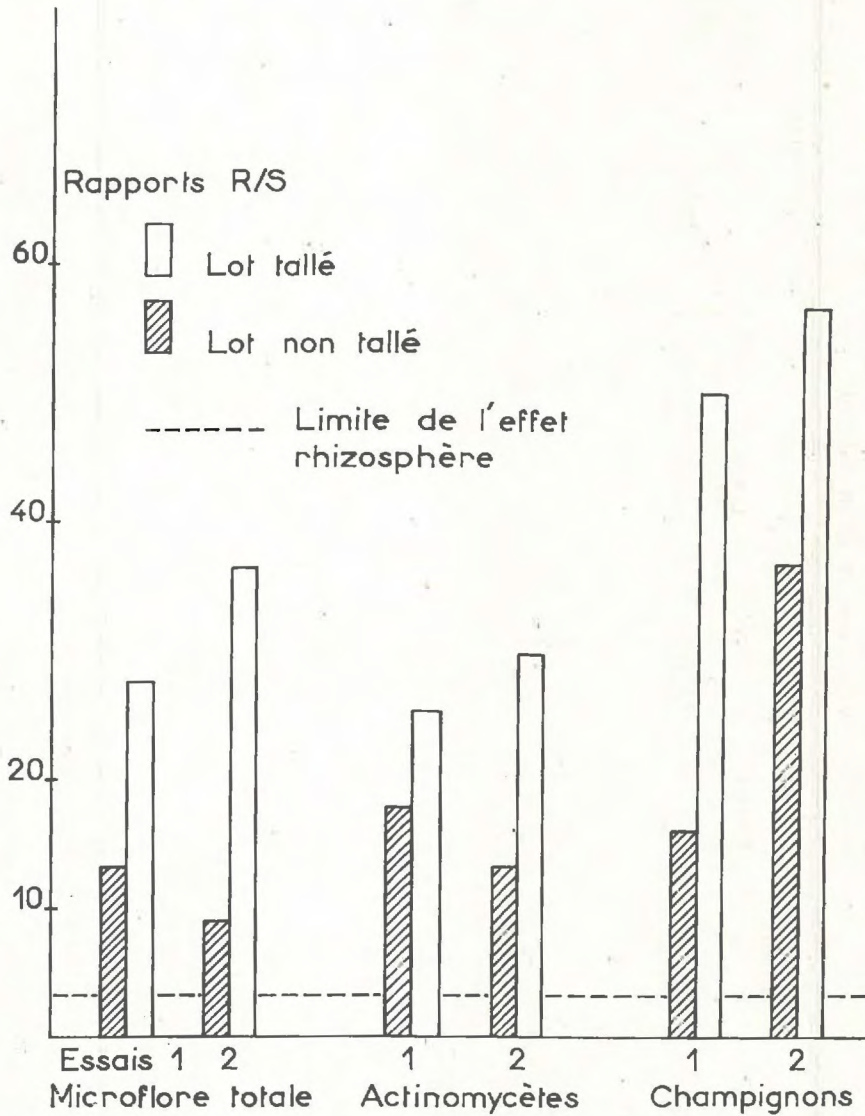


Fig. 31. — Confirmation de l'importance du tallage du Blé sur l'effet rhizosphère proche vis-à-vis de certains groupes morphologiques de micro-organismes du sol (var. FYLGA cultivée dans un limon argileux).

L'effet rhizosphère est toujours stimulant, plus important dans le cas du lot tallé (trois tiges par grain semé). Les Champignons sont plus stimulés que les Bactéries et les Actinomycètes. On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3.

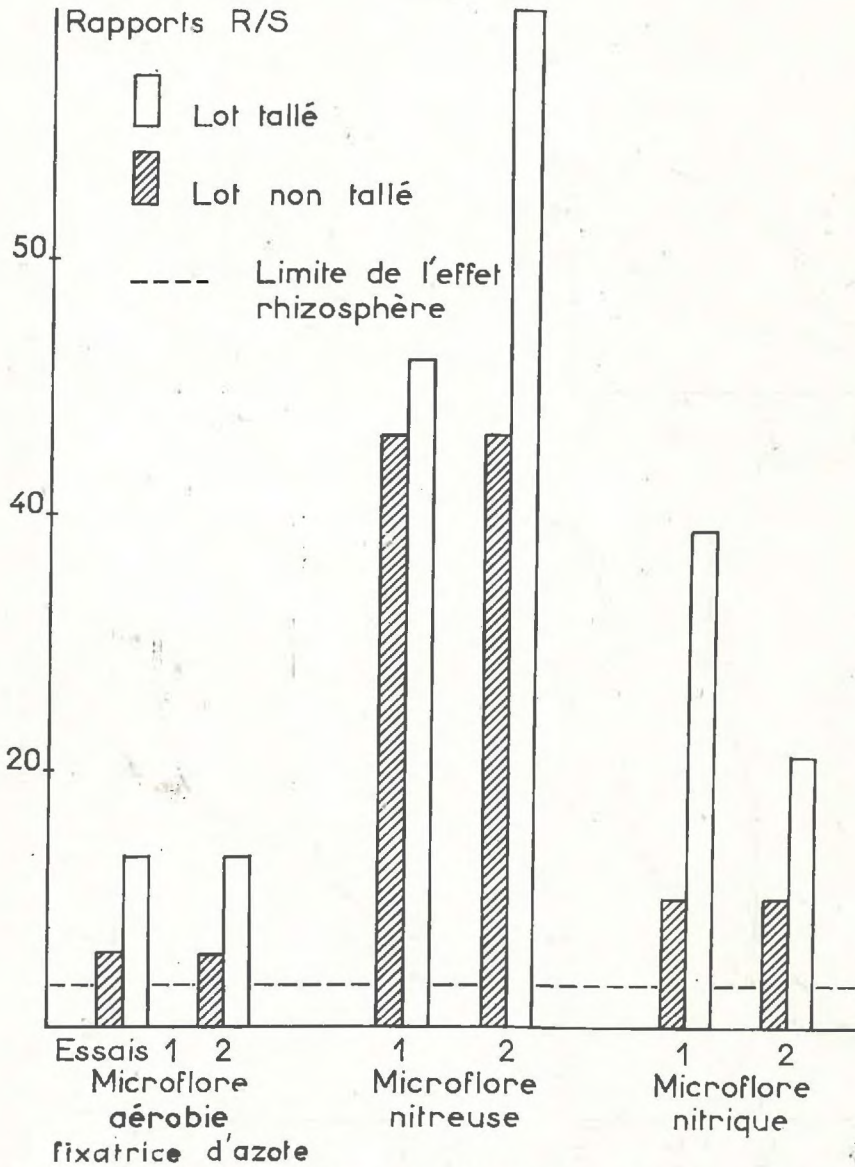


Fig. 32. — Confirmation de l'importance du tallage du Blé sur l'effet rhizosphère proche vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (var. FVLGIA cultivée dans un limon argileux).

L'effet rhizosphère est toujours stimulant, plus important dans le cas du lot tallé (trois tiges par grain semé). On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3.

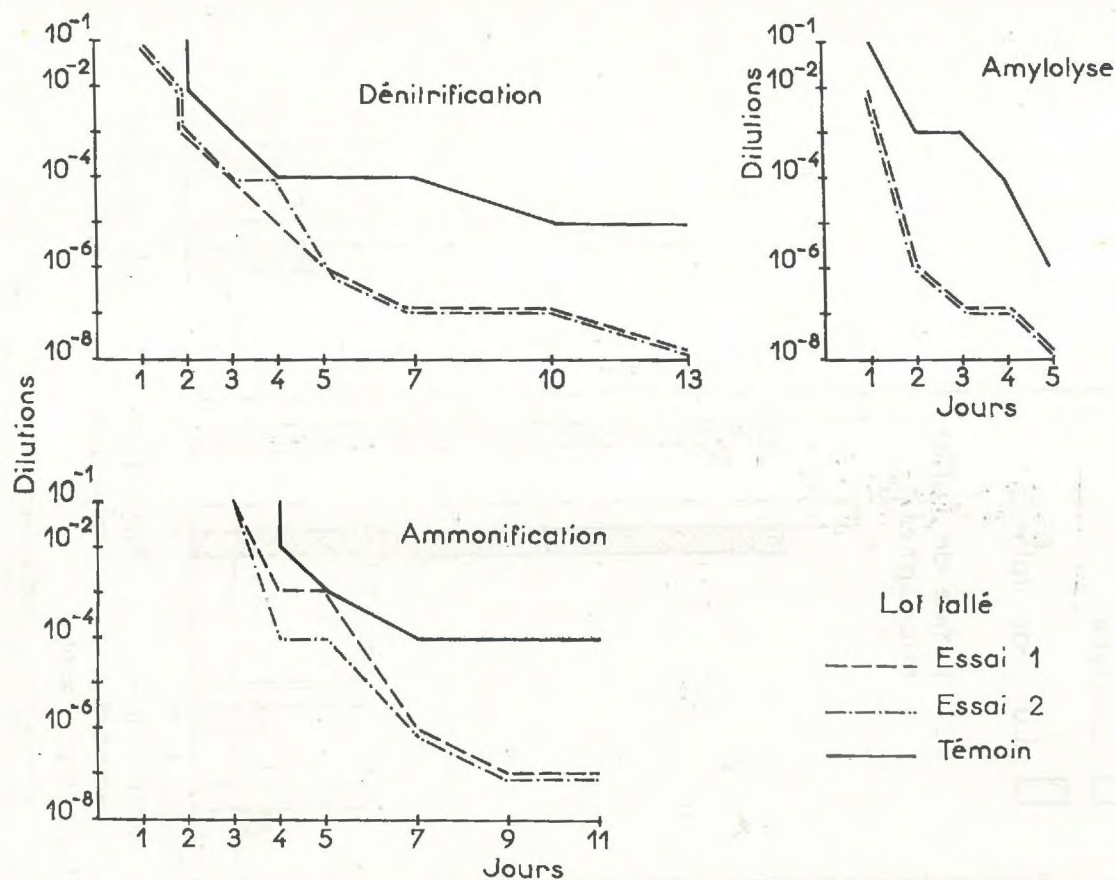


Fig. 33. — Confirmation de l'importance du tallage du Blé sur l'effet rhizosphère proche vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (var. *FYLGA* cultivée dans un limon argileux).

Les courbes représentent la disparition du substrat (tyrosine, nitrates ou amidon) en fonction des dilutions et du temps. L'effet rhizosphère, par rapport au témoin, est exprimé par la différence des dilutions limites (après 11, 13 ou 5 jours).

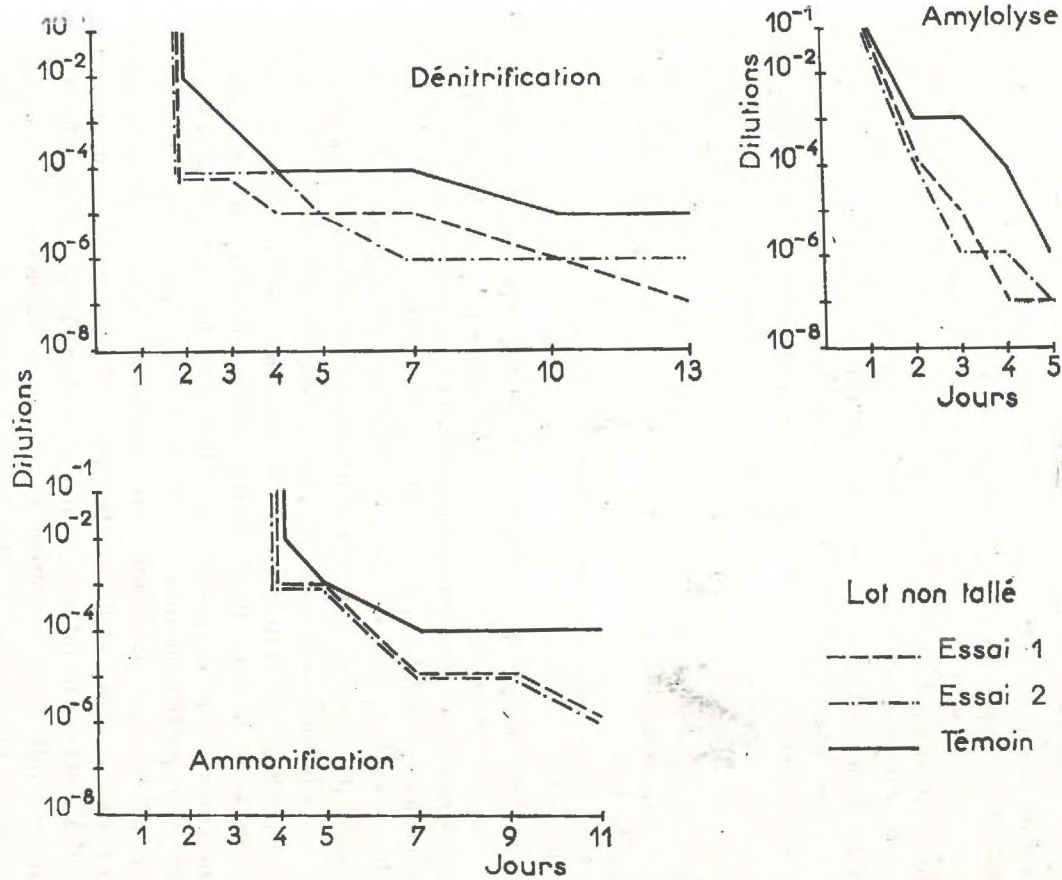


Fig. 34. — Confirmation de l'importance du tallage du Blé sur l'effet rhizosphère proche vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (var. FYLGIA cultivée dans un limon argileux).

Par rapport à la figure 33 les différences des dilutions limites sont moins accentuées. L'effet rhizosphère stimulant est donc moins élevé dans le cas du lot non tallé (une tige par grain semé).

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

Il est possible maintenant de résumer les conclusions de la première partie de cette thèse qui ne sont valables que dans des conditions précises d'expérimentation nécessitant :

— des cultures en pots permettant d'avoir une quantité importante de racines par rapport à un assez faible volume de terre, afin de pouvoir séparer l'effet rhizosphère des variations liées à l'hétérogénéité de la composition microbienne du sol utilisé,

— une terre tenue en jachère sarclée depuis plusieurs années, bien homogénéisée avant l'emploi, pour limiter cette hétérogénéité,

— des prélèvements convenables donnant des échantillons moyens et différenciant l'effet *rhizosphère éloignée* de l'effet *rhizosphère proche* par rapport à un témoin convenablement choisi,

— la connaissance des limites des valeurs significatives des rapports R/S.

Ceci étant posé, on peut dégager les faits suivants dans le cas du Blé.

1° Pour une même variété et dans un type de sol donné :

— l'effet *rhizosphère proche* stimule presque tous les groupes morphologiques et physiologiques de micro-organismes du sol (sauf la microflore cellulolytique aérobie qui est inhibée). Son action est faible ou nulle à la germination, maximum au tallage, notable à l'épiaison, faible ou nulle à la maturité même si celle-ci est prolongée;

— l'effet *rhizosphère éloignée* varie parallèlement à l'effet *rhizosphère proche*, mais d'une façon très atténuée, mettant en évidence l'étroitesse de la zone d'action des racines dans le sol. De plus, on ne l'observe qu'au moment du tallage qui paraît représenter un stade tout particulièrement intéressant, bien que négligé par les divers auteurs qui ont étudié cette question; en fait, c'est à la fin du tallage, au début de la montée que l'effet rhizosphère est maximum. Au début du tallage, quand il y a apparition de la talle de première feuille, il n'y a pratiquement aucune différence avec ce que l'on observe après la germination; puis l'effet rhizosphère augmente alors régulièrement et atteint sa plus haute valeur au début de la montée.

2° Pour une même variété, dans des sols distincts (il s'agit de deux sols hébergeant des microflore d'importance différente), les rapports R/S caractérisant l'effet rhizosphère varient en sens inverse de la teneur en micro-organismes de la terre d'expérience : plus la terre est riche, moins l'effet rhizosphère est net; il peut même être masqué dans la *rhizosphère éloignée*.

3° Dans un même sol, avec des variétés différentes (l'une ayant une forte aptitude au tallage, l'autre ne tallant pas), l'effet rhizosphère est fonction de l'aptitude au tallage : si la variété ne talle pas, il n'y a plus aucune action décelable dans la *rhizosphère éloignée*.

Dans un même sol, dans le cas d'une même variété semée dans des conditions telles que le tallage soit plus ou moins important, l'effet rhizosphère est fonction du tallage. Les rapports R/S varient dans le même sens que les rapports T/R : plus les talles sont nombreuses, plus les rapports T/R et R/S augmentent.

Dans tous les cas, l'effet rhizosphère évolue de façon identique, ayant son maximum à la fin du tallage : seule l'amplitude varie en fonction du nombre des talles et en raison inverse de la richesse en micro-organismes du sol utilisé.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DES EXCRÉTIIONS RADICELLAIRES DU BLÉ À LA FIN DU STADE DU TALLAGE

Chapitre VI

LES TRAVAUX ANTÉRIEURS

A. — INTRODUCTION

En résumé, il y a donc, dans la rhizosphère des diverses plantes, un plus grand nombre de micro-organismes que dans le sol témoin. Bien qu'il n'existe pas d'explications valables dans tous les cas, ce phénomène est évidemment lié à la libération de substances organiques ou minérales à l'interface sol-racines, comme le suppose STARKEY (1929). D'après THOM (1935), il ne faut pas minimiser l'importance des aliments fournis par l'exfoliation du chevelu radicellaire et des cellules corticales ou épidermiques qui sont rapidement dégradés par les micro-organismes du sol, donnant de grandes quantités de métabolites assimilables. De nombreuses observations analogues d'HABERLANDT (1914), de WEAVER (1926) et d'HAYWARD (1938) expliquent la libération d'enzymes par des racines plongées dans des solutions nutritives que mirent en évidence KNUDSON et SMITH (1919-1920), ROGERS, PEARSON et PIERRE (1942), RATNER (1954) et NILSSON (1957). En fait, on verra qu'un des principaux problèmes techniques de cette étude consiste à séparer les produits excrétés par les racines de ceux qui proviennent de la dégradation microbienne des fragments radicellaires : pour certains auteurs, il n'est pas impossible que des

excrétions dites radicellaires soient en réalité des produits de la décomposition des racines. D'après WAKSMAN (1932) et THOM (1935), cet apport d'éléments nutritifs dans la rhizosphère est le facteur principal qui conduit à la prolifération des micro-organismes normalement présents dans le sol, particulièrement ceux capables de décomposer les matières organiques ou d'utiliser directement les aliments simples, c'est-à-dire la microflore zymogène. En plus de cette intense activité biologique, de nombreuses interactions microbiennes (symbiose, commensalisme, stimulation, inhibition, action antibiotique) agissent sur l'équilibre des micro-organismes, d'après LIPMAN et STARKKEY (1935), GARRETT (1944) et WAKSMAN (1945), ou sur les plantes, selon BUKATSCH et HEITZER (1952) et METZ (1955). Pour WEST et LOCHHEAD (1940), KATZNELSON et RICHARDSON (1943-1948) et WALLACE (1947), l'excrétion d'éléments minéraux par les plantes favorise la prolifération des Bactéries ayant des besoins nutritifs simples, et la libération d'acides aminés, celles qui les nécessitent. D'autre part, LOCHHEAD et THEXTON (1947) expliquent la diminution relative, dans la rhizosphère, du pourcentage des Bactéries nécessitant les facteurs complexes apportés par l'extrait de terre, en supposant qu'elles sont plus étroitement associées à la décomposition des résidus humiques qu'à celle des matières organiques simples excrétées par les racines, ou qu'elles sont relativement inhibées par le développement rapide des micro-organismes capables d'utiliser ces aliments simples. De plus, ils mettent en évidence que les filtrats de culture des Bactéries à fort pouvoir de synthèse (qui peuvent croître dans un milieu minéral simplement additionné de glucose) stimulent la croissance des Bactéries nécessitant des acides aminés et sont inhibiteurs pour celles qui ont besoin d'autres facteurs de croissance. Avec de telles populations bactériennes, KATZNELSON, LOCHHEAD et TIMONIN (1948) pensent que les Protozoaires trouvent dans cette zone un riche approvisionnement si des phénomènes antagonistes ne les éliminent pas. Ils tentent d'expliquer le fait controversé que des formes comme les *Azotobacter* et les Bactéries sporulées aérobies ne prolifèrent pas dans la rhizosphère, en invoquant la compétition nutritive, la sensibilité aux antibiotiques (qui apparaissent être en général plus actifs vis-à-vis des Bactéries Gram positives), ou le fait que ces micro-organismes sont moins bien adaptés aux conditions du

milieu. De tout cela, il ressort que la rhizosphère est une zone particulière, exerçant sur de nombreux micro-organismes une action puissante qui varie suivant le type, la variété, l'âge et la vigueur de la plante, le traitement et l'humidité du sol où elle se trouve. Il y a donc tout un ensemble d'hypothèses pour expliquer l'effet rhizosphère, mais de nombreux travaux sont à faire pour tenter de résoudre ce problème. Toutefois, d'après METZ (1955), il n'est guère possible d'attribuer la plus grande part de l'action rhizosphère à la décomposition des cellules mortes. Cette opinion concorde avec les résultats publiés par VOZNIAKOVSKAIA (1948) concernant l'effet rhizosphère des racines mortes du Blé, celles-ci hébergeant une microflore peu différente de celle du sol témoin. Avec *Helianthus annuus*, BURKHARD (1957) signale que l'excrétion d'acides aminés et d'amides est liée aux cellules vivantes, et non à la mort du chevelu radicellaire ou à l'exfoliation de la coiffe. Ce sont donc les substances libérées par les racines vivantes qui, tout au moins chez le Blé, semblent jouer le rôle le plus important. Les nombreux travaux sur la nature des excréments radicellaires montrent qu'il y a un grand nombre de substances organiques en cause, certaines inhibitrices, alors que d'autres ont une action stimulante. Il ne semble pas que, dans un sol normal, l'excrétion de substances minérales démontrée par l'emploi d'éléments marqués par MICHAEL et MARSCHNER (1958) et FEDOROVSKII (1958) puisse jouer un rôle dans la rhizosphère. Une revue rapide des diverses techniques employées dégagera les principales conclusions d'un grand nombre de recherches. Les essais doivent permettre de déterminer l'action des racines sur les micro-organismes du sol qui, en général, est une activation, se traduisant par une prolifération microbienne dans la rhizosphère. Toutefois, il est plus difficile de déceler une activation qu'une inhibition et la plupart des expériences ont été faites avec des plantes susceptibles d'exercer un effet inhibiteur vis-à-vis de Bactéries sensibles. Il faut signaler que deux revues bibliographiques d'ABRAHAM (1949) et de DUQUENOIS (1952) sont consacrées à l'étude des antibiotiques chez les végétaux supérieurs.

B. — TECHNIQUES EMPLOYÉES

I. Mise en évidence de l'excrétion de substances inhibitrices

On utilise plusieurs procédés :

1° PAR LAVAGE DES RACINES

Il est surtout employé par DELEUIL (1950) pour détecter les substances toxiques dans les associations végétales, ce qui sort du cadre de cette étude.

2° DANS DES FRAGMENTS DE RACINES

Ils sont déposés sur des milieux de culture gélosés, [METZ (1952)] ou du silico-gel imprégné, [DASTE (1956)]. Ces racines peuvent être fraîches, tuées par la chaleur, quelquefois stérilisées ou même réduites en poudre et incorporées dans divers substrats.

3° DANS DES EXTRAITS AQUEUX DE RACINES

Ils sont préparés après avoir été broyés dans un mortier où extraits par une presse hydraulique, soit incorporés en concentration variable dans des milieux gélosésensemencés ensuite avec de la terre ou des souches diverses, [GUYOT et ses collaborateurs (1950 et sq.)], soit déposés sur des disques de papier filtre servant ensuite aux essais classiques de diffusion sur gélose, [GALANTI et MANIL (1954)] ou gélosés en plaquettes et déposés sur un substrat inoculé, [METZ (1955)]. Ce sont des techniques analogues qui sont employées par WINTER, BUBLITZ et leurs collaborateurs (1950 et sq.) et par PICCI (1953). Mais les racines sont d'une part endommagées et il est difficile de parler d'excrétions radicellaires, d'autre part non aseptiques. S'il emploie une solution antiseptique, METZ (1955) remarque qu'elle est absorbée par les racines, même après lavage, et responsable ensuite d'une action inhibitrice sur la croissance des micro-organismes. Mais s'il n'y a pas de désinfection préalable, il faut que l'essai soit terminé avant que les Bactéries vivant sur les racines se soient

reproduites au point que l'on doit compter sur leur influence au cours de l'expérience. Ce fait limite le choix des micro-organismes à étudier : ne conviennent uniquement que les formes à croissance rapide permettant d'avoir des résultats avant que les autres souches de Bactéries radicellaires soient parvenues à se multiplier abondamment. C'est cependant par de telles méthodes que KRASSILNIKOV (1954) a pu mettre en évidence un accroissement de la teneur en substance inhibitrice avec des plantes cultivées dans une solution nutritive contenant de nombreuses souches de *Streptomyces*. Leur seul avantage est de permettre d'étudier l'activité des plantes à diverses périodes de leur croissance. Ainsi WINTER et WILLEKE (1951) ont pu déceler des substances inhibitrices chez *Anemone pulsatilla* peu de temps avant la floraison; de même OSVALD (1948) observe que les racines d'*Agropyrum repens* excrètent des substances toxiques inhibant la germination de l'Avoine.

4° APRÈS DES CULTURES ASEPTIQUES

La méthode la plus sûre pour démontrer l'action spécifique des plantes sur les micro-organismes repose sur l'inoculation du substrat de plantes cultivées dans un milieu aseptique par des cultures pures des micro-organismes étudiés. C'est pourquoi STOLP (1952) met au point la technique suivante : il inocule un milieu gélosé avec une souche bactérienne et place à la surface quelques graines désinfectées; quand les racines ont pénétré dans la gélose, il observe le comportement des cultures bactériennes qui sont inhibées. Mais, dans ces conditions, la croissance des plantules est très lente, car la gélose est un milieu artificiel dans lequel le comportement des racines s'écarte des conditions naturelles. Ce qui est le plus grave, c'est que l'action des racines sur les micro-organismes varie suivant l'âge physiologique de la plante, est généralement maximum vers la floraison, alors que cette technique ne permet que l'obtention de jeunes plantules aseptiques, c'est-à-dire à un stade voisin de la germination. Il faut signaler une technique très élégante de TIMONIN (1941) qui, après avoir cultivé aseptiquement du Lin dans une membrane de collodion, démontre que la toxicité de certaines excréctions radicellaires des variétés résistantes aux *Fusarium* est due à la libération d'HCN.

L'acide cyanhydrique inhibe la croissance des *Fusarium* et favorise celle de *Trichoderma viride* qui produit un antibiotique actif, la viridine. BUXTON (1957) signale que les racines du Pois excrètent des substances inhibant la germination des spores des souches de *Fusarium* vis-à-vis desquelles elles sont résistantes. On peut aussi, comme MISHUSTIN et NAUMOVA (1955), étudier le sol rhizosphère de la plante elle-même (ils mettent en évidence l'excrétion d'un saponoside par les racines de la Luzerne), ou rechercher les produits excrétés par la plante quand on la cultive dans du sable imprégné d'une solution nutritive, [ROUX (1953)].

Mais comme le montrent LOEHWING (1937), RHEINBOLT (1951), WINTER et WILLEKE (1952), METZ (1955) et MOREAU (1957), la plupart des végétaux cultivés, et particulièrement les Céréales, ne manifestent généralement pas d'action inhibitrice vis-à-vis des micro-organismes du sol. Ces diverses techniques ont surtout permis d'étudier les phénomènes d'inhibition de la germination des graines par les solutions antiphytotiques, et l'influence de la couverture morte et des substances accumulées dans l'humus lors de la décomposition des litières sur l'équilibre microbien des sols, ce qui sort du cadre du sujet traité.

II. Mise en évidence de l'excrétion de substances stimulantes

On admet donc que, chez les plantes cultivées, le facteur principal de la stimulation des micro-organismes dans la rhizosphère est l'excrétion de substances organiques par les racines, et les publications traitant cette question sont classées suivant les techniques employées.

1° PAR L'OBSERVATION DIRECTE

Un des premiers, ROBERTS (1916) observe que les poils radiculaires sont capables d'éclater pour rejeter une partie de leur contenu et de reprendre ensuite leur apparence normale. Une telle constatation révèle les difficultés pour séparer l'excrétion vraie, à travers les cellules épidermiques, des matériaux produits par ces cellules. STILLE (1938) voit la prolifération de divers micro-organismes sur les

racines du Chanvre cultivé dans une solution nutritive ou dans du sable. Cette méthode permet de situer le phénomène mais, non de préciser son mécanisme. Il apparaît donc nécessaire de cultiver d'abord les plantes et de rechercher ensuite l'action de leurs excréctions radicellaires.

2° DANS DES CULTURES NON ASEPTIQUES

METZ (1955) sème différentes graines sur un milieu minéral gélosé inoculé avec des dilutions de sol et observe peu après la formation, autour de la plupart des racines, d'une enveloppe bactérienne, avec des différences quantitatives suivant les plantes : les Crucifères et les Légumineuses hébergent le nombre le plus élevé de Bactéries dans leur rhizosphère, les Graminées, le plus bas. KATZNELSON, ROUATT et PAYNE (1954-1955) font des cultures dans du sable imprégné d'une solution minérale ou dans un mélange de sable et de terre, et observent que l'alternance de la dessiccation et de la réhumidification provoque une excrétion d'acides aminés décelés par l'analyse chromatographique et d'un composé réducteur dont le Rf est identique à celui du glucose. Mais ce travail n'étant pas fait dans des conditions aseptiques, il est possible que les micro-organismes de la rhizosphère jouent un rôle dans l'élaboration de ces substances. Il est donc indispensable de réaliser des cultures aseptiques.

3° DANS DES CULTURES ASEPTIQUES SUR GÉLOSE

Les auteurs font germer des graines sur un milieu gélosé, puis ils excisent les racines pour recueillir l'exsudat. C'est en étudiant le Blé, avec de telles méthodes, que LUNDEGARDH et STENLID (1944) trouvent du glucose, des flavones et des nucléotides. FRIES et FORSMAN (1951) montrent que les germes du Pois libèrent de la lysine, de l'arginine, de la méthionine, de l'uracile, de l'adénine et de la guanine (ou des nucléosides correspondants) : ces composés sont aussi bien excrétés par la coiffe radiculaire que par les cotylédons; les dérivés des acides nucléiques apparaissant comme étant transportés des cotylédons aux racines, ces auteurs pensent que, lorsque les plantes s'accroissent, l'apport d'acide nucléique par les cotylédons s'épuise et la nature des excréctions changeant, il y a des modifications dans la microflore de la rhizosphère. NANCE et CUNNIN-

GHAM (1951) mettent en évidence que les racines du Blé excisées libèrent de l'acétaldéhyde. KANDLER (1951) observe l'excrétion d'acides aminés par le Mais, confirmant la découverte de VIRTANEN et LAINÉ (1939). Mais, bien que BOND et BOYES (1939) n'aient pas admis l'excrétion d'acides aminés par les racines des Légumineuses, WILSON (1940), TAMM et SCHENDEL (1954) et FORSMAN (1955) signalent ce fait qui relève plutôt d'une symbiose avec les *Rhizobium* que d'une véritable excrétion radicellaire.

Étudiant la Tomate, MELIN (1954) trouve un facteur M, non identifié, stimulant la croissance des Champignons des mycorhizes dans un milieu contenant des sels minéraux, du glucose, des acides aminés et des vitamines du groupe B; avec RAMA DAS (1954), il signale que ce facteur M est produit par un grand nombre de plantes; les racines du Pois excrètent aussi un facteur inhibiteur, et ces auteurs estiment que de tels mécanismes, dus à des actions stimulantes ou inhibitrices, sont responsables de la spécificité de ces Champignons. Mais cette technique ne permet pas d'affirmer que l'on a seulement les excrétions radicellaires; après avoir excisé les racines, il y a probablement de nombreuses autres substances que l'on recueille ainsi.

4° APRÈS AVOIR RÉALISÉ DES CULTURES ASEPTIQUES DANS UN MILIEU LIQUIDE OU DANS DU SABLE IMPRÉGNÉ

Ce sont les techniques les plus utilisées. C'est ainsi que LYON et WILSON (1921) trouvent que le Blé excrète des quantités relativement élevées de matière organique azotée, tandis que CRANNER signale la présence de phosphatides libérés par des racines de graines en germination, de jeunes plantules ou de plantes à maturité. Pendant la germination du Lin, WEST (1939) révèle la présence de thiamine et de biotine. NILSSON (1957) et PARKINSON (1958) trouvent des acides aminés dans les excrétions de l'Avoine et de diverses autres plantes.

Cette technique permet :

1° Soit de recueillir le liquide nutritif ou l'eau de lavage et d'analyser leur composition au moyen de réactions simples, comme le fait NUTMAN (1951) qui observe que des Légumineuses nodulées ou approvisionnées en nitrates excrètent des substances donnant une réaction colorée avec la bentonite, au moyen de techniques micro-

biologiques ou par l'analyse chromatographique. C'est ainsi que BROWN, ROBINSON et JOHNSON (1949) montrent l'excrétion de *d*-xylocétose par le Sorgho, KATZNELSON, ROUATT et PAYNE (1954 à 1956) et ROVIRA (1956), celle d'acides aminés et de composés réducteurs par diverses plantes (Blé, Pois, Soja, Tomate) : de plus, ils établissent que l'action favorable de la dessiccation suivie d'une réhumidification est probablement liée à la destruction des micro-organismes du sol ou de la rhizosphère qui ne peuvent alors métaboliser ces composés labiles.

2° Soit de tester l'action de ces excrétiions sur des micro-organismes isolés du sol ou de la rhizosphère : en 1930, O'BRIEN et PRENTICE signalent l'excrétion par les racines de la Pomme de terre d'un facteur stimulant l'éclosion des cystes du Champignon responsable de l'« eelworm », facteur retrouvé par CALUM et ses collaborateurs (1949) dans les racines de la Tomate et de *Solanum nigrum*. MESHKOV et KHODOKOVA (1954) démontrent que la présence des racines du Pois et de l'Avoine favorise spécifiquement la croissance des Bactéries non sporulées. GYLLENBERG (1956) inocule des Bactéries dans une culture de *Lolium multiflorum* et observe une augmentation considérable du pourcentage des Bactéries nécessitant des acides aminés. Par contre, ROUATT et KATZNELSON (1957) observent l'inverse : les excrétiions des racines de l'Avoine ont plutôt une action inhibitrice après avoir été incorporées dans un milieu déjà complexe, que ce soit vis-à-vis des Bactéries isolées de la rhizosphère ou d'un sol témoin. Ceci amène PAYNE, ROUATT et LOCHHEAD (1957) à démontrer que les filtrats de culture des Bactéries ayant des besoins simples permettent la croissance des Bactéries nécessitant des acides aminés : ainsi la stimulation préférentielle, dans la rhizosphère, de ces Bactéries pourrait être due, en partie, à la propriété qu'auraient les Bactéries à besoins simples de synthétiser des acides aminés, car elles y sont plus nombreuses. Ces résultats paraissent en contradiction avec les conclusions de ROVIRA (1956) qui fait une étude assez poussée de la question après avoir semé aseptiquement du Pois et de l'Avoine dans du sable imprégné d'une solution nutritive. Le Pois excrète des quantités importantes d'acides aminés durant les vingt-et-un premiers jours de sa croissance, comprenant 22 composés aminés différents, tandis que l'Avoine n'en excrète que 14; il y a, en plus, du fructose, du

glucose et des substances absorbant les ultra-violet. D'après l'auteur, il n'est pas possible de séparer les produits réellement excrétés de ceux résultant du métabolisme des cellules épidermiques. Cependant, il est intéressant de noter que, tandis qu'à dix jours le poids sec du matériel excrété est trois à quatre fois le poids sec des débris cellulaires, au bout de vingt et un jours il n'est plus que le double. Ceci semblerait indiquer que, lorsque les plantes croissent, les véritables excrétiions radicellaires sont probablement moins importantes que le matériel exfolié vis-à-vis de la population microbienne de la rhizosphère. Avec ces changements dans la nature des matériaux provenant des racines, au fur et à mesure de la croissance de la plante, il est aisément concevable que la population rhizosphère change d'une microflore prédominante nécessitant des acides aminés à une autre nécessitant des substances plus complexes fournies par la décomposition des cellules exfoliées. Cela, d'après l'auteur, expliquerait les controverses entre LOCHHEAD et CHASE (1943) pour qui la microflore stimulée dans la rhizosphère comprend surtout des Bactéries nécessitant des acides aminés, et ROVIRA (1953), WALLACE et KING (1954) pour qui la microflore stimulée comprend des Bactéries nécessitant des facteurs de croissance; suivant l'âge de la plante, la rhizosphère varie d'après les aliments fournis. Quand l'auteur inclut des excrétiions radicellaires dans des milieux simples, il y a augmentation de la croissance à la fois des micro-organismes isolés du sol témoin et de la rhizosphère des plantes âgées de vingt et un jours, mais la stimulation est plus grande pour les micro-organismes provenant de la rhizosphère. Ces résultats infirment les observations plus anciennes de BEREZOVA et REMPE (1953) : les extraits radicellaires du Blé, au début de sa croissance, inhibent les processus bactériens de la décomposition cellulaire, alors qu'ils les stimulent à la fin.

III. Analyse critique des résultats

Il est bien évident que les critiques porteront surtout sur les travaux consacrés aux substances stimulantes. Il faut envisager d'abord l'obtention expérimentale de ces excrétiions, puis ensuite la façon de tester leur action.

1^o PRODUCTION EXPÉRIMENTALE D'EXCRÉTIONS RADICELLAIRES

L'asepsie est indispensable pour éviter les inconvénients signalés auparavant. L'emploi de milieux gélosés est trop artificiel et surtout ne laisse pas aux plantes la possibilité d'avoir une croissance suffisamment longue si l'on désire obtenir un stade éloigné de la germination. C'est un reproche analogue que l'on peut faire aux cultures dans du sable imprégné de solution nutritive, bien qu'elles paraissent plus écologiques et qu'elles aient permis à ROVIRA (1955-1956) d'obtenir des résultats intéressants, mais avec des plantes ne dépassant pas vingt-et-un jours après la germination, ce qui est insuffisant pour atteindre la fin du tallage du Blé. Cette technique ne permet pas non plus de mesurer l'action respective des excréctions vraies et des cellules corticales ou épidermiques exfoliées, car il n'y a aucun rapport avec ce qui se passe réellement dans le sol : les conclusions qu'en tire ROVIRA (1956), en effet, sont en contradiction avec l'opinion de VOZNIAKOVSKAIA (1948), de METZ (1955) et de BURKHARD (1957). Il semble plus raisonnable d'essayer, après une culture aseptique, de se limiter à l'obtention d'excrétions radicellaires à l'exclusion de tout autre phénomène.

2^o ÉTUDE DE L'ACTION DES SUBSTANCES OBTENUES SUR LES MICRO-ORGANISMES DU SOL

Quand les auteurs, par diverses méthodes, analysent l'ensemble des substances excrétées, il y a un certain accord : ils trouvent toujours des acides aminés et des sucres réducteurs, plus rarement des acides organiques, des acides nucléiques et leurs dérivés, et des facteurs de croissance ; les techniques employées avec succès se ramènent aux analyses chromatographiques ou aux méthodes de dosages microbiologiques. Mais là où les opinions sont contradictoires, c'est lorsqu'il s'agit de tester leur action. En particulier, la technique de l'école canadienne est très critiquée par STARKEY (1958) : isoler un grand nombre de souches de l'ultime dilution du sol témoin ou de la rhizosphère ayant donné naissance à des colonies dans un milieu gélosé à l'extrait de terre et tester sur elles l'action des substances excrétées n'est pas une méthode écologique, ces souches

n'étant pas représentatives à coup sûr de la microflore pré-existante d'une part, et d'autre part, même si elles le sont, comment affirmer que les colonies provenant des dilutions plus faibles ne sont pas intéressantes? L'imperfection de cette méthode explique les conclusions contradictoires de ROVIRA (1953) et de LOCHHEAD et CHASE (1943). Cependant, dans une de ses dernières publications, s'inspirant des travaux de TIMONIN (1947), ROVIRA (1956) a l'idée de réaliser une rhizosphère artificielle, mais d'une façon incomplète, simplement avec des plantes âgées de quatorze à vingt-huit jours après la germination; c'est cependant une idée voisine qui permettra, après une expérimentation faite dans des conditions plus écologiques, de démontrer que l'action des excréments radicellaires du Blé, au stade du tallage, est responsable des modifications observées dans sa rhizosphère.

Chapitre VII

RÉALISATION EXPÉRIMENTALE D'UNE RHIZOSPHERE ARTIFICIELLE

Dans le cas du Blé, c'est au moment du tallage que l'effet rhizosphère est le plus élevé. Il est donc nécessaire de considérer l'action des excréments radicellaires à ce stade et, pour ce, de réaliser des cultures aseptiques de Blé, afin d'obtenir des substances actives que l'on étudiera ensuite :

- 1° En testant leur action sur les micro-organismes du sol.
- 2° En déterminant leur constitution biochimique.

A. — CULTURES ASEPTIQUES

I. Méthodes d'études antérieures.

Il existe deux principaux types de techniques pour cultiver aseptiquement des plantes :

a) Avec du sable imprégné d'une solution nutritive qui constitue, du point de vue physique et notamment en ce qui concerne l'aération, ce qui se rapproche le plus du sol, d'après CHOUARD (1952) et DEMOLON (1956); malheureusement, il est très difficile d'y réaliser des conditions aseptiques si l'on désire obtenir une plante d'une taille assez grande après un transfert au cours de la culture, une aération régulière et le maintien du niveau de la solution nutritive au contact des racines.

b) Ou avec des solutions nutritives, sans support, soit sans transfert, mais en limitant la taille des plantes comme l'ont fait TAUSON, PROKOFIEV et PONTOVICH (1944) et STEINBERG (1949), soit en laissant les racines seules se développer aseptiquement, mais avec les tiges et les feuilles à l'air, selon la méthode décrite par BLANCHARD et DILLER (1950), nécessitant un matériel assez compliqué et

d'une manipulation difficile. Il est plus simple d'améliorer la méthode de MAZÉ (1919), reprise par LEMOIGNE, MONTGUILLON et DESVEAUX (1938), où la rapidité et la facilité des manipulations diminuent dans de notables proportions le pourcentage des contaminations. L'idéal serait de réaliser des cultures dans un brouillard nutritif aseptique, mais il n'est pas possible d'obtenir aisément de l'air comprimé stérile.

II. Protocole expérimental adopté

1° DÉSINFECTION DES GRAINS

Les grains de Blé sont brossés soigneusement pour enlever les poussières et une partie des germes y adhérant, puis désinfectés par trempage dans $HgCl_2$ à 2 p. 1 000 dans l'alcool à 70 p. 100 pendant dix minutes, et lavés huit fois dans de l'eau stérile pour éliminer les traces de germicide. Les grains sont alors mis à germer dans des boîtes de Pétri contenant du bouillon de Haricots gélosé et incubées soixante-douze heures à 22° C pour contrôler l'asepsie et le pouvoir germinatif (v. photo 4, pl. III).

2° GERMINATION ASEPTIQUE

Les grains germés sont introduits aseptiquement, un grain par tube, dans des tubes de 22 × 220 millimètres contenant 20 millilitres d'une solution nutritive dans laquelle plonge un tampon de coton cardé de telle sorte qu'affleure environ 1 millimètre de hauteur de liquide. Le tiers inférieur de chaque tube est recouvert de papier noir pour mettre les racines à l'abri de la lumière (v. photo 5, pl. III).

3° TRANSFERT DE LA PLANTE AU COURS DE SA CROISSANCE

Après huit jours environ, les jeunes plantules qui viennent au contact du coton bouchant le tube sont introduites aseptiquement dans une fiole Pyrex de 1 litre, à large ouverture, soutenues par un support en fil de fer, maintenues par trois ou quatre tampons de coton cardé serrés autour de la tige. Un dispositif simple comprenant un

tube de verre recourbé allant au fond de la fiole et relié par un tube de caoutchouc, muni d'une pince, à la partie inférieure d'une autre fiole identique, à moitié remplie d'eau stérile, permet d'aérer et de maintenir constant le niveau du liquide nutritif en compensant l'évaporation (v. photos 10 et 11, pl. VI). Les fioles sont recouvertes de papier noir et introduites dans une serre (v. photos 6 et 7, pl. IV). L'aération et le maintien du niveau du liquide au contact du plateau de tallage sont effectués une fois par semaine.

4° COMPOSITION DE LA SOLUTION NUTRITIVE

Il existe de nombreuses formules signalées par CHOUARD (1952) et DEMOLON (1958). La composition suivante paraît bien équilibrée :

Sulfate d'ammonium . . .	0,5 g	Chlorure de manganèse . . .	0,002 g
Sulfate de magnésium . . .	0,1 g	Silicate de sodium	0,002 g
Phosphate monopotassique .	0,5 g	Sulfate d'aluminium	0,002 g
Sulfate de fer	0,02 g	Borate de sodium	0,002 g
Carbonate de calcium . . .	2 g	Iodure de potassium	0,001 g
Chlorure de zinc	0,002g	Fluorure de sodium	0,001 g
Eau de source	1 000 ml		

Le pH est de 7,5. On stérilise vingt minutes à 120° C.

5° PRÉCAUTIONS A PRENDRE

Il est indispensable, au moment du transfert, d'opérer rapidement afin d'éviter les contaminations, et de ne pas trop serrer les tampons de coton autour de la jeune tige pour que la plante puisse croître normalement. L'aération doit se faire avec précautions en siphonnant le contenu d'une fiole dans l'autre, celle de la culture aseptique se remplissant d'air filtré par le coton, puis en ajustant ensuite à niveau constant par la manœuvre inverse. Après un temps plus ou moins long, le Blé talle et, à la fin du tallage, au début de la montée, après avoir vérifié l'asepsie par un examen microscopique et des subcultures, les plantes sont enlevées, les racines lavées et la solution nutritive plus l'eau de lavage stérilisées par filtration à travers une membrane d'amiante-cellulose (SEITZ EK). On amène à pH = 6,0 avec H₂SO₄ N et l'on concentre sous vide à basse température (t < 45° C) dix et quarante fois. C'est ce liquide concentré que l'on étudiera ultérieurement après l'avoir stérilisé par filtration de la même manière. Voici à titre d'exemple le protocole d'une expérience faite en 1957.

30 avril : désinfection des grains que l'on fait germer ensuite aseptiquement.

2 mai : les grains germés sont introduits dans les tubes à essai.

10 mai : transfert dans les fioles stériles.

15 juin : arrêt de l'expérience.

B. — RHIZOSPHERE ARTIFICIELLE (1)

I. Analyse critique des travaux antérieurs

ROVIRA (1956) remarque qu'il est souvent difficile d'avoir suffisamment de terre pour étudier le métabolisme de la rhizosphère et il réalise une rhizosphère, dite *artificielle*, en incorporant dans de la terre témoin séchée à l'air une solution nutritive où des Pois avaient eu une croissance aseptique, caractérisant le métabolisme de cette rhizosphère au moyen des tests suivants :

— dénombrement dans un milieu gélosé et étude morphologique des souches ;

— dosage des sels ammoniacaux et des nitrates ;

— dosage des phosphates ;

— libération de phosphates après l'adjonction d'acides nucléiques ;

— absorption d'oxygène après l'addition de glucose.

Les résultats obtenus indiquent que :

a) L'addition au sol témoin d'excrétions radicellaires augmente le nombre des Bactéries Gram négatives. Cette microflore composée de bâtonnets courts, Gram négatifs, est caractéristique de la rhizosphère d'après LOCHHEAD (1940), CLARK (1940) et ROVIRA (1953).

b) L'absorption d'oxygène et la nitrification ne sont pas plus élevées que dans le témoin, à moins d'y ajouter des substances facilement utilisables (glucose ou peptones), ce qui laisse supposer que, dans des conditions normales, la population rhizosphère n'augmente pas beaucoup la vitesse du cycle de la matière organique du sol, mais

(1) Ce terme est pris dans le sens suivant : il s'agit, en fait, d'obtenir artificiellement ce qui s'observe naturellement dans la rhizosphère d'une plante donnée, et non pas de réaliser une rhizosphère expérimentale qui nécessite la présence de racines, comme l'avait fait TIMONIN (1947) à l'aide d'une membrane de collodion.

favorise la décomposition des substances organiques facilement utilisables (glucose, acides aminés) qui sont excrétées par les racines.

c) La libération des phosphates de la matière organique du sol ou des acides nucléiques de la levure n'est pas augmentée, ce qui est contredit par NILSSON (1957). En employant des techniques manométriques, KATZNELSON et ROUATT (1957) montrent qu'après l'addition de substrats divers (hydrolysats de caséine ou mélange de glucides et d'acides organiques), il y a une plus grande consommation d'oxygène dans les sols rhizosphère. Des analyses chromatographiques d'extraits de sols rhizosphère ou témoin incubés avec des acides aminés laissent penser que certains d'entre eux, comme l'arginine, la proline et la tyrosine, sont préférentiellement utilisés dans la rhizosphère.

Ces travaux sont très intéressants, mais il est regrettable que les auteurs n'aient pas suivi l'évolution des groupes physiologiques de micro-organismes du sol dans cette rhizosphère artificielle et se soient contentés du dénombrement de la microflore totale et de dosages chimiques qui ne permettent pas d'avoir une idée du comportement des diverses microflores. Les méthodes manométriques sont par trop éloignées des conditions écologiques, et les différences observées pas suffisamment nettes, pour pouvoir conclure définitivement. Mais l'idée de réaliser une rhizosphère artificielle ouvre une voie nouvelle dans cette étude.

II. Recherches personnelles

1° — TECHNIQUES EMPLOYÉES

a) Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle.

Après avoir laissé sécher à l'air le même limon argileux (1) préalablement tamisé (tamis n° 2) et homogénéisé, 100 grammes sont prélevés, introduits dans une boîte de Pétri de 12 centimètres de diamètre, laquelle est portée dans une grande boîte de 20 centimètres de diamètre dont on règle l'ouverture du cou-

(1) Les résultats de l'analyse physique, chimique et microbiologique sont résumés dans le tableau XXIII bis, page 132.

vercle pour ralentir ou accélérer l'évaporation (v. photo 3, pl. II). On ajuste tous les jours à 20 p. 100 d'humidité avec les excré- tions radicellaires concentrées (pour les essais) ou la solution nutri- tive concentrée de façon identique (pour le témoin), jusqu'à ce que l'on ait incorporé 100 millilitres, puis ensuite avec de l'eau stérile. L'incubation est maintenue à 22° C. Les essais sont faits en double exemplaire.

b) *Analyses microbiologiques effectuées.*

On verse tout le contenu de la boîte dans une capsule. Après homogénéisation, on prélève, en une vingtaine de fractions, 5 gram- mes, et le reste est remis à incuber comme précédemment.

On recherche, avec les techniques déjà décrites, les groupes morphologiques et les groupes physiologiques de micro-organismes du sol étudiés auparavant (v. p. 49).

c) *Conduite de l'expérimentation.*

On réalise deux expériences, l'une avec la solution nutritive concentrée dix fois, incubée dix-sept jours, l'autre avec la solution concentrée quarante fois, pendant quarante-deux jours, suivant les données résumées dans le tableau XXXII.

TABLEAU XXXII

RÉALISATION EXPÉRIMENTALE D'UNE RHIZOSPHERE ARTIFICIELLE
(le concentrat d'une culture aseptique du Blé
var. *Fylgia* est incorporé dans un limon argileux)

INCUBATION 22° C (durée en j)	QUANTITÉ AJOUTÉE EN ML		ANALYSES
	1 ^{re} expérience C × 10	2 ^e expérience C × 40	
0	20	20	
1	16	20	
3	8	9	
4	7	11	1 ^{re}
5	9	10	
8	10	9	2 ^e
11	15	8	
14	15	13	
17	arrêt de l'expérience	ajuster avec de l'eau	3 ^e
25		stérile tous les jours	4 ^e
42		arrêt de l'expérience	5 ^e

C × 10 : après avoir concentré dix fois la solution nutritive aseptique.

C × 40 : après avoir concentré quarante fois la solution nutritive aseptique.

EXPLICATIONS DES PLANCHES

Pl. I. — 1. — *Plant de Blé au stade du tallage (d'après PERCIVAL, 1921).*

Ce dessin met en évidence les caractéristiques du Blé au stade du tallage : talles et racines.

Pl. II. — 2. — *Rhizosphère du Blé à la fin du tallage.*

Les plantes sont enlevées avec précaution après avoir décollé le bloc de terre avec une spatule. On voit qu'il y a une grande quantité de racines par rapport à la terre contenue dans le pot. Une fois les racines enlevées avec la terre adhérente (rhizosphère proche), ce qui reste représente la rhizosphère éloignée.

Pl. II. — 3. — *Rhizosphère artificielle.*

Elle est constituée par 100 grammes de terre (limon argileux) introduits dans une boîte de Pétri de 12 centimètres de diamètre. On y ajoute en plusieurs fois 100 millilitres de la solution nutritive aseptique concentrée du Blé (à la fin du tallage), en réglant la position du couvercle afin de maintenir l'humidité à 20 p. 100 (l'incubation se fait à 22° C).

P. III à VI. — *Cultures aseptiques du Blé dans une solution nutritive minérale.*

Pl. III. — 4. — *Germination aseptique des grains.*

Après avoir été désinfectés ($HgCl_2$), puis lavés stérilement, ils sont mis à germer sur une plaque de gélose-haricots pour contrôler l'asepsie et le pouvoir germinatif.

Pl. III. — 5. — *Culture aseptique en tubes (22 × 220 mm.).*

Le grain germé repose sur un tampon de coton cardé enfoncé au ras du liquide (solution minérale) réparti à raison de 20 ml. par tube. On note que la plantule atteint le haut du tube (ceci après 8-10 j) : à ce moment le transfert doit être fait. Les racines sont protégées de la lumière par du papier noir.

Pl. IV. — 6. — 7. — *Serres.*

Elles sont constituées par un bâti de tubes métalliques recouverts d'une feuille de polyéthylène de 100 μ d'épaisseur. On voit que les deux extrémités sont fermées par un tulle grec pour moustiquaire facilitant les échanges gazeux.

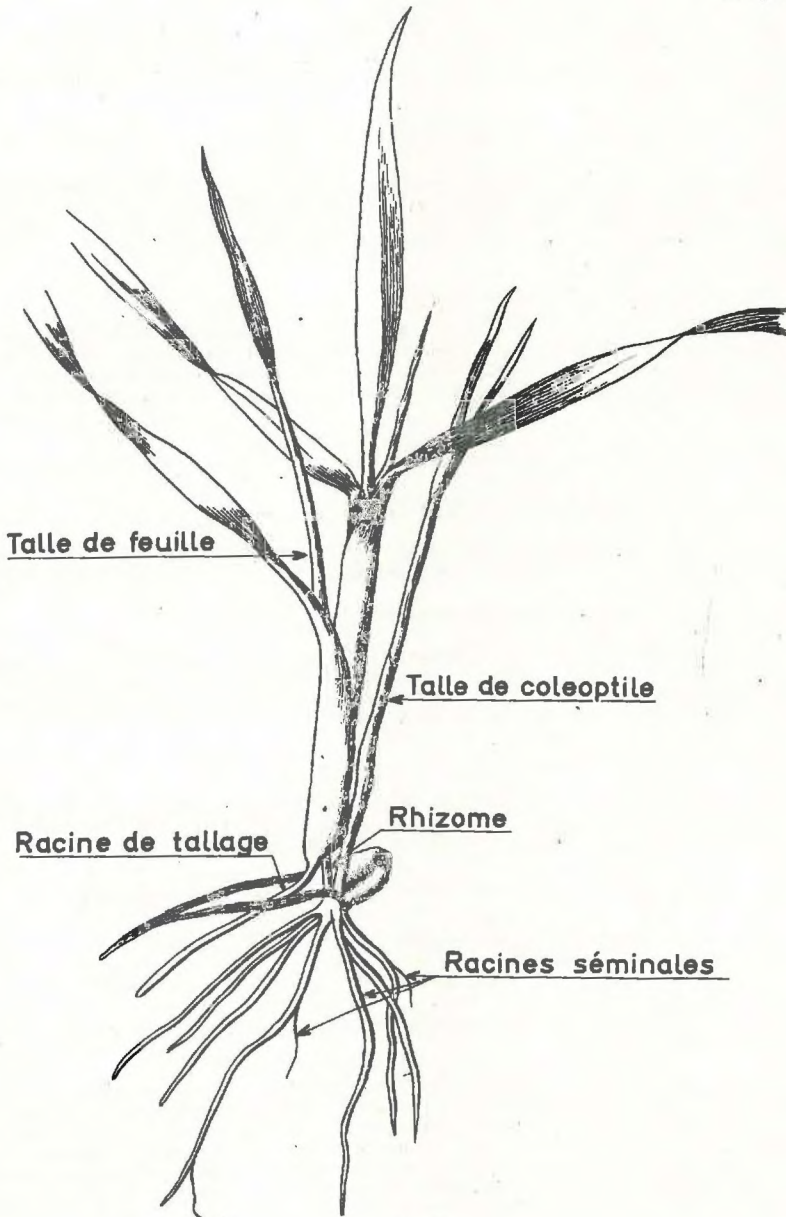
Pl. V. — 8. — *Détail d'une serre juste avant la fin de l'expérimentation.*

Pl. V. — 9. — *Aspect des racines du Blé cultivé aseptiquement (à la fin du tallage).*

On distingue le plateau de tallage au niveau du tampon de coton.

Pl. VI. — 10. — 11. — *Culture aseptique du Blé après transfert dans des fioles Pyrex (1 l., large ouverture).*

On remarque le support en fil de fer qui retient le tampon de coton au niveau duquel se trouvait le grain germé; il y repose actuellement le plateau de tallage. Les tiges sont maintenues par des tampons de coton cardé recouverts de papier sulfurisé; on voit qu'il y a une légère ouverture permettant aussi le passage d'un tube de verre relié par un tube de caoutchouc muni d'une pince à la partie inférieure d'une deuxième fiole. On peut ainsi aérer (après siphonage du liquide) et maintenir le niveau de la solution nutritive constamment à la hauteur du plateau de tallage. On recouvre les fioles de papier noir pour éviter l'action de la lumière sur les racines.



[Pl. II]



2

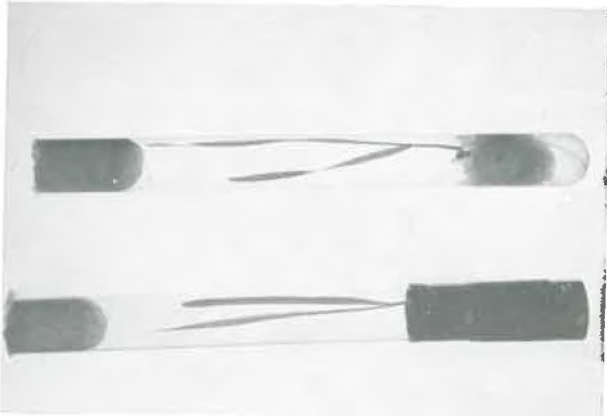


3

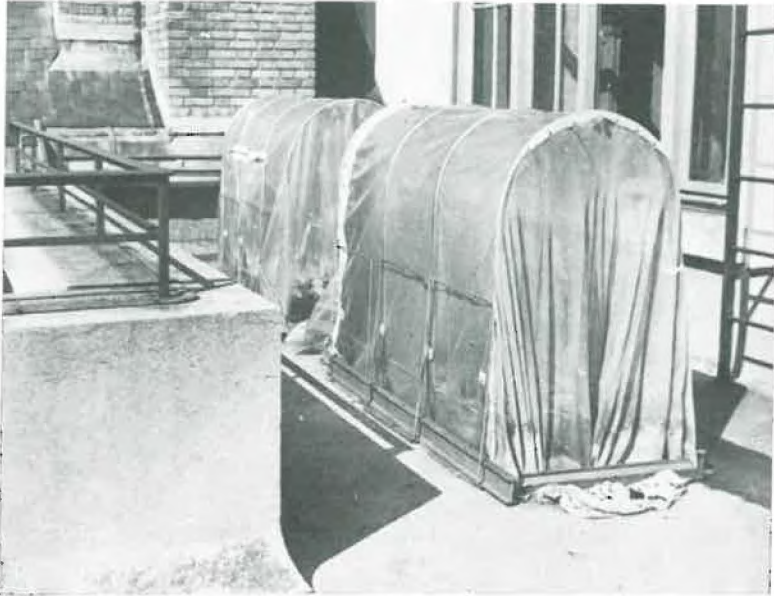
13*



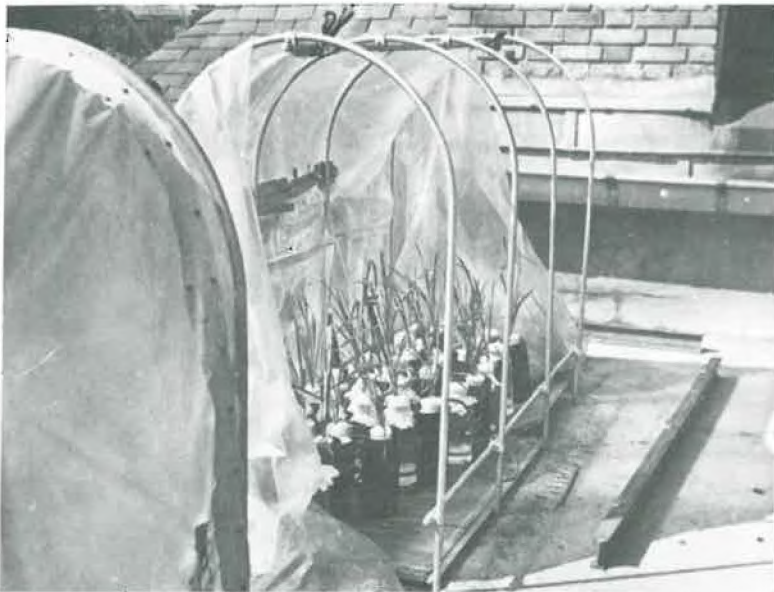
4



5

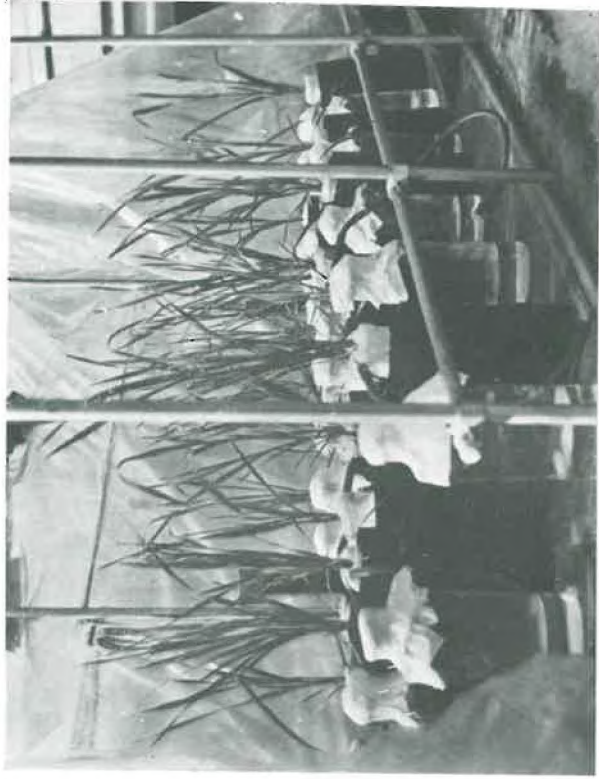


6

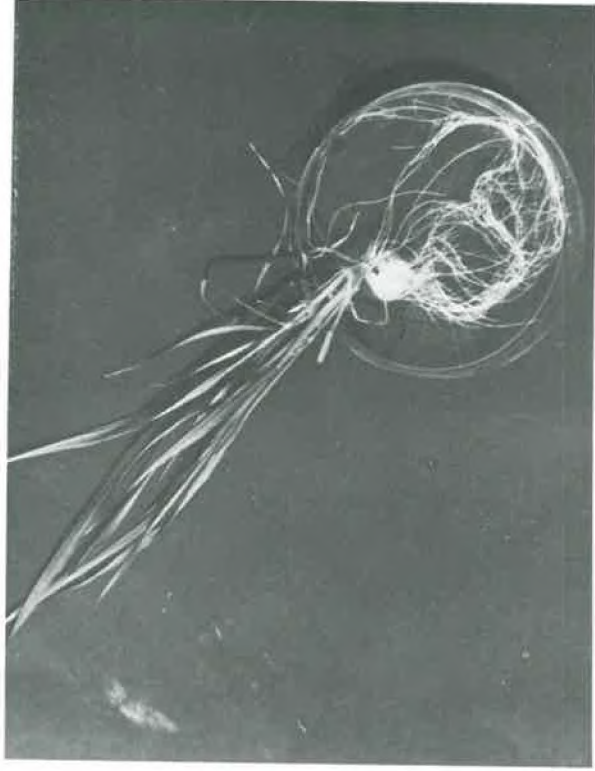


7

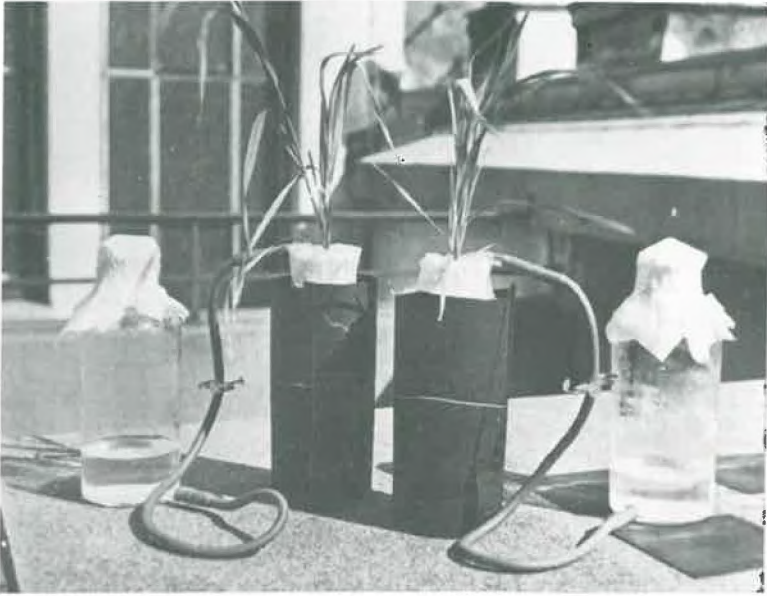
[Pl. VI]



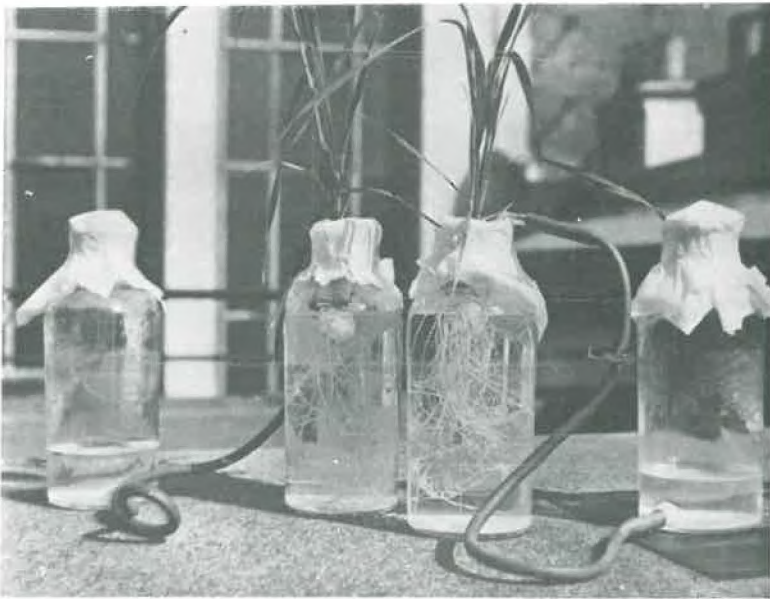
8



9



19



11

2° RÉSULTATS

Ils sont donnés dans les figures 35 à 46 et les tableaux XXXIII à XXXV.

3° DISCUSSION

Dans le cas de la solution nutritive concentrée dix fois, les résultats sont négatifs, sauf en ce qui concerne les *microflores ammonifiante, nitreuse* et *nitrique* qui, après dix-sept jours d'incubation, présentent des rapports L/S significatifs. Cette concentration est donc insuffisante.

Par contre, après avoir incorporé les excréments radicellaires concentrés quarante fois (100 ml correspondant à quatre plantes pour 100 g de terre), on observe un effet rhizosphère stimulant au bout de quatre jours d'incubation, atteignant sa valeur maximum après dix-sept jours dans le cas de la *microflore totale* et des Champignons, et vingt-cinq jours dans celui des Actinomycètes. La *microflore aérobic fixatrice d'azote* ne montre pas de variation significative. Les *microflores nitreuse* et *nitrique* évoluent comme précédemment. La *microflore cellulolytique aérobic* est inhibée totalement le dix-septième jour, ce qui coïncide avec l'action maximum sur les Champignons (1).

La *microflore dénitrifiante* évolue presque parallèlement à la *microflore ammonifiante*, mais avec un certain décalage dans le temps. Il y a un effet rhizosphère stimulant la *microflore amylolytique* après dix-sept jours d'incubation, mais il disparaît rapidement et ne s'observe plus après vingt-cinq jours. La limpidité du milieu nutritif,

(1) Quand il y a une inhibition totale des Bactéries cellulolytiques aérobies, la plaque de silico-gel est envahie par des Champignons.

l'état sanitaire parfait des racines laissent penser que l'exfoliation est réduite au minimum; la filtration ayant retenu les débris cellulaires, on peut, en première approximation, admettre que seules les excréctions radicellaires sont responsables de ce phénomène. La question se pose de savoir quelle est la composition biochimique des excréctions radicellaires du Blé à la fin du tallage.

TABLEAU XXXIII

RÉALISATION EXPÉRIMENTALE D'UNE RHIZOSPHERE ARTIFICIELLE

(100 ml de la solution nutritive aseptique du Blé var. *Fylgia*, concentrée dix fois, sont incorporés dans 100 g de limon argileux)
 Les résultats sont rapportés à 1 gramme de terre en poids sec et exprimés, soit en nombre de micro-organismes, soit en dilutions limites ayant donné lieu au phénomène étudié.

GROUPES MORPHOLOGIQUES	Incubation à 22° C (en i)	TÉMOIN	ESSAI 1		ESSAI 2		EFFET RHIZO- SPHÈRE MOYEN
		Dénom- brement	Dénom- brement	R/S	Dénom- brement	R/S	
Microflore totale exprimée en 10 ⁶ par gramme	4	43,2	31,2	0,7	46,8	1,1	0
	8	96	83	0,8	84	0,9	0
	17	71	36	0,5	87	1,2	0
Actinomycètes exprimés en 10 ⁶ par gramme	4	1,2	0,9	0,7	1	0,8	0
	8	1,0	1,3	0,8	1,1	0,7	0
	17	1	1,5	1,5	0,7	0,7	0
Champignons exprimés en 10 ⁴ par gramme	4	72	77	1,1	71	1	0
	8	144	97	0,7	140	1	0
	17	192	120	0,6	144	0,8	0
GROUPES PHYSIOLOGIQUES							
Microflore aérobie fixatrice d'azote : cellules par gramme	4	400	400	1	700	1,8	0
	8	600	180	1,1	160	1	0
	17	260	340	1,3	400	1,5	0

Microflore ammonifiante : dilutions limites	4	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	0	0
	8	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	0	0
	17	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁷	1	+
Microflore nitreuse : cellules par gramme	4	700	2 300	3,2	1 200	1,7	0
	8	500	1 200	2,4	700	1,4	0
	17	1 800	12 000	6,6	7 000	3,8	+
Microflore nitrique : cellules par gramme	4	5 000	2 300	0,4	5 000	1	0
	8	1 200	5 000	4,1	2 300	2	0
	17	7 000	50 000	7,1	50 000	7,1	+
Microflore dénitrifiante : dilutions limites	4	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	0	0
	8	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	0	0
	17	10 ⁻⁷	10 ⁻⁷	0	10 ⁻⁷	0	0
Microflore cellulolytique aérobie : aspect de la culture	4	culture normale	culture normale	1	culture normale	1	0
	8	culture normale	culture normale	1	culture normale	1	0
	17	culture normale	culture normale	1	culture normale	1	0
Microflore amylolytique : dilutions limites	4	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁵	0	0
	8	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁵	0	0
	17	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0	10 ⁻⁵	0	0

R/S : rapport des nombres de micro-organismes ou différence des exposants des dilutions limites dans la rhizosphère (R) et le sol témoin (S).

0 : effet rhizosphère nul.

+ : effet rhizosphère stimulant faible.

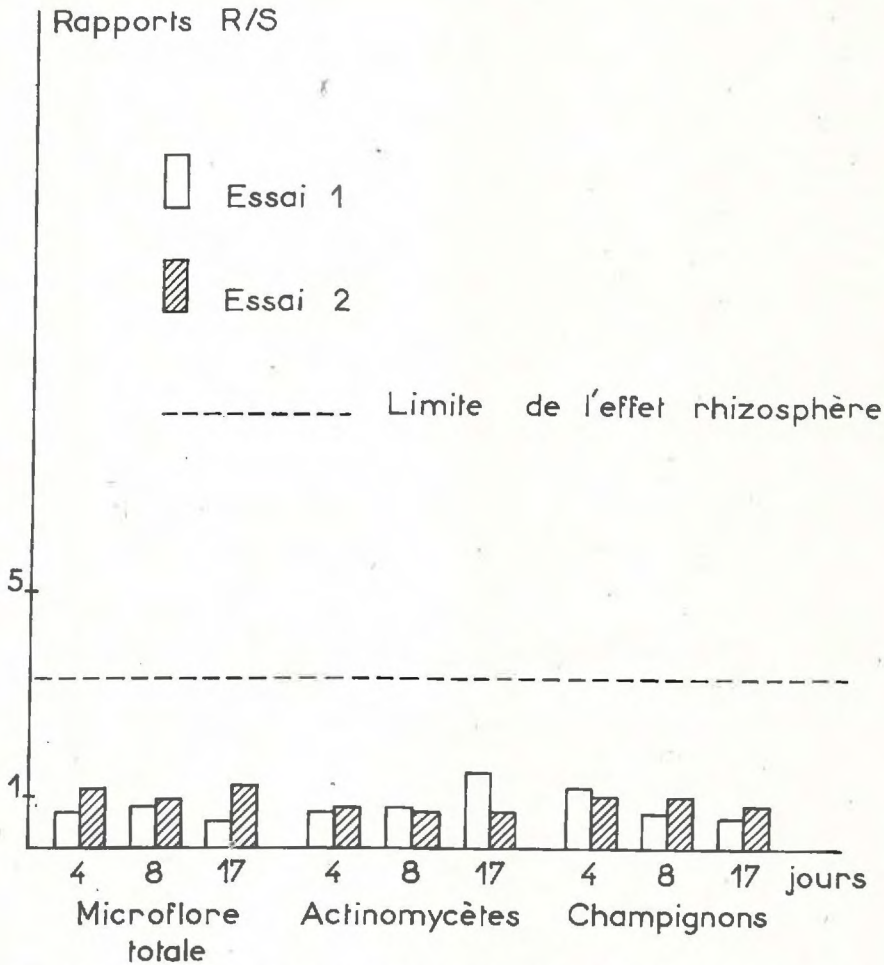


Fig. 35. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle: effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes morphologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré dix fois la solution nutritive aseptique du Blé var. FYLGA au stade du tallage).

On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3 après avoir fait la moyenne des deux essais. Après avoir incorporé 100 ml de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux et laissé incubé 4, 8 ou 17 jours à 22° C, il n'y a pas d'effet rhizosphère.

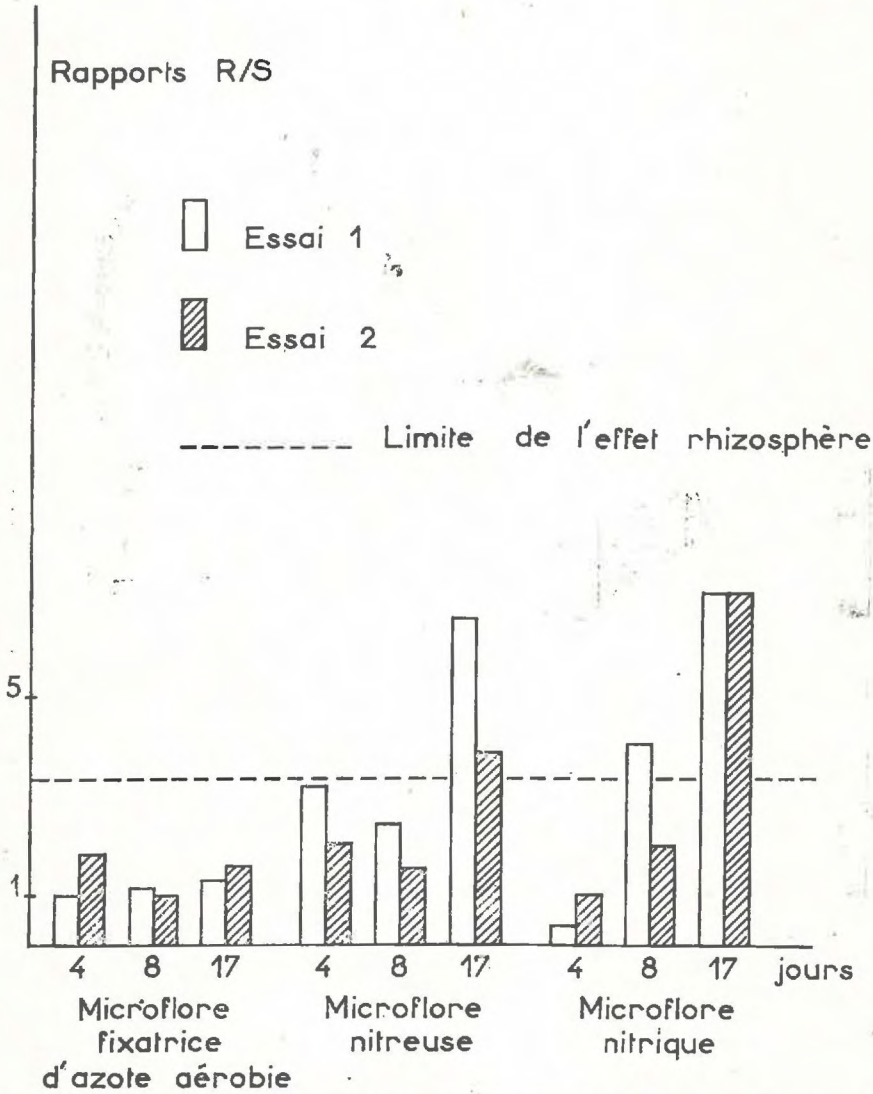


Fig. 36. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle: effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré dix fois la solution nutritive aseptique du Blé var. FYLGIA au stade du tallage).

On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3 après avoir fait la moyenne des deux essais. Dans ce cas, après 17 jours d'incubation à 22° C, après avoir incorporé 100 ml. de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux, il y a un effet rhizosphère stimulant les microflore nitreuse et nitrique.

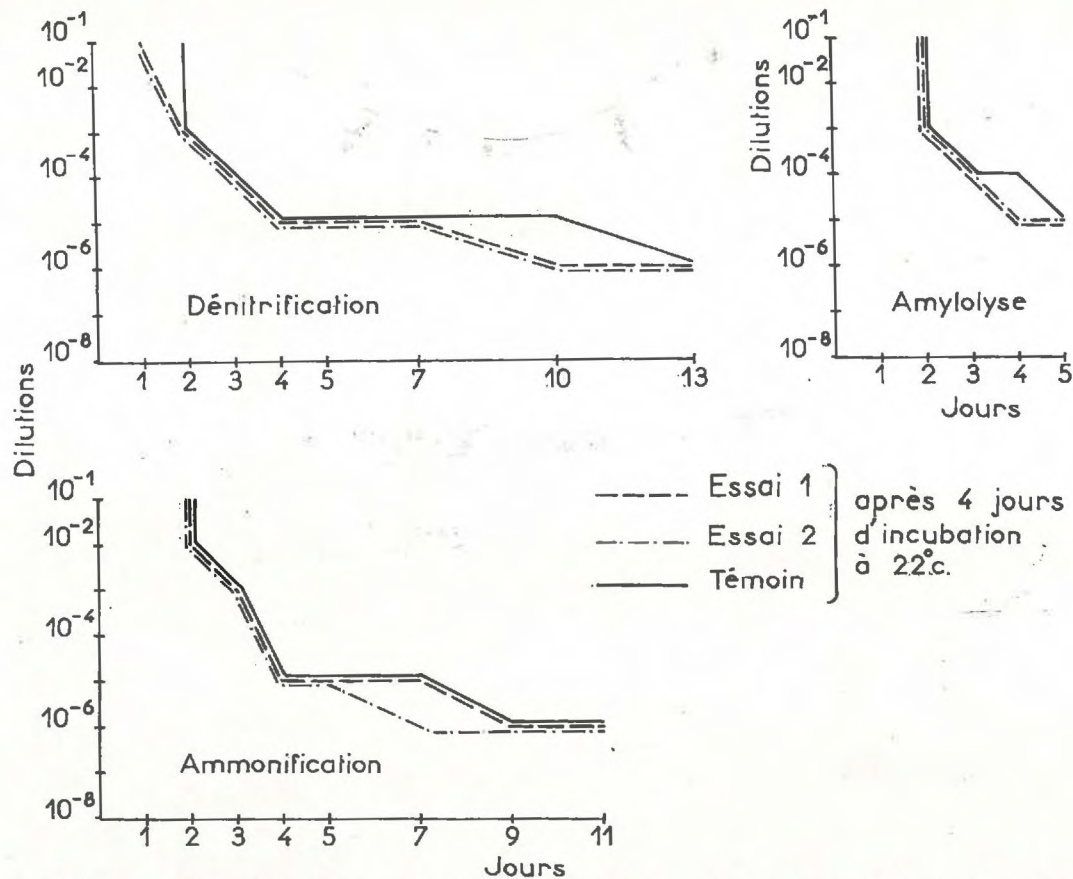


Fig. 37. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle: effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré dix fois la solution nutritive aseptique du Blé var. FYLGIA au stade du tallage).

Les courbes représentent la disparition du substrat (tyrosine, nitrates ou amidon), en fonction des dilutions et du temps. L'effet rhizosphère, par rapport au témoin, est exprimé par la différence des dilutions limites (après 11, 13, ou 5 jours). Après avoir incorporé 100 ml de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux et laissé incubé 4 jours à 22° C, il n'y a pas d'effet rhizosphère décelable.

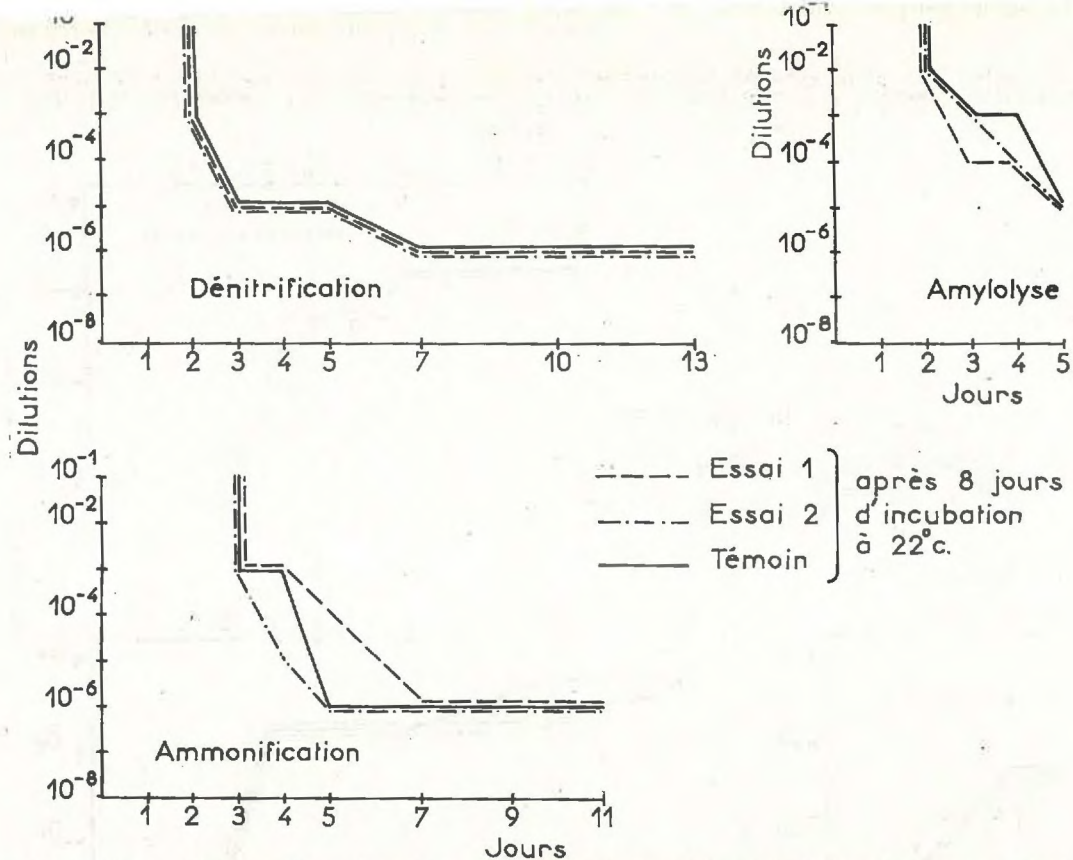


Fig. 38. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle : effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré dix fois la solution nutritive aseptique du Blé var. Fylgia au stade du tallage).

Les résultats sont interprétés comme dans le cas de la figure 37.

Il n'y a pas d'effet rhizosphère décelable après avoir incorporé 100 ml de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux et laissé incuber 8 jours à 22° C.

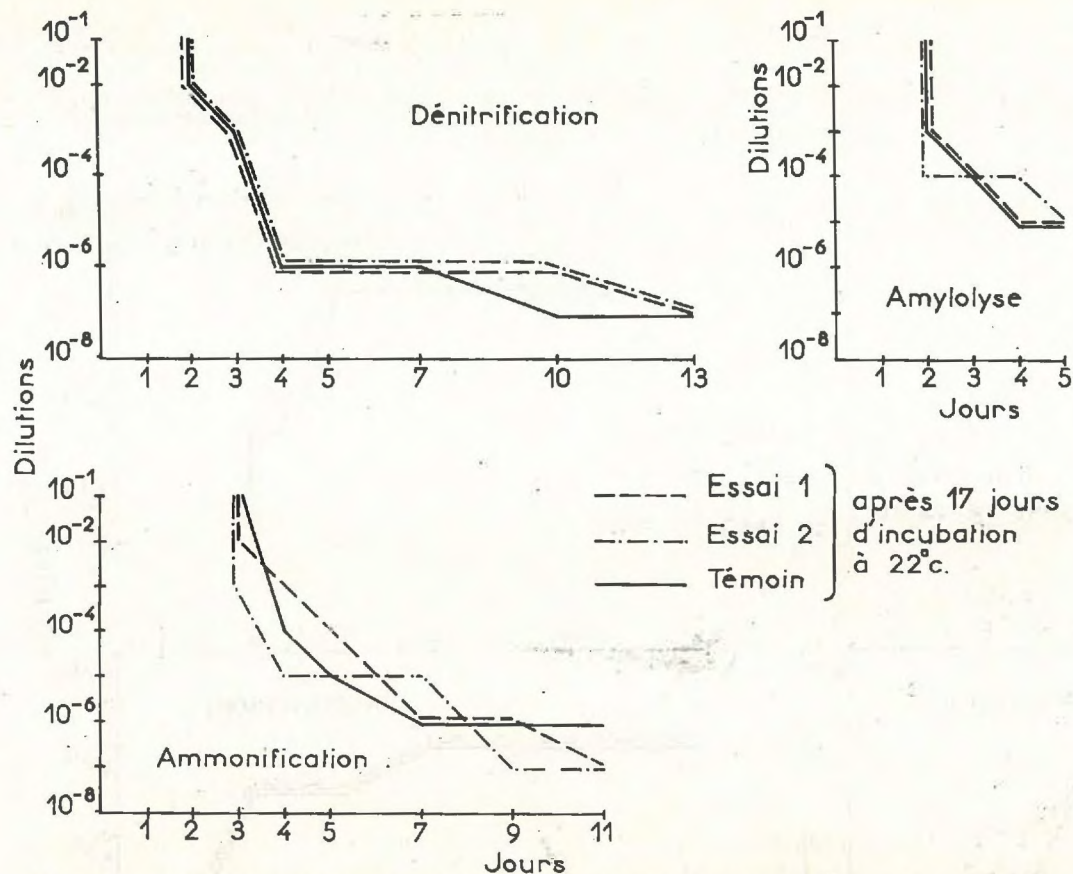


Fig. 39. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle: effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré dix fois la solution nutritive aseptique du Blé var. Fylgia au stade du tallage).

Les résultats sont interprétés comme dans le cas de la figure 37.

Après avoir incorporé 100 ml de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux et laissé incuber 17 jours à 22° C. il n'y a pas d'effet rhizosphère stimulant décelable, sauf dans le cas de la microflore ammonifiante.

TABLEAU XXXIV

RÉALISATION EXPÉRIMENTALE D'UNE RHIZOSPHERE ARTIFICIELLE

(100 ml de la solution nutritive aseptique du Blé var. *Fylgia*, concentrée quarante fois, sont incorporés dans 100 g de limon argileux)
 Les résultats sont rapportés à 1 gramme de terre en poids sec et exprimés en nombre de micro-organismes.

GROUPES MORPHOLOGIQUES	Incubation à 22° C (en j)	TÉMOIN	ESSAI 1		ESSAI 2		EFFET RHIZO- SPHERE MOYEN
		Dénom- brement	Dénom- brement	R/S	Dénom- brement	R S	
Microflore totale exprimée en 10 ⁶ par gramme	4	13,5	70,4	5,3	82,2	6	+
	8	27,8	201	7,2	176	6,3	+
	17	28,8	228	7,8	326	11,7	++
	25	27,6	107	3,8	170	6,1	+
	42	72	90	1,2	78	1	0
Actinomycètes exprimés en 10 ⁶ par gramme	4	0,19	0,62	3,2	0,53	2,7	0
	8	0,14	0,35	2,5	0,15	3,2	0
	17	0,21	0,46	2,2	0,56	2,7	0
	25	0,12	0,96	8	0,65	5,4	+
	42	0,41	0,72	1,7	0,50	1,2	0
Champignons exprimés en 10 ⁴ par gramme	4	21,6	30	1,4	21	1,1	0
	8	86	104	1,2	105	1,2	0
	17	89	440	4,9	420	4,7	+
	25	16,8	10,8	0,6	6,4	0,4	0
	42	15,2	8,3	0,6	9,7	0,7	0

R/S : rapport des nombres de micro-organismes dans la rhizosphère (R) et le sol témoin (S)
 0 : effet rhizosphère nul.
 + : effet rhizosphère stimulant faible.
 ++ : effet rhizosphère stimulant moyen.

TABLEAU XXXV

RÉALISATION EXPÉRIMENTALE D'UNE RHIZOSPHÈRE ARTIFICIELLE
 (100 ml de la solution nutritive aseptique du Blé var. *Fylgia*, concentrée quarante fois, sont incorporés dans 100 g de limon argileux)
 Les résultats sont rapportés à 1 gramme de terre en poids sec et exprimés, soit en nombre de micro-organismes, soit en dilutions limites ayant donné lieu au phénomène étudié.

GROUPES PHYSIOLOGIQUES	Incubation à 22° C (en j)	TÉMOIN	ESSAI 1		ESSAI 2		EFFET RHIZO- SPHÈRE MOYEN
		Dénom- brement	Dénom- brement	R S	Dénom- brement	R/S	
Microflore aérobic fixatrice d'azote : cellules par gramme	4	260	340	1,3	260	1	0
	8	260	260	1	500	1,9	0
	17	500	160	0,3	220	0,4	0
	25	340	340	1	340	1	0
	42	160	80	0,5	80	0,5	0
Microflore ammonifiante : dilutions limites	4	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁶	1	+
	8	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁸	2	+
	17	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	2	10 ⁻⁷	2	++
	25	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	0	0
	42	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	0	0
Microflore nitreuse : cellules par gramme	4	2 200	2 300	1	1 200	0,6	0
	8	500	320	0,6	220	0,4	0
	17	700	8 000	11,3	3 200	4,5	+
	25	500	320	0,6	500	1	0
	42	500	1 200	2,4	700	1,4	0
Microflore nitrrique : cellules par gramme	4	700	700	1	700	1	0
	8	1 200	1 100	0,9	700	0,6	0
	17	1 800	8 000	4,4	7 000	3,9	+
	25	220	500	2,3	700	3,2	0
	42	120	320	2,9	400	3,4	0

Microflore dénitrifiante : dilutions limites	4	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	0	0
	8	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	1	10 ⁻⁶	0	0
	17	10 ⁻⁶	10 ⁻⁸	2	10 ⁻⁶	2	++
	25	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	1	10 ⁻⁶	1	+
	42	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	0	0
Microflore cellulolytique aérobie (1) : aspect de la culture	4	culture normale	culture normale	1	culture normale	1	0
	8	culture normale	culture normale	1	culture normale	1	0
	17	culture normale	inhibition totale	0	inhibition totale	0	-----
	25	culture normale	inhibition totale	0	inhibition totale	0	-----
	42	culture normale	inhibition totale	0	inhibition totale	0	-----
Microflore amylolytique : dilutions limites	4	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	0	0
	8	10 ⁻⁷	10 ⁻⁷	0	10 ⁻⁷	0	0
	17	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	2	10 ⁻⁷	2	++
	25	10 ⁻⁷	10 ⁻⁷	0	10 ⁻⁷	0	0
	42	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶	0	10 ⁻⁶	0	0

(1) Quand il y a inhibition totale des Bactéries cellulolytiques aérobies, la plaque de silico-gel est envahie par les Champignons.

R/S : rapport des nombres de micro-organismes où différence des exposants des dilutions limites dans la rhizosphère (R) et le sol témoin (S).

- 0 : effet rhizosphère nul.
- + : effet rhizosphère stimulant faible.
- ++ : effet rhizosphère stimulant moyen.
- : effet rhizosphère inhibiteur total.

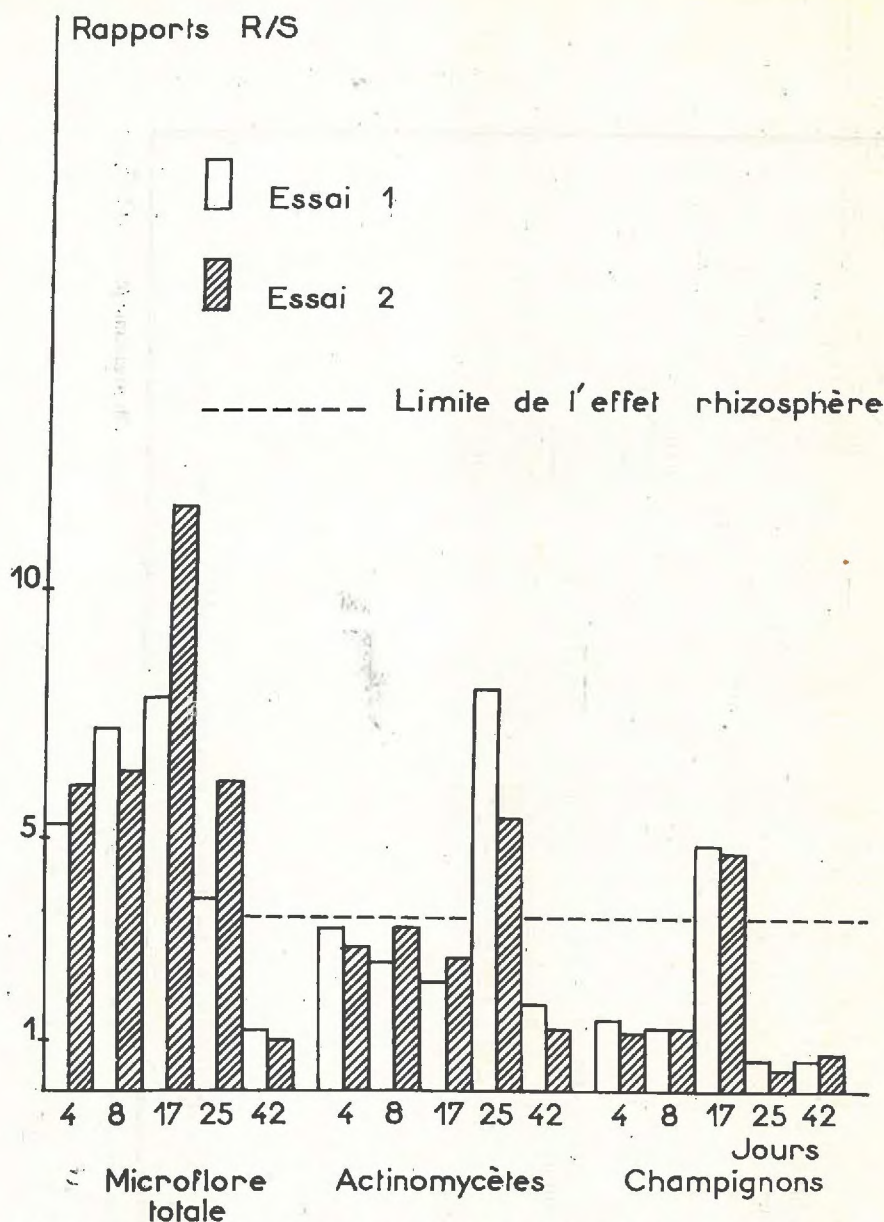


Fig. 40. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle: effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes morphologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré quarante fois la solution nutritive aseptique du Blé var. FYLGIA au stade du tallage).

On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3 après avoir fait la moyenne des deux essais. On incorpore 100 ml de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux et on incube à 22° C. Il y a un effet rhizosphère stimulant la microflore totale après 4 jours d'incubation, avec un maximum au bout de 17 jours, puis l'effet diminue et disparaît le 42^e jour. L'effet stimulant ne s'observe qu'après 17 jours d'incubation (Champignons) et 25 jours (Actinomycètes), puis disparaît ensuite.

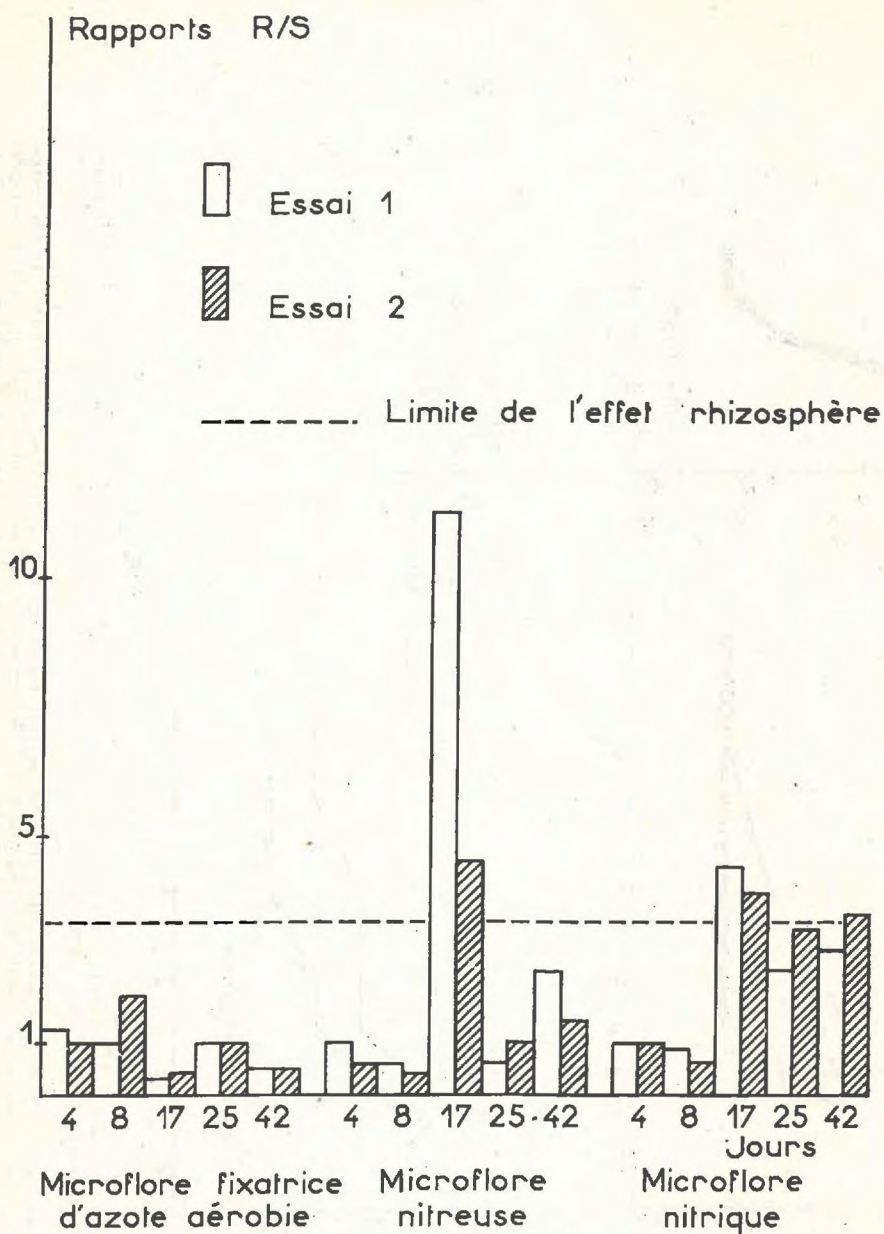


Fig. 41. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle: effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré quarante fois la solution nutritive aseptique du Blé var. FYLGIA au stade du tallage).

On ne tient compte que des rapports R/S supérieurs à 3,3 après avoir fait la moyenne des deux essais. On incorpore 100 ml. de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux et on incube à 22° C. Il y a un effet rhizosphère stimulant seulement après 17 jours d'incubation (microflore nitreuse et nitrique). La microflore aérobie fixatrice d'azote (*Azotobacter*) ne varie pas au cours de l'incubation.

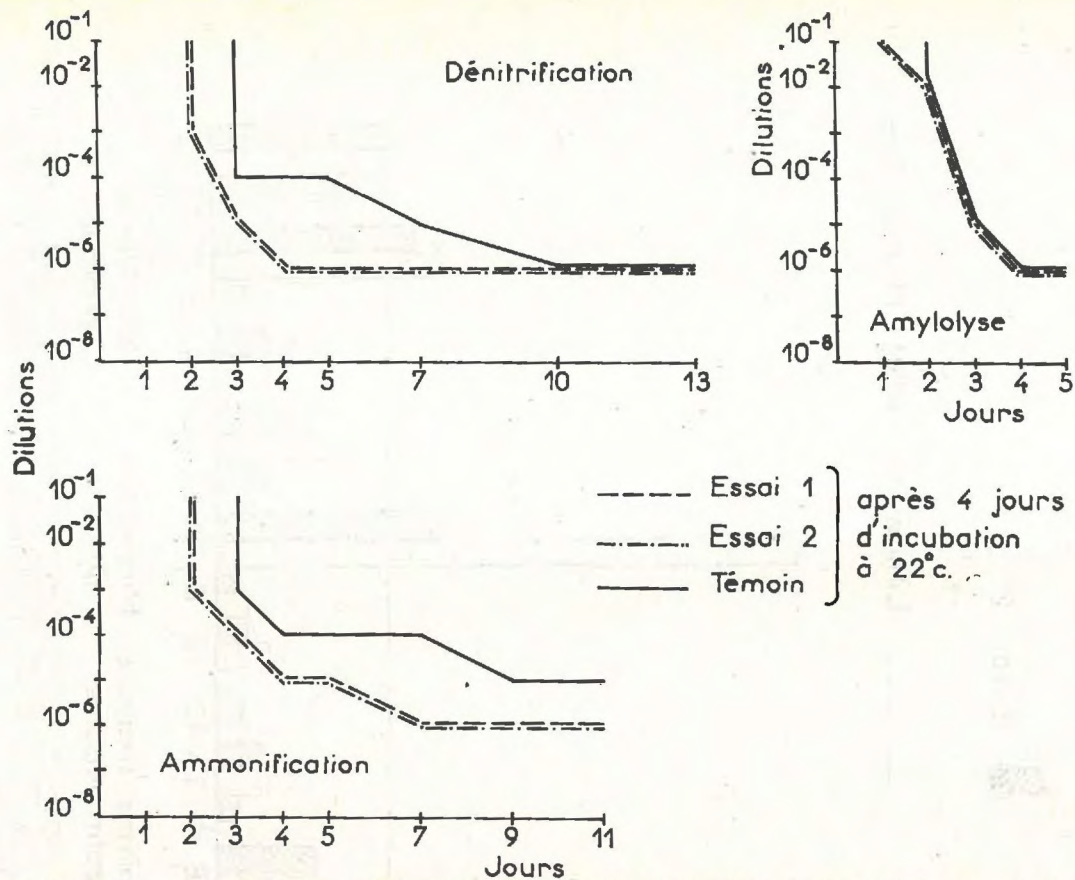


Fig. 42. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle: effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré quarante fois la solution nutritive aseptique du Blé var. FYLGIA au stade du iallage).

Les courbes représentent la disparition du substrat (tyrosine, nitrates ou amidon) en fonction des dilutions et du temps. L'effet rhizosphère, par rapport au témoin, est exprimé par la différence des dilutions limites (après 11, 13, ou 5 jours).

Après avoir incorporé 100 ml de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux et laissé incubé 4 jours à 22° C, on observe un effet rhizosphère stimulant la microflore ammonifiante (ammonification de la tyrosine).

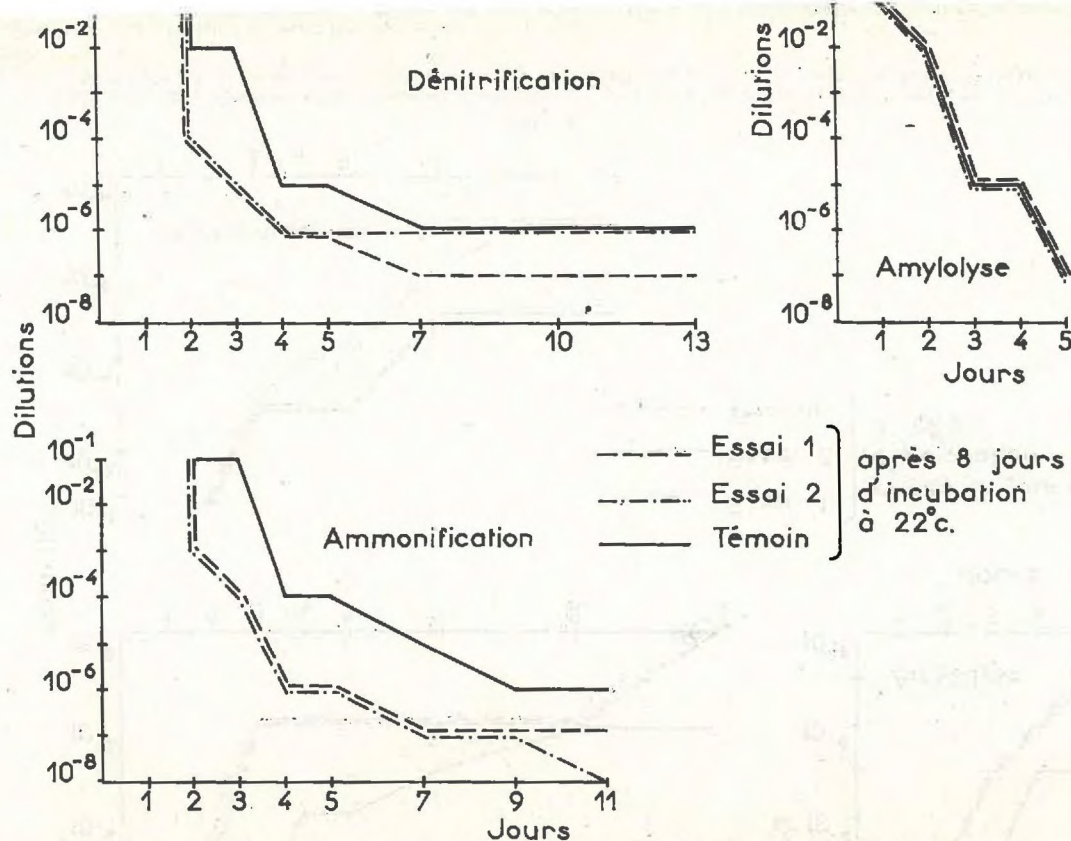


Fig. 43. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle: effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré quarante fois la solution nutritive aseptique du Blé var. FYLGA au stade du tallage).

Les résultats sont interprétés comme dans le cas de la figure 42.

Après avoir incorporé 100 ml de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux et laissé incubé 8 jours à 22° C, on observe un effet rhizosphère stimulant la microflore ammonifiante (ammonification de la tyrosine). L'interprétation des courbes de dénitrification est impossible, car l'effet rhizosphère n'est stimulé que dans un essai seulement.

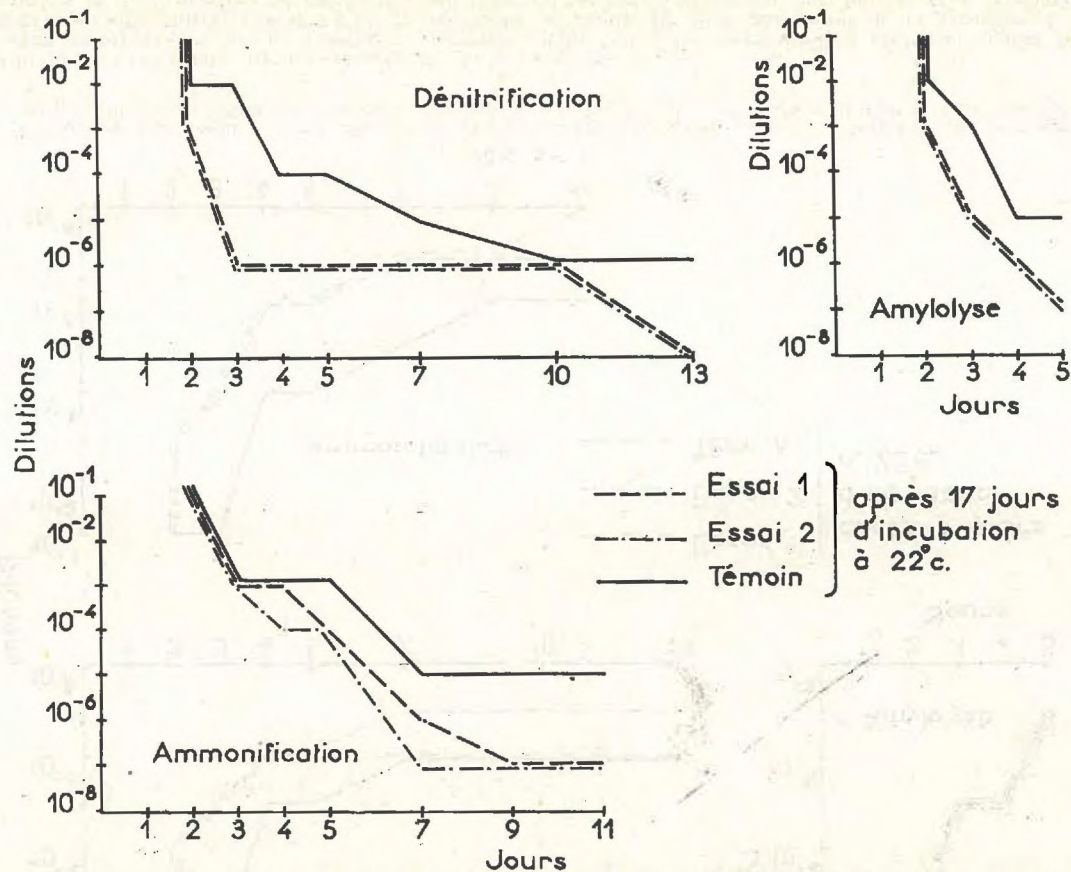


Fig. 44. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle: effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré quarante fois la solution nutritive aseptique du Blé var. FULGIA au stade du tallage).

Les résultats sont interprétés comme dans le cas de la figure 42.

Après avoir incorporé 100 ml de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux et laissé incuber 17 jours à 22. C. on observe un effet rhizosphère stimulant les microflores ammonifiante, dénitrifiante et amylolytique.

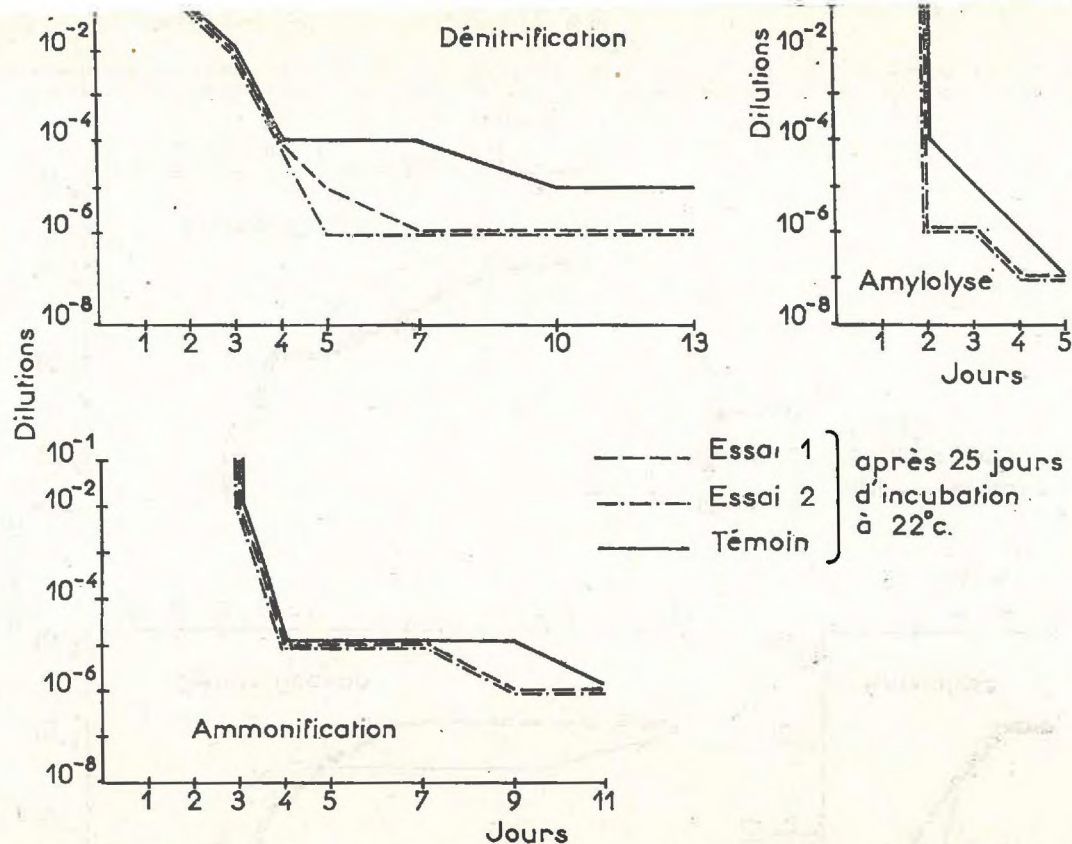


Fig. 45. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle: effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré quarante fois la solution nutritive aseptique du Blé var. FYLGIA au stade du tallage).

Les résultats sont interprétés comme dans le cas de la figure 42. Après avoir incorporé 100 ml de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux et laissé incuber 25 jours à 22° C, l'effet rhizosphère stimulant est limité à la microflore dénitrifiante (courbe de dénitrification ou disparition des nitrates).

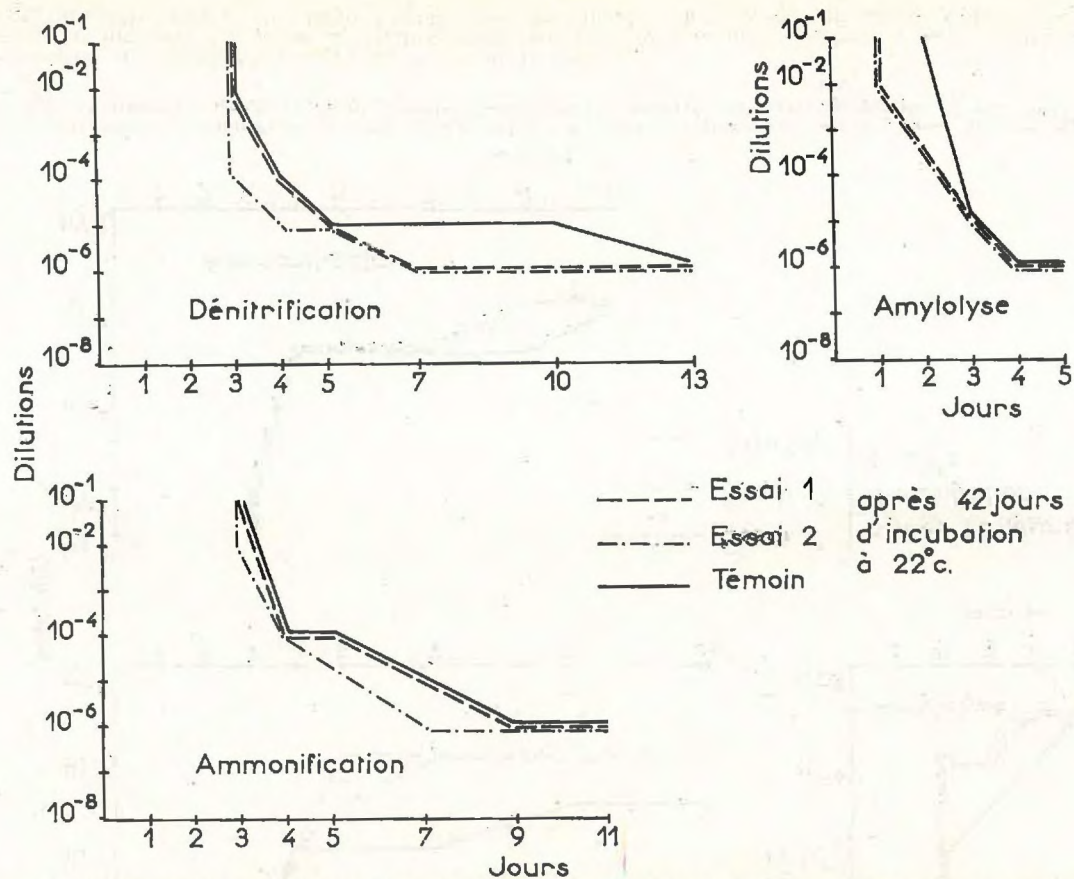


Fig. 46. — Réalisation expérimentale d'une rhizosphère artificielle: effet rhizosphère vis-à-vis de certains groupes physiologiques de micro-organismes du sol (après avoir concentré quarante fois la solution nutritive aseptique du Blé var. FYLGIA au stade du tallage).

Les résultats sont interprétés comme dans le cas de la figure 42.

Après avoir incorporé 100 ml de la solution concentrée dans 100 g de limon argileux et laissé incuber 42 jours à 22° C. l'effet rhizosphère a complètement disparu.

Chapitre VIII

ÉTUDE BIOCHIMIQUE DES EXCRÉTIIONS RADICELLAIRES DU BLÉ

A. — ANALYSE CRITIQUE DES TRAVAUX ANTÉRIEURS

Un certain nombre de publications relatives aux excrétiions radicellaires ont été déjà citées, mais dans la plupart des cas, il s'agissait de très jeunes plantules dont on avait excisé les racines [FRIES et FORSMAN (1951), DEHAY et CARRÉ (1957)], mettant en cause des processus liés au métabolisme de la germination et distincts de l'excrétiion normale des racines de plantes plus âgées. D'autres auteurs, comme NILSSON (1957), recherchent les acides aminés dans des hydrolysats du sol rhizosphère de diverses plantes : or ils notent peu de différences avec le sol témoin. ROVIRA (1956) étudie les excrétiions radicellaires du Pois et de l'Avoine, mais avec des plantules âgées de vingt-et-un jours, non transférées au cours de la culture, ce qui ne lui permet pas d'éliminer les produits du métabolisme de la germination. Après une analyse chromatographique, cet auteur met en évidence la présence d'acides aminés, de glucose, de fructose et d'une tache absorbant les rayons ultra-violets. Utilisant des méthodes microbiologiques, WEST (1939), dans les excrétiions du Lin, MESHKOV (1949-1952), dans celles du Pois et du Maïs, signalent la présence de thiamine et de biotine.

Récemment, BHUVANESWARI et SUBBA RAO (1957) trouvent que les excrétiions radicellaires du Sorgho et de la Moutarde contiennent des oses (*d*-xylose, *d*-glucose, *d*-fructose et du maltose) et des acides organiques (tartrique, oxalique, malique et citrique).

B. — RECHERCHES PERSONNELLES

Elles ont pour but de déterminer succinctement la composition biochimique des excréctions radicellaires d'une variété de Blé, *Fylgia*, cultivée aseptiquement dans un milieu liquide, suivant la technique décrite dans le *chapitre VII*. Après contrôle de l'asepsie, à la fin du tallage, au début de la montée, les plantes sont enlevées, les racines lavées, l'eau de lavage et la solution nutritive de trente fioles mélangées et filtrées après avoir amené le pH à 6,0 (v. plus haut, p. 183). Une partie du mélange sert au dosage des acides volatils de la série grasse, le reste étant lyophilisé à -45° C. C'est dans le lyophilisat que l'on recherche quelques acides organiques non volatils, les oses, les acides aminés et les amides, les nucléosides et les nucléotides, et certains facteurs de croissance.

I. Acides volatils de la série grasse

1^o — TECHNIQUE

On les dose après chromatographie de partage gaz-liquide (azote-silicone plus acide stéarique) décrite par PAECH et TRACEY (1955). Après une double distillation, la première en présence de tungstate de sodium et de sulfate de magnésium en milieu sulfurique, la seconde en présence de sulfate de mercure, qui éliminent toutes les substances acides autres que les acides gras volatils, d'après FRIEDMANN (1938), ceux-ci sont amenés à l'état de sels de sodium, déshydratés, mis en solution étherée et transférés dans la colonne de partage selon la technique de JAMES et MARTIN (1952), après acidification par l'acide orthophosphorique : cette colonne est constituée d'un mélange de deux parties, en poids, de célite 545 et d'une partie de la phase liquide (silicone 550 Dow Corning Corporation contenant 10 % en poids d'acide stéarique). Après avoir fait le vide pendant quinze minutes, les acides montent dans la colonne et s'y condensent. Celle-ci est alors placée dans un manchon de vapeur et l'entraînement se fait par un courant d'azote. Les acides

gras volatils se séparent d'après leur tension de vapeur saturée, se dissolvent au fur et à mesure de leur arrivée en phase gazeuse dans une cellule de titration où ils sont continuellement titrés par NaOH N/100. Les temps de passage des acides sont constants et mesurés au préalable avec des solutions pures. Les analyses sont faites en double exemplaire et comparées à un témoin (solution nutritive vierge).

2° — RÉSULTATS

Ils sont donnés dans le tableau XXXVI.

TABLEAU XXXVI

TENEUR EN ACIDES GRAS VOLATILS DES EXCRÉTIIONS RADICELLAIRES DU BLÉ A LA FIN DU TALLAGE
(var. *Fylgia* cultivée aseptiquement dans une solution nutritive minérale)

ACIDES DOSÉS	TENEUR EN mg/l (correspondant à une plante)
Acétique	13
Propionique	3,5
Butyrique	2
Valérianique.	1,5

II. Acides organiques non volatils

1° — TECHNIQUE

L'agent d'extraction est l'alcool à 80 p. 100 à chaud. Il est nécessaire de dessaler les extraits alcooliques par passage sur un échangeur de cations fort sous forme hydrogène (Dowex 50 Dow Chemical), puis sur un échangeur d'anions (Dowex 2) qui retient les acides que l'on élue avec du carbonate d'ammonium N. La solution de sels d'ammonium est débarrassée par ébullition de l'excès de carbonate d'ammonium et repassée sur un échangeur de cations (Dowex 50) pour remettre les acides en liberté. La solution est alors

concentrée sous vide à 40° C et les acides séparés selon la technique de CHEFTEL, MUNIER et MACHEBŒUF (1951-1952) qui consiste à faire une chromatographie ascendante bidimensionnelle sur papier Whatman n° 1 à 20° C à l'aide des solvants successifs :

— en phase alcaline : éthanol-ammoniac à 22° B — eau (80-5-15) en volume ;

— en phase acide : propanol normal-benzoate de méthyle-acide formique (60-40-20) en volume, le tout saturé avec le minimum d'eau.

Après dix-huit heures de migration dans chacune des phases et huit heures de séchage dans un courant d'air, la révélation se fait au vert de bromocrésol (0,1 g dans 100 ml) amené au bleu avec NaOH N/100. L'identification et la teneur approximative se déterminent en comparant la dimension et l'intensité des taches avec celles obtenues avec les solutions témoin des acides suivants :

— tartrique, citrique, malique, glycolique, succinique, lactique et fumarique.

2° — RÉSULTATS

Ils sont donnés dans la figure 47 et peuvent se résumer ainsi :

1° La présence d'acide malique semble certaine, de l'ordre de 0,1 mg par plante.

2° Il y a de très faibles quantités d'acide lactique et d'acide tartrique.

3° On observe des traces des acides suivants, citrique, succinique, fumarique, glycolique et d'un acide indéterminé dont le Rf est :

— en phase alcaline : 0,60,

— en phase acide : 0, 29.

4° Les autres acides de faible Rf sont des acides minéraux (sulfurique, nitrique, chlorhydrique, phosphorique).

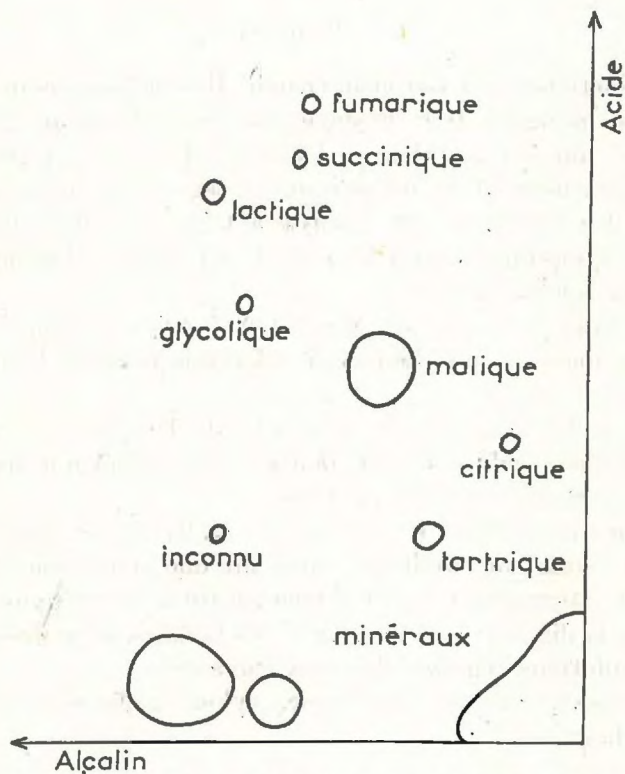


Fig. 47. — Chromatogramme bidimensionnel montrant la position des acides organiques excrétés par les racines du Blé var. FYLGIA cultivé aseptiquement dans une solution nutritive minérale jusqu'à la fin du tallage.

Après lyophilisation de la solution nutritive, ils sont extraits à chaud par l'alcool à 80 p. 100 et dessalés par passage sur des échangeurs d'ions.

Après séparation chromatographique, on trouve surtout de l'acide malique et des traces des acides suivants : fumarique, succinique, lactique, glycolique, citrique, tartrique et d'un acide inconnu dont le Rf est 0,6 en phase alcaline et 0,29 en phase acide. Les autres acides de faible Rf sont des acides minéraux (sulfurique, nitrique, chlorhydrique, phosphorique).

III. Oses

1° — TECHNIQUE

L'extraction se fait par l'eau chaude. Il est nécessaire de dessaler la solution aqueuse par passage sur un échangeur de cations (Dowex 50), puis sur un échangeur d'anions (Dowex 2). Après concentration sous vide à 40° C, les oses sont séparés selon la technique de HIRST et JONES (1949) qui consiste à faire une chromatographie descendante unidimensionnelle à 20° C sur papier Whatman n° 1 à l'aide du solvant suivant :

— butanol normal-éthanol-eau (50-10-40) en volume.

Après quarante-huit heures de migration à 20° C, la révélation se fait.

1° Pour les aldoses, avec le réactif de PARTRIDGE (1949) qui est du phtalate acide d'aniline, donnant une coloration brune avec les hexoses, rouge avec les pentoses.

2° Pour les cétooses, avec le réactif de HIRST et JONES (1949) qui est de l'urée chlorhydrique, donnant une coloration bleu-noir. La teneur approximative et l'identification se déterminent en comparant la dimension et l'intensité des taches avec celles obtenues avec les solutions témoins des oses suivants :

— glucose, fructose, arabinose, xylose, raffinose, saccharose, ribose et rhamnose.

2° — RÉSULTATS

Ils sont donnés dans la figure 48 et peuvent se résumer comme suit.

On décèle :

1° Du glucose en quantités notables, de l'ordre de 0,1 mg par plante;

2° Un aldose inconnu, en faible quantité, dont le Rf par rapport au glucose est de 1,9;

3° Des traces de pentoses dont les Rf correspondent à ceux des témoins arabinose et xylose;

4° Des traces de raffinose.

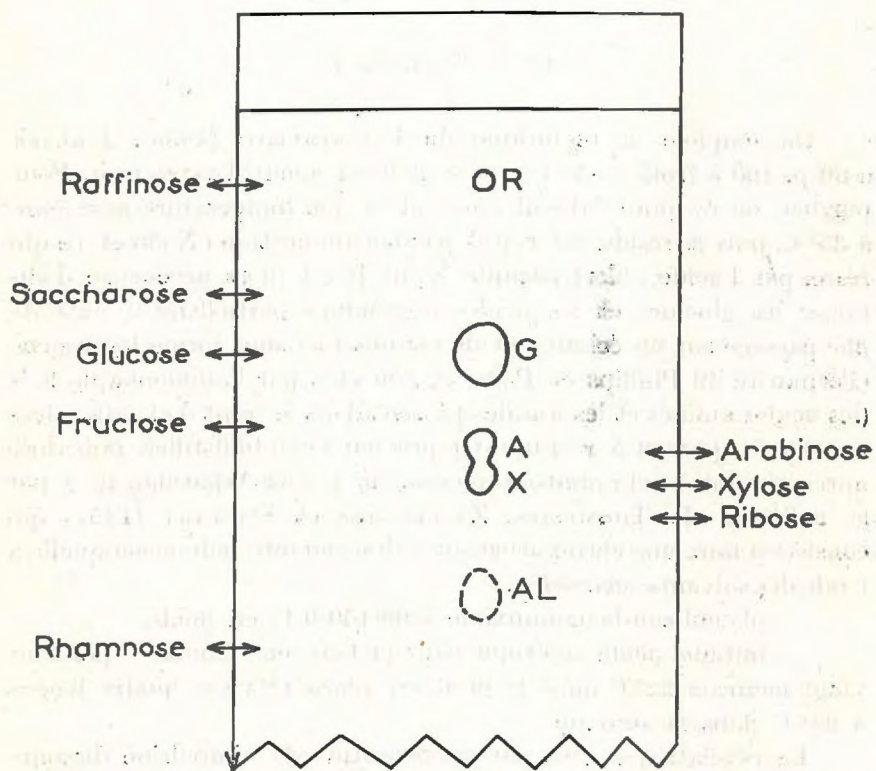


Fig. 48. — Chromatogramme unidimensionnel montrant la position des oses excrétés par les racines du Blé var. FYLEIA cultivé aseptiquement dans une solution nutritive minérale jusqu'à la fin du tallage.

Après lyophilisation de la solution nutritive, ils sont extraits par l'eau chaude et dessalés par passage sur des échangeurs d'ions. Après séparation chromatographique, on trouve des taches correspondant aux oses suivants :

R : raffinose (traces) A : arabinose (traces)
G : glucose en quantités notables X : xylose (traces)
AL : aldose inconnu dont le Rf par rapport au glucose est de 1,9.

IV. Acides aminés et amides

1° — TECHNIQUE

On emploie la technique de FAUCONNEAU (1958). L'alcool à 80 p. 100 à froid (-5°C) est le meilleur agent d'extraction. Pour purifier, on évapore l'alcool sous vide à une température inférieure à 35°C , puis le résidu est repris par l'acide acétique N/50 et, ce qui reste, par l'acide chlorhydrique N/20. Il est alors nécessaire d'éliminer les glucides et les acides organiques partiellement extraits par passage sur un échangeur de cations fort sous forme hydrogène (Permutite 50 Phillips et Pain) et l'on élue par l'ammoniaque 2 N (les acides aminés et les amides passent dans le front de l'éluat alcalin). On évapore et le résidu est repris par l'eau bidistillée, puis dosé après séparation chromatographique sur papier Whatman n° 1 par la méthode de THOMPSON, ZACCHARIUS et STEWART (1951) qui consiste à faire une chromatographie descendante bidimensionnelle à l'aide des solvants successifs :

- phénol-eau-benzoinoxime (300-150-0,1) en poids;
- butanol-acide acétique-eau (4-1-5) en volume; pendant vingt heures à 22°C dans la première phase et vingt-quatre heures à 22°C dans la seconde.

La révélation se fait par pulvérisation de ninhydrine dissoute (1,2 %) dans le butanol saturé d'eau, en présence de 1 p. 100 d'acide acétique, pendant quarante minutes à 57°C , dont cinq minutes de circulation de gaz carbonique. Après élution des taches par un mélange éthanol-eau (50-50) en volume, le dosage se fait au spectrophotomètre à 570 microns de longueur d'onde.

L'analyse a été effectuée en trois exemplaires.

2° — RÉSULTATS

Ils sont donnés dans le tableau XXXVII et la figure 49.

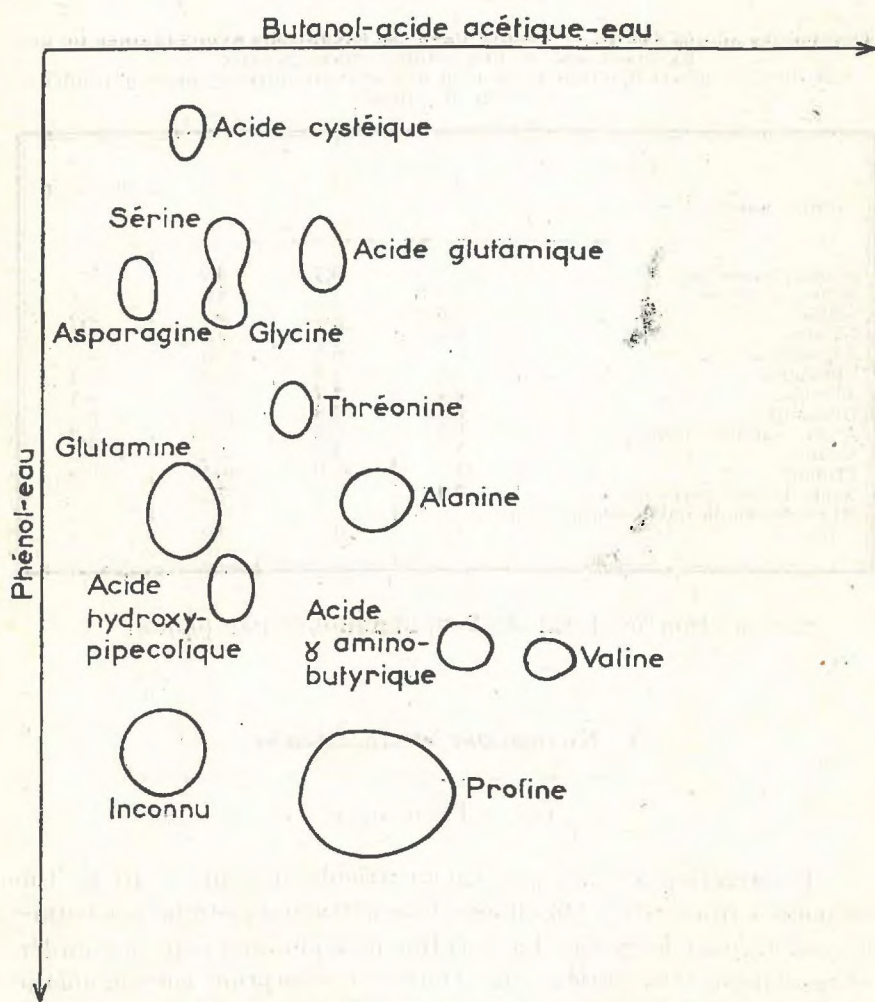


Fig. 49. — Chromatogramme bidimensionnel montrant la position des acides aminés et des amides excrétés par les racines du Blé var. FYLGIA cultivé aseptiquement dans une solution nutritive minérale jusqu'à la fin du tallage.

Après lyophilisation de la solution nutritive, ils sont extraits à froid par l'alcool à 80 p. 100. Après purification et séparation chromatographique, on trouve surtout de la proline, de l'asparagine, de la glutamine, de l'acide glutamique, de l'alanine et de l'acide γ amino-butérique.

TABLEAU XXXVII

TENEUR DES ACIDES AMINÉS + AMIDES DANS LES EXCRÉTIONS RADICELAIRES DU BLÉ
 EXPRIMÉE EN % DES ACIDES AMINÉS TOTAUX
 (var. *Fylgia* cultivée aseptiquement dans une solution nutritive minérale jusqu'à
 la fin du tallage)

ACIDES AMINÉS \ ESSAIS	1	2	3	MOYENNE
Acide glutamique	5,9	6,1	6,2	6
Acide cystéique	2,1	3	2,2	2,4
Sérine	3,3	3,7	3,4	3,5
Glycine	2,7	2,5	2,3	2,5
Asparagine	5	6,5	5,1	5,5
Thréonine	5,2	4,4	5,2	4,9
Alanine	5,7	5,7	5,9	5,8
Glutamine	6,4	7,8	6	6,7
Acide γ -amino-butérique	6,6	5,6	5,5	5,9
Valine	4,7	4,8	6,1	5,2
Proline	41	37,9	40,5	39,8
Acide hydroxy-pipecolique	7,4	7,2	7,6	7,4
Rf en-dessous de l'hydroxy-pipeco- line	4	4,7	4,8	4,2

Soit environ un total de 2 milligrammes par plante.

V. Nucléotides et nucléosides

1° — TECHNIQUE

L'extraction se fait par l'acide trichloracétique à 10 p. 100 en poids à froid (0° C). On élimine l'acide trichloracétique par l'éther et on détermine le spectre d'absorption de la phase aqueuse en lumière ultra-violette. On obtient une courbe d'absorption correspondant à des traces de nucléotides (fig. 50). On emploie alors la technique d'HURLBERT et POTTER (1954) : le fractionnement de l'extrait trichloracétique à 10 p. 100 se fait sur un échangeur d'anions type basique fort (Dowex 1) qui donne d'une part les nucléosides (effluent), d'autre part, après élution à l'acide formique dont la concentration varie de 0 à 4 N puis au formiate d'ammonium de 0 à N, les nucléotides.

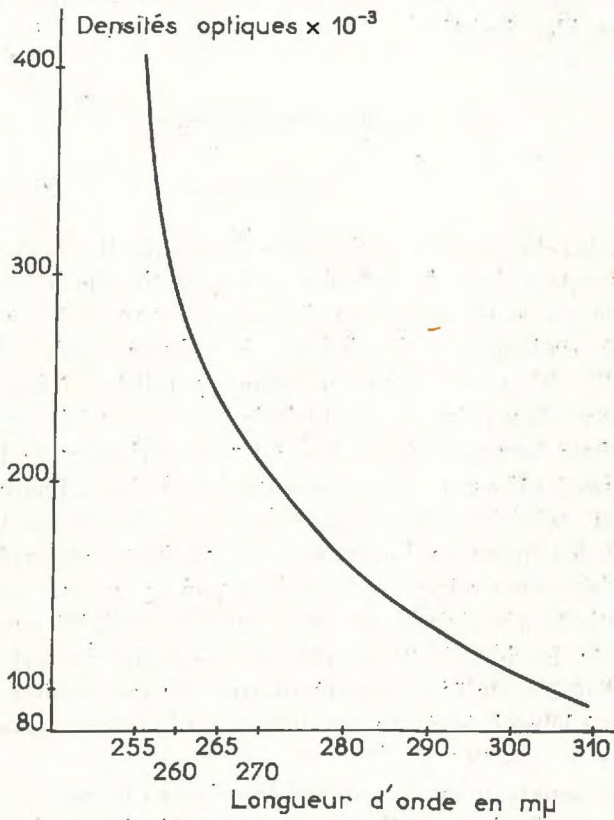


Fig. 50. — Courbe d'absorption des excretions radicellaires du Blé-en lumière ultraviolette (par *FYLGIA* cultivée aseptiquement dans une solution nutritive minérale jusqu'à la fin du tallage).

Après lyophilisation de la solution, extraction par l'acide trichloracétique à 10 p. 100 éliminé ensuite par l'éther, on détermine le spectre d'absorption de la phase aqueuse; il correspond à des traces de nucléotides.

2° — RÉSULTATS

Il y a trop de faibles quantités de nucléotides libres pour permettre leur identification.

VI. Facteurs de croissance

1° — TECHNIQUES

On recherche certaines vitamines du groupe B par les méthodes microbiologiques dont le principe est très simple et basé sur le travail bien connu de SCHOPFER (1935) : dans un milieu où un seul facteur de croissance fait défaut, le micro-organisme exigeant est incapable de se multiplier; l'addition, au milieu, du facteur requis suffit à assurer la reprise de la multiplication. Au voisinage des doses limites actives, lorsque celles-ci restent sous-optimales, le développement est proportionnel à la concentration du métabolite essentiel en question, celui-ci constituant le facteur limitant du développement. Cette loi de proportionnalité reste applicable quand la réponse du micro-organisme réactif est évaluée par la mesure d'une quelconque activité physiologique (par exemple l'acidité produite par les ferments lactiques). Pour chaque méthode, il faut définir :

— un milieu de base apportant tous les métabolites essentiels nécessaires à la croissance de la souche, sauf le facteur faisant l'objet du dosage;

— une souche microbienne stable exigeant le facteur considéré;

— une méthode de mesure permettant l'évaluation quantitative de la réponse du micro-organisme test à des doses variables du facteur étudié. Il est nécessaire de faire chaque fois une courbe étalon avec des quantités variables croissantes du facteur à doser à laquelle on compare l'essai, chaque échantillon étant examiné à plusieurs dilutions différentes préparées au moins en double. Une excellente mise au point des diverses techniques est donnée par ADRIAN (1956). L'extraction des vitamines du groupe B se fait en solution aqueuse à partir du lyophilisat. Les techniques et les résultats sont groupés dans le tableau XXXVIII.

TABLEAU XXXVIII

DOSAGE DES VITAMINES DU GROUPE B DANS LES EXCRÉTIIONS RADICELLAIRES D'UNE CULTURE ASEPTIQUE DE BLÉ (*var. Fylgia*) MENÉE JUSQU'À LA FIN DU TALLAGE

VITAMINES	TECHNIQUE EMPLOYÉE	MICRO-ORGANISME TEST	RÉPONSE	TENEUR PAR LITRE DE SOLUTION NUTRITIVE
Thiamine ou B ₁	SCHULTZ, ATKIN et FREY (1942)	<i>Saccharomyces cerevisiæ</i>	Dégagement de CO ₂	0
Riboflavine ou B ₂	SNELL et STRONG (1939)	<i>Lactobacillus casei</i> ATTC 74-69	Acide lactique produit	0
Niacine ou PP	KREHL, STRONG et ELVEHJEM (1943)	<i>Lactobacillus arabinosus</i> 17-5	Acide lactique produit	0
Acide pantothénique	PENNINGTON, SNELL et WILLIAMS (1940)	<i>Lactobacillus casei</i> ATTC 74-69	Acide lactique produit	0
Pyridoxine } Pyridoxal } Pyridoxamine } Vitamine B ₆	ATKIN, SCHULTZ, WILLIAMS et FREY (1943)	<i>Saccharomyces carlsbergensis</i> ATTC 42-28	Croissance par néphé- métrie	0
Vitamine B ₁₂	CALET et RÉRAT (1954)	<i>Escherichia coli</i> 113-3	Croissance par néphé- métrie	0
Biotine	LYNES et NORRIS (1948)	<i>Lactobacillus arabinosus</i> 17-5	Acide lactique produit	0

2° — RÉSULTATS

Ils sont tous négatifs. Les racines du Blé var. *Fylgia* cultivé aseptiquement dans une solution nutritive minérale jusqu'à la fin du tallage n'excrètent pas de vitamines du groupe B.

VII. Facteurs responsables de l'inhibition des Bactéries
cellulolytique aérobies

A la fin du tallage et lors de l'épiaison, on a remarqué qu'il y avait une inhibition totale de la microflore cellulolytique aérobie dans la *rhizosphère proche*. On peut se demander si ce fait n'est pas dû à la présence de substances inhibitrices dans les excréctions radicellaires du Blé. On est donc amené à les rechercher.

1° — TECHNIQUE

Elle consisté à préparer des plaques de silico-gel imprégné d'une solution minérale additionnée d'une certaine quantité du lyophilisat des excréctions radicellaires (0,5, 1 et 2 g) et recouvertes d'une feuille de papier filtre selon la technique décrite plus haut (p. 105). On les ensemece :

- soit avec des souches pures isolées du limon argileux (*Cytophaga rubra* et *Cellvibrio ochracea*);
- soit avec des grains de terre.

On fait un témoin avec la solution minérale vierge lyophilisée dans les mêmes conditions (1).

2° — RÉSULTATS

Il n'y a aucun ralentissement de la croissance des souches pures. Par contre, les plaques ensemeccées avec des grains de terre sont recouvertes de Champignons, ce qui est à rapprocher des observations faites dans l'étude de la rhizosphère artificielle où le même

(1) On emploie trois boîtes par essai, y compris le témoin.

phénomène a été observé. Il est donc peu probable que cette inhibition soit liée directement à la présence de substances inhibitrices; on met en cause plutôt l'envahissement par des Champignons appartenant à des espèces variées, grâce à l'apport d'aliments facilement métabolisables contenus dans le lyophilisat. Ce phénomène ne se produit pas avec la solution minérale témoin incorporée dans les mêmes conditions.

L'excrétion abondante d'acides organiques favorise certainement la prolifération de ces Champignons.

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE

L'étude de l'excrétion de substances organiques par les racines du Blé présente un double intérêt :

— pratique, car la connaissance de la libération par les racines de produits toxiques, stimulants ou essentiels pour les autres plantes associées ou successives, ou pour la microflore tellurique, pourrait contribuer à améliorer les conditions de culture;

— scientifique pour la compréhension des relations entre les divers micro-organismes saprophytes ou pathogènes vivant au contact même des racines et participant à la physiologie de la plante.

Il y a malheureusement peu de travaux précis par suite de la principale difficulté technique qui consiste à essayer de séparer les excréments radicellaires, les cellules exfoliées et les racines mortes. Cependant, quand on réalise une culture aseptique de Blé jusqu'à la fin du tallage dans les conditions expérimentales décrites plus haut (p. 182 et 183), la limpidité absolue du milieu nutritif, l'état sanitaire parfait des racines permettent d'admettre, en première approximation, que seules les excréments radicellaires sont recueillies après filtration. Après les avoir incorporées dans de la terre de jachère mise ensuite à incuber, les analyses microbiologiques montrent l'image d'une *rhizosphère artificielle* ayant des caractéristiques voisines de celles de la *rhizosphère naturelle* d'une même plante cultivée dans la même terre. On peut donc conclure que, sauf pour les *Azotobacter* qui ne sont,

pas stimulés dans ces conditions, les excréctions radicellaires du Blé sont responsables de l'effet rhizosphère à la fin du tallage, ce qui est corroboré par le fait que, dans une culture en pots, après le flétrissement et la mort de la plante, on n'observe jamais d'effet rhizosphère notable, bien que les racines mortes soient rapidement métabolisées.

L'étude biochimique succincte des excréctions radicellaires du Blé obtenues dans les mêmes conditions expérimentales montre qu'il y a un assez grand nombre de substances en quantité relativement plus importante que la bibliographie ne pouvait le laisser prévoir. En effet, ROVIRA (1956), après avoir cultivé aseptiquement de l'Avoine pendant vingt et un jours, met en évidence des acides aminés, des oses et des traces de produits absorbant les ultra-violets, mais à des doses faibles, de l'ordre de quelques dizaines de microgrammes par plante. Au contraire, dans le cas du Blé à la fin du tallage, l'expérience montre qu'il y a par plante une libération de 20 milligrammes d'acides gras volatils (avec 65 % d'acide acétique), d'environ 2 milligrammes d'acides aminés et de quelques dixièmes de milligramme d'oses et d'acides organiques accompagnés de traces de nucléotides : ce sont surtout des molécules de faible poids moléculaire que l'on retrouve en quantités appréciables. Il serait intéressant de connaître le mécanisme de cette fonction physiologique apparemment normale. Si l'étude de l'excrétion des sels minéraux par les racines a été relativement poussée, comme le montre une revue bibliographique de HELDER (1956), celles des matières organiques l'est beaucoup moins, et l'on se demande quelles sont les relations entre l'excrétion et le métabolisme. LUNDEGARDH (1946) considère cette excrétion comme une simple perte de substances, mais il faut remarquer que, dans son expérimentation, les tissus sont lésés après l'excision des racines, les substances organiques libérées pouvant alors provenir des cellules détruites. Une tentative intéressante pour expliquer le phénomène est celle de THIMANN et CHRISTIANSEN (1950) : ces auteurs font des cultures de fragments de tiges de Pois; ils stimulent la culture par l'acide indole acétique, puis la bloquent par l'iodacétate; à ce moment les cellules libèrent une partie de leur contenu (des oses, principalement du glucose, des acides organiques, quelques lipides et des acides aminés) correspondant aux constituants cellulaires

aisément diffusibles. Ils supposent que l'iodacétate augmente la perméabilité cellulaire. D'autre part, KATZNELSON, ROUATT et PAYNE (1955) montrent que l'alternance de la dessiccation et de l'humidification stimule fortement la libération d'acides aminés et de composés réducteurs par les racines du Pois et du Blé cultivés aseptiquement.

D'ailleurs plusieurs auteurs, comme PRESTON (1954), LINDER (1958) et leurs collaborateurs, démontrent, à l'aide de diverses substances organiques (α -méthoxy-phénylacétate, 2, 3, 6-trichlorobenzoate et 2, 3, 5, 6-tétrachlorobenzoate) mises par aspersion au contact des feuilles d'une plante, qu'il y a un véritable transport dû à des mécanismes liés à des phénomènes communs, car il les retrouvent dans les excréctions radicellaires des plantes voisines.

On peut donc estimer que l'excrétion est bien reliée au métabolisme des racines et il semble normal de penser que son mécanisme est soumis, au moins en partie, à des modifications de la perméabilité cellulaire. En fait, les substances excrétées par les racines du Blé au moment du tallage présentent une certaine analogie avec ce que l'on sait du métabolisme de la plante à ce stade, d'après CARLES (1955-1957); parmi les acides organiques, le groupe le plus important est celui du cycle citrique et dans celui-ci, l'acide malique en quantité notable, parmi les acides aminés et les amides, l'acide glutamique, l'asparagine, la glutamine, l'alanine et l'acide γ -amino-butérique, parmi les oses, le glucose et le raffinose.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Si les publications concernant l'étude de la rhizosphère sont nombreuses, une grande diversité de techniques, des interprétations différentes de résultats peu nets, voire contradictoires, ne permettent pas d'avoir des conclusions précises; souvent les conditions expérimentales sont mal définies, la valeur statistique des résultats n'étant même pas discutée. Dans les conditions précisées, décrites dans le *chapitre II*, cette thèse étudie l'effet rhizosphère du Blé à divers stades de sa croissance et dégage un certain nombre de faits permettant de mieux comprendre le phénomène, que l'on peut résumer comme suit :

Première partie. — ÉTUDE MICROBIOLOGIQUE DE LA RHIZOSPHÈRE À DIVERS STADES DE LA CROISSANCE DU BLÉ.

1^o *Vis-à-vis des groupes morphologiques* de micro-organismes du sol (Bactéries, Actinomycètes et Champignons), l'effet rhizosphère est toujours stimulant, avec un maximum à la fin du tallage.

Dans la *rhizosphère éloignée*, l'effet stimulant ne s'observe qu'à ce stade, alors que, dans la *rhizosphère proche*, le tallage, l'épiaison et la maturité sont accompagnés d'une action rhizosphère dont le maximum, très élevé à la fin du tallage, est peu durable : elle se stabilise dès l'épiaison à des valeurs bien inférieures. Ces résultats apparaissent nettement distincts de ce que l'on pouvait attendre des conceptions classiques, d'autant plus que les Champignons sont beaucoup plus stimulés que les Actinomycètes ou que les Bactéries, tandis que les autres auteurs, ayant négligé le stade du tallage, indiquaient un ordre inverse (que l'on retrouve ici à l'épiaison).

2^o *Vis-à-vis des groupes physiologiques* étudiés caractérisant les cycles de l'azote et du carbone, l'*effet rhizosphère éloignée* ne se manifeste aussi qu'au moment du tallage. Il est toujours stimulant, presque tous les groupes subissent son action éphémère qui disparaît à l'épiaison. Il varie parallèlement à l'*effet rhizosphère proche*, mais

d'une façon très atténuée, prouvant l'étroitesse de la zone d'action des racines dans le sol, car les conditions expérimentales amenaient une forte densité de racines par rapport à la terre. L'*effet rhizosphère proche* est soit stimulant, en général, soit inhibiteur dans le cas des Bactéries cellulolytiques aérobies; d'autre part son maximum apparaît toujours à la fin du tallage, au début de la « montée », qui représente un stade particulièrement intéressant dans l'étude de l'effet rhizosphère, contrairement aux travaux antérieurs qui avaient situé l'action maximum lors de l'épiaison. Cet effet disparaît assez rapidement et à maturité, même longtemps après, il est limité à quelques groupes et son intensité est faible.

3° Pour une même variété de Blé, dans des sols distincts, les rapports R/S caractérisant l'effet rhizosphère varient en sens inverse de la teneur en micro-organismes de la terre d'expérience; si celle-ci est trop élevée, l'*effet rhizosphère éloignée* peut être masqué.

4° Dans un même sol, avec des variétés ayant des aptitudes au tallage différentes, l'effet rhizosphère est fonction du tallage; si la variété étudiée ne talle pas, il n'y a plus aucune action décelable dans la *rhizosphère éloignée*. Dans le cas d'une même variété semée dans des conditions telles que le tallage soit plus ou moins important, l'effet rhizosphère varie comme le tallage : plus les talles sont nombreuses, plus les rapports R/S sont élevés.

Deuxième partie. — ÉTUDE DES EXCRÉTIONS RADICELAIRES DU BLÉ À LA FIN DU STADE DU TALLAGE.

5° Les excréments radicellaires de la variété *Fylgia* cultivée aseptiquement dans une solution minérale jusqu'à la fin du tallage, incorporées dans un limon argileux, réalisent, après incubation, une *rhizosphère artificielle* ayant des caractéristiques intermédiaires entre la *rhizosphère éloignée* et la *rhizosphère proche* d'une même plante cultivée dans la même terre jusqu'au même stade. La limpidité du milieu nutritif, l'état sanitaire parfait des racines laissent penser que l'exfoliation est réduite au minimum; la filtration ayant retenu les débris cellulaires, on peut admettre que

seules les excréations radicellaires sont responsables de ce phénomène. Le métabolisme des substances excrétées met en jeu les diverses microflores, mais l'action n'est pas explosive, elle est douce et progressive et se maintient assez longtemps. Comme, d'autre part, il n'y a pas d'effet rhizosphère net après le flétrissement et la mort de la plante, celui-ci peut s'expliquer presque uniquement par l'action des excréations radicellaires.

En effet, ici les *Azotobacter* ne présentent aucune stimulation, ce qui peut laisser penser que le métabolisme des cellules exfoliées joue un rôle dans le cas des *Azotobacter* de la rhizosphère, peut-être par la libération de molécules trop grosses pour être excrétées, apportant des métabolites essentiels.

6° L'étude biochimique des excréations radicellaires de la variété *Fylgia* cultivée dans les mêmes conditions montre qu'il y a un assez grand nombre de substances en quantité relativement importante. Ainsi, par plante, on trouve 20 milligrammes d'acides gras volatils (dont 65 % d'acide acétique), 2 milligrammes d'acides aminés (constitués de treize acides aminés et amides différents) et quelques dixièmes de milligramme d'oses et d'acides organiques accompagnés de traces de nucléotides. Ce sont surtout des molécules de faible poids moléculaire retrouvées aussi dans le métabolisme de la plante à ce stade : parmi les acides organiques, le groupe le plus important est celui du cycle citrique et, dans celui-ci, l'acide malique en quantité notable, parmi les acides aminés et les amides, la proline, l'acide glutamique, l'asparagine, la glutamine, l'alanine et l'acide γ -amino-butérique, parmi les oses, le glucose et le raffinose. Par contre, il n'y a pas de vitamines du groupe B dans les excréations radicellaires du Blé.

Les résultats acquis dans ce travail permettent d'émettre les hypothèses suivantes qui complètent les arguments apportés par l'école canadienne (LOCHHEAD et coll., 1938 à 1957) sur les groupes nutritionnels de Bactéries dans la rhizosphère.

Ces excréations radicellaires, par leur apport énergétique, conduisent à un développement intense des Bactéries ammonifiantes qui, après libération d'ammoniac, stimulent les nitrificateurs; en présence d'azote nitrique, les Bactéries dénitrifiantes sont activées.

La décomposition des substances organiques rapidement utilisées comme l'amidon est accompagnée par l'attaque des matières celluloses (amidon et cellulose provenant des cellules exfoliées). Il y a alors une prolifération abondante de Champignons favorisée par l'excrétion d'acides organiques : ce phénomène expliquant l'inhibition des Bactéries cellulolytiques aérobies.

Donc, au voisinage des racines du Blé, à la fin du tallage, l'excrétion abondante de molécules diverses met en jeu tout un cycle de processus microbiologiques dont la signification physiologique n'est pas toujours exactement connue, mais qui ont un rôle important du point de vue agronomique. Ainsi, les micro-organismes de la rhizosphère activent certainement le **métabolisme de l'azote** (fixation, ammonification, nitrification et dénitrification), particulièrement à la fin du tallage, quand le Blé a des besoins nutritifs considérables. Leur action solubilisante vis-à-vis des éléments minéraux s'ajoute à celle propre aux racines (dégagement de gaz carbonique et excrétion d'acides organiques). Ils jouent aussi probablement un rôle de mise en réserve dans le protoplasma bactérien de substances cellulaires qui serviront ensuite à la nutrition des plantes.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAM (E. P.), 1949. — Substances from seed plants. *Oxford University Press* ed., London.
- ADATI (M.), 1939. — Untersuchungen über die Rhizosphäre der Pflanzen. *J. Soc. Trop. Agr.* (Taiwan), 11, 57. [Publication non consultée : d'après KATZNELSON (H.), LOCHHEAD (A. G.) et TIMONIN (N. J.), 1948. Soil organisms and the rhizosphere. *Bot. Rev.*, 14, 543.]
- ADRIAN (J.), 1956. — Méthodes de dosage des principales vitamines hydrosolubles. *Ann. Zootech.*, 4, 295.
- AGNIHOKHRUDU (V.), 1955. — State in which Fungi occur in the Rhizosphere. *Naturwissenschaften*, 42, 515.
- ALLISON (F. E.), 1947. — *Azotobacter* inoculation of crops : I. Historical. *Soil Sci.*, 64, 413.
- ATKIN (L.), SCHULTZ (A. S.), WILLIAMS (W. L.) et FREY (C. N.), 1943. — Yeast microbiological methods for determination of vitamins. Pyridoxine. *Ind. Eng. Chem., Anal. Ed.*, 15, 141.
- AUGIER (J.), 1956. — A propos de la numération des *Azotobacter* en milieu liquide. *Ann. Inst. Pasteur*, 91, 759.
- BALICKA (N.), 1958. — Activité biologique comparée des rhizosphères du Seigle et de la Vesce en culture pure ou mixte. *Ann. Inst. Pasteur*, 95, 480.
- BALLS (A. K.), 1946. — Bacterial fertilization for field crops. *Food Ind.*, 18, 204.
- BARJAC (H. DE), 1952. — La puissance dénitrifiante du sol. Mise au point d'une technique d'évaluation. *Ann. Inst. Pasteur*, 83, 207.
- BARJAC (H. DE) et CHALVIGNAC (M. A.), 1954. — Nouvel essai sur la détermination du pouvoir amylolytique. *Ann. Inst. Pasteur*, 87, 85.
- BARJAC (H. DE) et POCHON (J.), 1953. — Titrage du pouvoir ammonifiant de la micro-flore des sols. *Ann. Inst. Pasteur*, 85, 82.
- BARKER (H. A.) et BROYER (T. C.), 1942. — Notes on the influence of microorganisms on growth of squash plants in water culture with particular reference to manganese nutrition. *Soil Sci.*, 53, 467.
- BARTHEL (C.), 1919. — *C. R. Acad. Sci. Suède, Inst. Nobel*, 5, 20. [Publication non consultée : d'après WINOGRADSKY (S.), 1925. — Études sur la microbiologie du sol. I. Sur la méthode. *Ann. Inst. Pasteur*, 39, 299.]
- BELJERINCK (M. W.), 1901. — Ueber oligonitrophile Mikroben. *Centr. Bakteriol. Parasitenk. Abt. II*, 7, 561.
- BELJERINCK (M. W.) et VAN DELDEN (A.), 1902. — Ueber die Assimilation des freien Stickstoffs durch Bakterien. *Centr. Bakteriol. Parasitenk. Abt. II*, 9, 3.
- BEREZOVA (F. F.), 1941. — Microflore de la rhizosphère du Lin (en russe). *Mikrobiologiya*, 10, 913.
- BEREZOVA (F. F.), 1946. — Dissertation. Moskva. [Publication non consultée : d'après PANTOS (G.), 1956. — *Rapp. VI^e Congr. Intern. Sci. Sol, Paris*, 3, 237.]
- BHUVANESWARI (K.) et SUBBA RAO (N. S.), 1957. — Root exudates in relation to the rhizosphere effect. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 45, 299.
- BLAIR (I. D.), 1945. — Techniques in soil fungus studies. *New Zealand J. Sci. Technol.* A, 26, 258.
- BLAIR (I. D.), 1951. — Microorganisms and plant growth. *Lincoln College, N. Z., Techn. Publ.*, n° 5.
- BLANCHARD (F. A.) et DILLER (V. M.), 1950. — Technique for growing plants with roots on a sterile medium. *Plant. Physiol.*, 25, 267.
- BOND (G.) et BOYES (J.), 1939. — Nitrogenous excretion from root nodules. *Nature*, 144, 946.
- BORODULINA (U. S.), 1941. — Prolifération de la microflore naturelle de la graine sur les racines des plantes cultivées et action de la bactérisation des graines (en russe). *Mikrobiologiya*, 10, 924.
- BREAZEAL (J. F.), 1924. — Injurious after effects of *Sorghum*. *J. Am. Soc. Agron.*, 16, 689.

- BREED (R. S.), MURRAY (E. G. D.) et HITCHENS (A. P.), 1948. — Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 6^e édition, Williams et Wilkins ed., Baltimore.
- BRIERLY (W. P.), JEWSON (S. T.) et BRIERLY (M.), 1928. — The quantitative study of soil fungi. *Proc. First Intern. Cong. Soil Sci.*, 3, 48.
- BROWN (P. E.), 1912. — Bacteriological studies of field soils. II. The effect of continuous cropping and various rotations. *Iowa Agr. Expt. Stat., Res. Bull.*, 6.
- BROWN (R.), ROBINSON (E.) et JOHNSON (A. W.), 1949. — The effect of *d*-xylocetose and certain root exudates in extension growth. *Proc. Roy. Soc. (London) B*, 136, 577.
- BUBLITZ (W.), 1953. — Ueber die keinhemmende Wirkung der Fichtenstreu. *Naturwissenschaften*, 40, 275.
- BUKATSCH (F.) et HEITZER (J.), 1952. — Beiträge zur Kenntnis der Physiologie von Azotobakter. *Arch. Mikrobiol.*, 17, 79.
- BURKHARD (F.), 1957. — Excrétion d'acides aminés et d'amides dans le milieu nutritif par les racines d'*Helianthus annuus* (en allemand). *Planta*, 49, 210.
- BUXTON (E. W.), 1957. — Some effects of pea root exudates on physiologic races of *Fusarium oxysporum*. *Brit. Mycol. Soc. Trans.*, 40, 145.
- CALET (C.) et RERAT (R.), 1954. — Dosage microbiologique de la vitamine B₁₂. *Ann. Zootech.*, 3, 247.
- CALUM (C. I.), RAISTRICK (H.) et TODD (A. R.), 1949. — The potato eelworm hatching factor. *Biochem. J.*, 45, 573.
- CARLES (J.), 1957. — Les glucides du Blé. *C. R. Acad. Sci.*, 241, 1329.
- CARLES (J.), 1957. — Les acides aminés libres du Blé. *C. R. Acad. Sci.*, 244, 110.
- CARLES (J.) et BOURGUET (M.), 1955. — Les acides organiques du Blé. *C. R. Soc. Biol.*, 111, 383.
- CHASE (F. E.) et GRAY (P. H. H.), 1953. — Use of the Warburg respirometer to study microbial activity in soils. *Nature*, 171, 481.
- CHEFTEL (R. I.), MUNIER (R.) et MACHEBŒUF (M.), 1951. — Microchromatographie sur papier des acides aliphatiques hydrosolubles et non volatils. I. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 33, 840.
- CHEFTEL (R. I.), MUNIER (R.) et MACHEBŒUF (M.), 1952. — *Idem*. II. Utilisation d'une phase solvante alcaline puis d'une phase solvante acide pour la microchromatographie à deux dimensions. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 34, 380.
- CHOLODNY (N.), 1930. — Ueber eine neue Methode zur Untersuchung der Bodenmikroflora. *Arch. Mikrobiol.*, 1, 620.
- CHOUARD (P.), 1952. — Culture sans sol. *La Maison Rustique*, éd., Paris.
- CHRISTIANSEN (G. S.) et THIMANN (K. V.), 1950. — The metabolism of stem tissue during growth and its inhibition. V. Nature and significance of the exudate. *Arch. Biochem.*, 29, 354.
- CLARK (F. E.), 1939. — Effects of soil amendements upon the bacterial populations associated with roots of wheat. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 42, 91.
- CLARK (F. E.), 1940. — Notes on types of bacteria associated with plant roots. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 43, 75.
- CLARK (F. E.), 1948. — *Azotobacter* inoculation of crops. III. Recovery of *Azotobacter* from the rhizosphere. *Soil Sci.*, 65, 193.
- CLARK (F. E.), 1948. — Rhizosphere microflora as affected by soil moisture changes. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 12, 239.
- CLARK (F. E.), 1949. — Soil microorganisms and plant roots. *Advances in Agron.*, 1, 241.
- CLARK (F. E.) et THOM (C.), 1939. — Effects of organic amendements upon the microflora of the rhizosphere of cotton and wheat. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 4, 230.
- CONTOIS (D. E.), 1953. — Microflora of the rhizosphere of the pineapple plant. *Soil Sci.*, 76, 259.
- COPPIER (O.) et BARJAC (H. DE), 1952. — De la richesse d'un sol en micro-organismes nitrificateurs. *Ann. Inst. Pasteur*, 83, 118.
- CRANNER (B. H.). — Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. *Meldinger Norg. Landbrukhogskole*, 5, 1.
- CREUZBURG (U.), 1928. — Untersuchungen über den Einfluss des Pflanzenbestandes auf das Bakterienleben im Boden. *Landwirtsch. Jahrb.*, 68, 75.
- DASTE (P.), 1950. — L'effet rhizosphère chez le *Triticum sphærococcum*. *Rev. Gen. Bot.*, 57, 685.
- DASTE (P.), 1956. — Recherches sur l'écologie bactérienne dans la rhizosphère de quelques plantes supérieures. *Thèse Sci. Paris*; publiée dans *Rev. Cytol. Biol. Vég.*, 19, suppl. 1, 1958.

- DAWSON (R. E.), DAWSON (V. T.) et MC CALLA (T. M.), 1948. — *Nebraska Agr. Expt. Sta. Res. Bull.*, 155. [Publication non consultée : d'après CLARK (F. E.), 1949. — Soil microorganisms and plant roots. *Advances in Agron.*, 1, 241.]
- DEHAY (C.) et CARRÉ (M.), 1957. — Étude de la composition de quelques excréments radicellaires. *C. R. Acad. Sci.*, 244, 230.
- DELEUIL (G.), 1950. — Mise en évidence de substances toxiques pour les térophytes dans les associations de *Rosmarinus-Ericia*. *C. R. Acad. Sci.*, 230, 1302.
- DEMOLON (A.), 1952. — Principes d'Agronomie. I. Dynamique du Sol. *Dunod* éd., Paris.
- DEMOLON (A.), 1956. — Principes d'Agronomie. II. Croissance des végétaux cultivés. *Dunod* éd., Paris.
- EATON (F. M.) et RIGLER (N. E.), 1946. — Influence of carbohydrate levels and root surface microflora on *Phymatotrichum* root rot in cotton and maize plant. *J. Agr. Research*, 72, 137.
- EISENHART (C.) et WILSON (P. W.), 1943. — Statistical methods and control in Bacteriology. *Bacteriol. Revs.*, 7, 57.
- FAUCONNEAU (G.), 1958. — Les fractions azotées des plantes fourragères : l'azote non protéique (non publié, communication personnelle).
- FEDOROV (M. V.), 1951. — Travaux pratiques de Microbiologie (en russe). Dissertation. Moskva.
- FEDOROV (M. V.) et NEPOMILOVÉV (V. P.), 1954. — Les formes principales de *Rhizobium* de *Phleum pratense* et leur variabilité numérique dans la rhizosphère en fonction des phases du développement de cette plante (en russe). *Mikrobiologiya*, 23, 166.
- FEDOROV (M. V.) et NEPOMILOVÉV (V. P.), 1954. — Multiplication et activité azotofixatrice dans la rhizosphère des herbes vivaces (en russe). *Mikrobiologiya*, 23, 275.
- FEDOROV (M. V.) et PANTOS (D.), 1957. — Caractères physiologiques des Bactéries de la rhizosphère du Blé de printemps. *Doklady Akad. Nauk. S. S. S. R.*, 116, 149.
- FEDOROVSKII (D. V.), 1958. — Excrétion de phosphore et de calcium marqués par les racines dans le sol (en russe). *Pochvovedenie*, 3, 17.
- FORSMAN (B.), 1955. — Thèse. Institut de Botanique physiologique. Université d'Upsala. [Publication non consultée : d'après ROVIRA (A. D.), 1956. — Plant root excretions in relation to the rhizosphere effect. *Plant and Soil*, 7, 179.]
- FRED (E. B.), WHITING (A. L.) et HASTINGS (E. G.), 1926. — *Wisc. Agr. Expt. Sta. Res. Bull.*, 72. [Publication non consultée : d'après CLARK (F. E.), 1949. — Soil microorganisms and plant roots. *Advances in Agron.*, 1, 241.]
- FRED (E. B.), BALDWIN (I. L.) et MC COY (E.), 1932. — Root nodule Bacteria and Leguminous plants. *Univ. Wisconsin Stud. Sci.*, n° 5.
- FRIEDMANN (T. E.), 1938. — Extractions des acides volatils. Élimination des acides formique et lactique par oxydation (en anglais). *J. Biol. Chem.*, 123, 165.
- FRIES (N.) et FORSMAN (B.), 1951. — Quantitative determination of certain nucleic acid derivatives in pea root exsudates. *Physiol. Plantarum*, 4, 410.
- GAINÉY (P. L.), 1946. — *Kansas. Agr. Expt. Sta. Rept.*, 17. [Publication non consultée : d'après CLARK (F. E.), 1949. — Soil microorganisms and plant root. *Advances in Agron.*, 1, 241.]
- GALANTI (M.) et MANIL (P.), 1954. — Action antibiotique d'extraits de plantes supérieures. Quelques observations expérimentales sur le genre *Geranium*. *C. R. Soc. Biol.*, 148, 1892.
- GARRET (S. D.), 1944. — Root disease fungi. *Chronica Botanica Co.*, U. S. A.
- GELTNER (F. V.), 1945. — Effet de la bactérisation des graines sur le rendement et la stabilité de la structure du sol (en russe). *Pochvovedenie*, 8, 421.
- GERRETSEN (F. C.), 1948. — The influence of microorganisms on the phosphate intake by plants. *Plant and Soil*, 1, 51.
- GESLIN (H.), 1944. — Contribution à l'étude du climat du Blé. *Imprimerie Nationale*, Paris.
- GLATHE (H.), BERNSTORFF (C. V.) et ARNOLD (A.), 1954. — Lebensgemeinschaft von Mikroorganismen und höheren Pflanzen im Bereich der Rhizosphäre. *Zentr. Bakteriol. Parasitenk. Abt. II*, 107, 481.
- GORING (C. A. I.) et CLARK (F. E.), 1949. — Influence of crop growth on mineralization of nitrogen in the soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 13, 261.
- GRAF (G.), 1930. — Ueber den Einfluss des Pflanzenwachstums auf die Bakterien im Wurselbereich. *Zentr. Bakteriol. Parasitenk. Abt. II*, 82, 44.
- GRAY (P. H. H.) et WALLACE (R. H.), 1957. — Correlation between bacterial numbers and carbon dioxide in a field soil. *Can. J. Microbiol.*, 3, 191.

- GREAVES (J. E.), 1918. — Azofication. *Soil Sci.*, **6**, 163.
- GUYOT (L.), GUILLEMAT (J.) et MONTEGUT (J.), 1955. — De l'effet biostatique sélectif exercé par certaines plantes phytotoxiques sur la microflore du sol. *Ann. Epiphyt.*, **C**, **2**, 119.
- GYLLENBERG (H. G.), 1955. — The rhizosphere effect of graminaceous plants in virgin soils. *Physiol. Plantarum*, **8**, 644.
- GYLLENBERG (H. G.), 1956. — *Idem* II. Nutritional characteristics of non-sporogenous bacteria associated with the roots. *Physiol. Plantarum*, **9**, 119.
- GYLLENBERG (H. G.) et HANIOJA (P.), 1956. — *Idem* III. Comparison with the effect of other plants. *Physiol. Plantarum*, **9**, 441.
- GYLLENBERG (H. G.), 1957. — Seasonal variation in the composition of the bacterial soil flora in relation to plant development. *Can. J. Microbiol.*, **3**, 131.
- HABERLANDT (G.), 1914. — Physiological plant anatomy. *Macmillan* ed., London.
- HAYWARD (H. E.), 1938. — The structure of economic plants. *Macmillan* ed., London.
- HELDER (R. S.), 1956. — The loss of substances by cells and tissues. *Encyclopedia of plant physiology*. Springer ed., Berlin.
- HELLRIEGEL (H.) et WILFARTH (H.), 1888. — Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. *Beilageheft Ztschr. Ver. Rubenzucker. Industrie Dent. Reichs.* [Publication non consultée : d'après POSCHENRIEDER (H.), 1929. — Ueber die Azotobakterfähigkeit einiger Kruziferenböden. *Centr. Bakteriol. Parasitenk. Abt. II*, **79**, 722.]
- HILDEBRAND (A. A.) et WEST (P. M.), 1941. — Strawberry root-rot in relation to microbiological changes induced in root-rot soil by the incorporation of certain cover crops. *Can. J. Research*, **C**, **19**, 183.
- HILTNER (L.), 1904. — Ueber neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Gründung und Brache. *Arb. Deut. Landw. Ges.*, **98**, 59.
- HIRST (E. L.) et JONES (J. K. R.), 1949. — Chromatographic analyses. *Discuss. Faraday Soc.*, **7**, 268.
- HUBBEL (D. S.) et CHAPMAN (J. E.), 1946. — The genesis of structure in two calcareous soils. *Soil Sci.*, **62**, 271.
- HULPOI (N.), 1936. — Demonstration von Mikroorganismen der Rhizosphäre vermittels der Aufwuchsplattenmethode nach Cholodny. *Arch. Mikrobiol.*, **7**, 579.
- HURLBERT (R. B.) et POTTER (van R.), 1954. — Nucleotide metabolism. II. Chromatographic separation of acid-soluble nucleotides. *J. Biol. Chem.*, **209**, 23.
- ISAKOVA (A. A.), 1936. — Sur le problème de la nature de l'action des micro-organismes des bactériorhizes des plantes (en russe). *Doklady Akad. Nauk. S. S. R.*, **13**, 429.
- ISAKOVA (A. A.) et SMIRNOVA (A.), 1937. — Influence des divers complexes microbiens des bactériorhizes sur la croissance des plantes supérieures (en russe). *Doklady Akad. Nauk. S. S. R. R.*, **14**, 397.
- JACKSON (M. L.), MACKIE (W. Z.) et PENNINGTON (R. P.), 1947. — Electron microscope in soils research. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **11**, 57.
- JAMES (A. T.) et MARTIN (P. J.), 1951. — Gas liquid partition chromatography : the separation and micro estimation of volatile fatty acids from formic acid to dodecanoic acid. *Biochem. J.*, **50**, 679.
- JENSEN (H. L.), 1934. — Contribution to the microbiology of Australian soils. I. Numbers of microorganisms in soil, and their relation to certain external factors. *Proc. Linnean Soc. N. S. Wales*, **59**, 101.
- JENSEN (H. L.), 1940. — Contribution to the nitrogen economy of Australian wheat soils with particular reference to New South Wales. *Proc. Linnean Soc. N. S. Wales*, **65**, 122.
- JENSEN (H. L.), 1942. — Bacterial treatments of non-leguminous seeds as an agricultural practice. *Australian J. Sci.*, **4**, 117.
- JENSEN (H. L.), 1951. — The soil microflora in its general relation to plant growth. *J. Sci. Agr. Soc. Finland.*, **23**, 127.
- JONARD (P.), 1949. — Le tallage chez le Blé. *Bull. Tech. Inf. Ing. Serv. Agri.*, **41**, 357.
- JONARD (P.), 1951. — Les Blés tendres cultivés en France. *I. N. R. A. éd.*, Paris.
- KANDLER (O.), 1951. — Papierchromatographischer Nachweis der Aminosäureausscheidung *in vitro* Kultivierter Maiswurzeln. *Z. Naturforsch.*, **66**, 437.
- KATZNELSON (H.), 1946. — The rhizosphere effect of mangels on certain groups of microorganisms. *Soil Sci.*, **62**, 343.
- KATZNELSON (H.), LOGHHEAD (A. G.) et TIMONIN (M. I.), 1948. — Soil microorganisms and the rhizosphere. *Bot. Rev.*, **14**, 543.

- KATZNELSON (H.) et RICHARDSON (L. T.), 1943. — The microflora of the rhizosphere of tomato plants in relation to soil sterilization. *Can. J. Research*, C, 21, 249.
- KATZNELSON (H.) et RICHARDSON (L. T.), 1948. — Rhizosphere studies and associated microbiological phenomena in relation to strawberry root rot. *Sci. Agric.*, 28, 293.
- KATZNELSON (H.), ROUATT (J. W.) et PAYNE (T. M. B.), 1954. — Liberation of amino-acids by plants roots in relation to desiccation. *Nature*, 174, 1100.
- KATZNELSON (H.), ROUATT (J. W.) et PAYNE (T. M. B.), 1955. — Liberation of amino-acids and reducing compounds by plant roots. *Plant and Soil*, 7, 35.
- KATZNELSON (H.), ROUATT (J. W.) et PAYNE (T. M. B.), 1956. — Recent studies on the microflora of the rhizosphere. *Rapp. VI^e Congr. Intern. Sci. Sol, Paris*, 3, 151.
- KATZNELSON (H.) et WALLACE (R. H.), 1947. — [Non publié : d'après KATZNELSON (H.), LOCHHEAD (A. G.) et TIMONIN (M. I.), 1948. — Soil microorganisms and the rhizosphere. *Bot. Rev.*, 14, 543.]
- KAUFFMANN (J.) et BOQUET (G.), 1951. — Nouvelle méthode de détermination du pouvoir nitrificateur d'une terre. *Ann. Inst. Pasteur*, 81, 667.
- KNUDSON (L.), 1920. — The secretion of invertase by plant roots. *Am. J. Botany*, 7, 371.
- KNUDSON (L.) et SMITH (R. S.), 1919. — Secretion of amylase by plant roots. *Bot. Gaz.*, 68, 460.
- KOSTYCHEV (S. P.), SHELOUMOVA (A.) et MENKINA (P.), 1926. — Caractéristiques microbiennes des sols du Sud (en russe). *Proc. Inst. Microbiol.*, 1. [Publication non consultée : d'après KATZNELSON (H.), LOCHHEAD (A. G.) et TIMONIN (M. I.), 1948. — Soil microorganisms and the rhizosphere. *Bot. Rev.*, 14, 543.]
- KRASSILNIKOV (N. A.), 1934. — Influence des excréments radicellaires sur la croissance des *Azotobacter* et d'autres micro-organismes du sol (en russe). *Mikrobiologiya*, 3, 343.
- KRASSILNIKOV (N. A.), 1940. — Action des micro-organismes sur la croissance des plantes (en russe). *Mikrobiologiya*, 9, 395.
- KRASSILNIKOV (N. A.), 1944. — La masse bactérienne de la rhizosphère des plantes (en russe). *Mikrobiologiya*, 13, 144.
- KRASSILNIKOV (N. A.), 1944. — Microflore du sol et influence des plantes (en russe). *Mikrobiologiya*, 13, 187.
- KRASSILNIKOV (N. A.), 1944. — Activités phytohormonale des Bactéries du sol (en russe). *Doklady Akad. Nauk. S. S. S. R.*, 45, 80.
- KRASSILNIKOV (N. A.), 1954. — Antagonismes microbiens et substances antibiotiques comme facteurs de résistance des plantes aux infections (en russe). *Doklady Akad. Nauk. S. S. S. R.*, 94, 1177.
- KRASSILNIKOV (N. A.), KRIS (A. E.) et LITVINOV (M. A.), 1936. — Caractéristiques microbiologiques de la rhizosphère des plantes cultivées (en russe). *Mikrobiologiya*, 5, 87.
- KRASSILNIKOV (N. A.), KRIS (A. E.) et LITVINOV (M. A.), 1936. — Action du système radicellaire sur la microflore du sol (en russe). *Mikrobiologiya*, 5, 270.
- KRASSILNIKOV (N. A.) et NIKITINA (N. I.), 1945. — Action de la décomposition des racines sur la composition de la microflore du sol (en russe). *Pochvovedenie*, 2, 131.
- KREHL (W. A.), STRONG (F. M.) et ELVEHJEM (C. A.), 1943. — Determination of nicotinic acid. *Ind. Eng. Chem. Anal. Ed.*, 15, 471.
- KUBIENA (W. L.), 1938. — Micropedology. [Publication non consultée : d'après KATZNELSON (H.), LOCHHEAD (A. G.) et TIMONIN (M. I.), 1948. — Soil microorganisms and the rhizosphere. *Bot. Rev.*, 14, 543.]
- LEMOIGNE (M.), MONTGUILLON (P.) et DESVEAUX (R.), 1938. — Recherches sur le rôle biologique de l'hydroxylamine. VII. Utilisation de l'hydroxylamine par les végétaux supérieurs. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 20, 441.
- LEMOIGNE (M.), 1955. — (Non publié, communication personnelle.)
- LINDER (P. J.), CRAIG (J. C.), COOPER (F. E.) et MITCHELL (J. W.), 1958. — Movement of 2, 3, 6-trichlorobenzoic acid from one plant to another through their root systems. *J. Agr. Food Chem.*, 6, 356.
- LINFORD (M. B.), 1940. — A miniature root-observation box. *Phytopath.*, 30, 348.
- LINFORD (M. B.), 1942. — Methods of observing soil flora and fauna associated with roots. *Soil Sci.*, 53, 93.
- LIPMAN (J. G.) et BROWN (P. E.), 1910. — Media for the quantitative estimation of soil bacteria. *Centr. Bakteriolog. Parasitenk., Abt. II*, 25, 447.
- LIPMAN (J. G.) et STARKEY (R. L.), 1935. — Broad relationship between microorganisms and soil fertility. *N. J. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 595.

- LOCHHEAD (A. G.), 1938. — [Non publié : d'après KATZNELSON (H.), LOCHHEAD (A. G.) et TIMONIN (M. I.), 1948. — Soil microorganisms and the rhizosphere. *Bot. Rev.*, 14, 543.]
- LOCHHEAD (A. G.), 1940. — Qualitative studies of soil microorganisms III. Influence of plant growth on the character of the bacterial flora. *Can. J. Research*, C, 18, 42.
- LOCHHEAD (A. G.), 1952. — Soil Microbiology. *Ann. Rev. Microbiol.*, 6, 185.
- LOCHHEAD (A. G.), 1957. — Qualitative studies of soil microorganisms. XV. Capability of the predominant bacterial flora for synthesis of various growth factors. *Soil Sci.*, 84, 395.
- LOCHHEAD (A. G.) et BURTON (M. O.), 1953. — An essential bacterial growth factor produced by microbial synthesis. *Can. J. Botany*, 31, 7.
- LOCHHEAD (A. G.) et BURTON (M. O.), 1955. — Qualitative studies of soil microorganisms. XII. Characteristics of vitamin B₁₂-requiring bacteria. *Can. J. Microbiol.*, 1, 319.
- LOCHHEAD (A. G.) et BURTON (M. O.), 1956. — Importance of soil extract for the enumeration and study of soil bacteria. *Rapp. VI^e Congr. Intern. Sci. Sol, Paris*, 3, 157.
- LOCHHEAD (A. G.) et BURTON (M. O.), 1956. — Incidence in soil of bacteria requiring vitamin B₁₂ and the terregens factor. *Soil Sci.*, 82, 237.
- LOCHHEAD (A. G.) et BURTON (M. O.), 1957. — Qualitative studies of soil microorganisms. XIV. Specific vitamin requirements of the predominant bacterial flora. *Can. J. Microbiol.*, 3, 35.
- LOCHHEAD (A. G.) et CHASE (F. E.), 1943. — Qualitative studies of soil microorganisms. V. Nutritional requirements of the predominant bacterial flora. *Soil Sci.*, 55, 185.
- LOCHHEAD (A. G.) et THEXTON (R. H.), 1947. — Qualitative studies of soil microorganisms. VII. The rhizosphere effect in relation to the amino acid nutrition of bacteria. *Can. J. Research*, C, 25, 20.
- LOCHHEAD (A. G.) et THEXTON (R. H.), 1951. — Vitamin B₁₂ as a growth factor for soil bacteria. *Nature*, 167, 1034.
- LOCHHEAD (A. G.) et THEXTON (R. H.), 1952. — Qualitative studies of soil microorganisms. X. Bacteria requiring vitamin B₁₂ as growth factor. *J. Bacteriol.*, 63, 219.
- LOCHHEAD (A. G.), TIMONIN (M. I.) et WEST (P. M.), 1940. — The microflora of the rhizosphere in relation to resistance of plants to soil borne pathogens. *Sci. Agr.*, 20, 414.
- LOEWING (N. F.), 1937. — Root interactions of plants. *Bot. Rev.*, 3, 195.
- LOHNIS (F.), 1926. — Effect of growing legumes upon succeeding crops. *Soil Sci.*, 22, 355.
- LUDWIG (R. A.) et HENRY (A. W.), 1943. — Studies on the microbiology of recontaminated sterilized soil in relation to its infestation with *Ophiobolus graminis* Sacc. *Can. J. Research*, C, 21, 343.
- LUNDEGARDH (H.), 1946. — Absorption, transport, and exsudation of inorganic ions by the roots. *Ark. Bot.*, 32, 1.
- LUNDEGARDH (H.) et STENLID (G.), 1944. — On the exsudation of nucleotides and flavanone from living roots. *Ark. Bot.*, 31, 1.
- LYNES (K. S.) et NORRIS (F. W.), 1948. — Biotine in the materials and process of brewing. *J. Inst. Brewing*, 54, 150.
- LWOFF (A.), 1943. — L'évolution physiologique. Étude des pertes de fonctions chez les micro-organismes. *Hermann et Cie éd.*, Paris.
- LYON (T. L.) et BIZZELL (J. A.), 1911. — Relation of certain non-leguminous plants to the nitrate content of soils. *N. Y. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 294, 365.
- LYON (T. L.), BIZZELL (J. A.) et WILSON (B. D.), 1923. — Depressive influence of certain higher plants on the accumulation of nitrates in soil. *J. Am. Soc. Agron.*, 15, 457.
- LYON (T. L.) et WILSON (P. K.), 1921. — Liberation of organic matter by roots of growing plants. *N. Y. Agr. Expt. Sta. Mem.*, 40, 1.
- MAC ARDLE (R. A.), 1932. — The relation of mycorrhizæ to conifer seedlings. *J. Agr. Research*, 44, 287.
- MC CRADY (M. H.), 1918. — Tables for rapid interpretation of fermentation tube results. *Can. Pub. Health J.*, 9, 201.
- MANZON (V. D.), 1936. — Influence of higher plants on the microflora of soil. [Publication non consultée : d'après KATZNELSON (H.), LOCHHEAD (A. G.) et TIMONIN (M. J.). — Soil microorganisms and the rhizosphere. *Bot. Rev.*, 14, 543.]

- MARTIN (J. P.), 1950. — Use of acid, rose bengal, and streptomycine in the plate method for estimating soil fungi. *Soil Sci.*, **69**, 215.
- MAZÉ (P.), 1919. — Recherche d'une solution purement minérale capable d'assurer l'évolution complète du Maïs cultivé à l'abri des microbes. *Ann. Inst. Pasteur*, **33**, 139.
- MELIN (E.), 1954. — Growth factor requirements of mycorrhizal fungi of forest trees. *Spensk. Botan. Tidskr.*, **48**, 86. [Publication non consultée : d'après ROVIRA (A. D.), 1956. — Nature of root exudate from oats and peas. *Plant and Soil*, **7**, 178].
- MELIN (E.) et RAMA DAS (V. S.), 1954. — Influence of root metabolites on the growth of tree mycorrhizal fungi. *Physiol. Plantarum*, **7**, 851.
- MESHKOV (N. V.), 1949. — Influence des *Azotobacter* sur le rendement des plantes cultivées en relation avec les excréments radicellaires (en russe). *Sovet. Agron.*, **3**, 85.
- MESHKOV (N. V.), 1952. — Facteurs de croissance pour les micro-organismes dans les sécrétions radicellaires des plantes (en russe). *Zhur. Obshcher Biol.*, **13**, 76.
- MESHKOV (N. V.) et KHODOKOVA (R. N.), 1954. — Action des excréments radicellaires du Pois et du Maïs sur la croissance de quelques micro-organismes du sol cultivés en solution rhizosphère (en russe). *Mikrobiologiya*, **23**, 544.
- METZ (H.), 1955. — Recherches sur la rhizosphère (en allemand). *Arch. Mikrobiol.*, **23**, 297.
- MICHAEL (G.) et MARSCHNER (H.), 1958. — Recherche avec P_{32} sur l'excrétion de phosphore par les racines (en allemand). *Z. Pflanzenernähr Düng. U. Bodenkd.*, **80**, 1.
- MILOSEVIC (R. S.), 1956. — Effet de la végétation sur la microflore des sols sablonneux dans la région des sables de Déliblat. *Rapp. VI^e Congr. Intern. Sci. Sol. Paris*, **3**, 116.
- MISHUSTIN (E. N.) et NAUMOVA (A. N.), 1955. — Sécrétion de substances toxiques par la Luzerne et action sur la microflore du sol (en russe). *Izvest. Akad. Nauk. S. S. R., Ser. Biol.*, **6**, 3.
- MITCHELL (R. B.), HOOTON (D. R.) et CLARK (F. E.), 1941. — Soil bacteriological studies on the control of the *Phymatotricum* root rot of cotton. *J. Agr. Research*, **63**, 535.
- MITROPHANOWA (W. S.), 1957. — Action des prairies mixtes sur les processus microbiologiques dans les sols bruns irrigués (en russe). *Izvest. Akad. Nauk. Kazakh. S. S. R., Ser. Biol.*, **12**, 20.
- MOREAU (R.), 1957. — Relations entre les plantes supérieures et l'équilibre microbien dans les sols. *Bull. Assoc. Diplômés Microbiol. Fac. Pharm. Nancy*, **67**, 3.
- NANCE (J.) et CUNNINGHAM (L. W.), 1951. — Evolution of acetaldehyde by excised wheat roots in solutions. *Am. J. Botany*, **38**, 604.
- NETTE (I. T.), 1955. — Bactéries dénitrifiantes dans la rhizosphère du Chêne (en russe). *Mikrobiologiya*, **24**, 429.
- NILSSON (P. E.), 1957. — Influence of crop on biological activities in soil. *Kgl. Lantbruks-Högskol. Ann.*, **23**, 175.
- NORMAN (A. G.), 1947. — Recent advances in soil microbiology. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **11**, 9.
- NUTMAN (P. S.), 1951. — Colour reactions between clay minerals and root secretions. *Nature*, **167**, 288.
- OBRASTZOVA (A. A.), 1935. — Les micro-organismes de la rhizosphère dans les sols rouges de Batoum (en russe). *Doklady Akad. Nauk. S. S. R.*, **1**, 70.
- O'BRIEN (D. G.) et PRENTICE (E. G.), 1930. — An eelworm disease of potatoes caused by *Heterodera schachtii*. *Scot. J. Agr.*, **13**, 415.
- OSVALD (H.), 1948. — Toxic exudates from the roots of *Agropyrum repens*. *J. Ecol.*, **36**, 193.
- PAECH (K.) et TRACEY (M. V.), 1955. — Modern methoden der Pflanzenanalyse. Springer éd., Berlin.
- PAGE (J. B.) et WILLARD (C. J.), 1947. — Cropping systems and soil properties. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **11**, 81.
- PANTOS (G.), 1956. — Formes principales des Bactéries de la rhizosphère du Blé et effet de la plante sur la microflore. *Rapp. VI^e Congr. Intern. Sci. Sol. Paris*, **3**, 225.
- PANTOS (G.), 1956. — Qualités physiologiques des espèces de Bactéries dominant dans la rhizosphère du Blé pendant les différentes périodes de développement de la plante et leur effet sur la plante. *Rapp. VI^e Congr. Intern. Sci. Sol. Paris*, **3**, 237.
- PARKINSON (D.), 1955. — Liberation of amino-acids by oat seedlings. *Nature*, **176**, 4470.

- PARTRIDGE (S. M.), 1949. — Anilin hydrogen phthalate as a spraying reagent for sugars. *Nature*, **164**, 443.
- PAYNE (T. M. B.), ROUATT (J. W.) et LOGHHEAD (A. G.), 1957. — The relationship between soil bacteria with simple nutritional requirements and those requiring amino-acids. *Can. J. Microbiol.*, **3**, 73.
- PENNINGTON (D.), SNELL (E. E.) et WILLIAMS (R. J.), 1940. — Assay method for pantothenic acid. *J. Biol. Chem.*, **135**, 213.
- PERCIVAL (J.), 1921. — The wheat plant. *Duckworth and Co*, ed., London.
- PEROTTI (R.), 1926. — On the limits of biological inquiry in soil science. *Proc. Int. Soc. Soil Sci.*, **2**, 146.
- PICCI (G.), 1955. — Gli antibiotici nelle piante superiori. *Farm. Sci. e Tec.*, **10**, 800.
- PINCK (L. A.), ALLISON (F. E.) et GADDY (V. L.), 1945. — Greenhouse experiments on the effect of green manures upon nitrogen recovery and soil carbon content. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **10**, 230.
- POCHON (J.), 1947. — Recherches sur les processus biologiques d'ammonification dans le sol. *Rapp. IV^e Congr. Intern. Microbiol., Copenhague*, 155.
- POCHON (J.), 1954. — Manuel technique d'analyse microbiologique du sol. *Masson éd.* Paris.
- POCHON (J.) et BARJAC (H. DE), 1956. — Recherches sur la rhizosphère du Maïs. Action des fumures minérales et organiques. *Rapp. VI^e Congr. Intern. Sci. Sol, Paris*, **3**, 287.
- POCHON (J.) et BARJAC (H. DE), 1958. — Traité de Microbiologie des sols. *Dunod éd.*, Paris.
- POSCHENRIEDER (H.), 1929. — Ueber die Azotobakterfähigkeit einiger Kruziferen-boden. *Centr. Bakteriol. Parasitenk., Abt. II*, **79**, 222.
- POSCHENRIEDER (H.), 1930. — Ueber die Verbreitung des Azotobakter im Wurzel-bereiche der Pflanzen. *Centr. Bakteriol. Parasitenk., Abt. II*, **80**, 369.
- PRESTON (W. H.), MITCHELL (J. W.) et REEVE (W.), 1954. — Movement of alpha-metoxypheylacetic acid from one plant to another through root systems. *Science*, **119**, 437.
- RATNER (E. I.), 1954. — Sur l'activité vitale des systèmes radiculaires dans ses relations avec la nutrition hétérotrophe des Phanérogames et le rôle des micro-organismes. *Acad. Sci. U. R. S. S., Soc. Bot. U. R. S. S., Essais de Botanique*, **2**, 706.
- REINBOLDT (B.), 1951. — Ueber die Verteilung einiger niederer Phycomyceten im Erdboden. *Arch. Mikrobiol.*, **16**, 177.
- ROBERTS (E. H.), 1916. — The epidermal cells of roots. *Botan. Gaz.*, **62**, 488.
- ROGERS (H. T.), PEARSON (R. W.) et PIERRE (W. H.), 1942. — Exo enzyme systems of roots. *Soil Sci.*, **54**, 353.
- ROKITZKAYA (A. I.), 1930. — Soil microflora in the root system zone of plants in the region of forest-steppe and Chernozem in Ukraine. *Proc. 2nd Int. Congr. Soil Sci., Leningrad-Moscow*, **3**, 260.
- ROMBOUTS (J. E.), 1953. — The microorganisms in the rhizosphere of banana plants in relation to susceptibility or resistance to Panama disease. *Plant and Soil*, **4**, 276.
- ROUATT (J. W.) et KATZNELSON (H.), 1957. — The comparative growth of bacterial isolates from rhizosphere and non rhizosphere soils. *Can. J. Microbiol.*, **3**, 271.
- ROUX (E. R.), 1953. — The effect of antibiotics produced by *Trachypogon plumosus* on the germination of seeds of *Tagetes minuta*. *S. African J. Sci.*, **49**, 334.
- ROVIRA (A. D.), 1953. — Some quantitative and qualitative studies of the rhizosphere. *Proc. Soil Sci. Conf. Adelaide*, Juin 1953.
- ROVIRA (A. D.), 1956. — A study of the development of the root surface microflora during the initial stages of plant growth. *J. Appl. Bacteriol.*, **19**, 72.
- ROVIRA (A. D.), 1956. — Plant root excretions in relation to the rhizosphere effect. I. The nature of root exudate from oats and peas. *Plant and Soil*, **7**, 179.
- ROVIRA (A. D.), 1956. — *Idem*. II. A study of the properties of root exudate and its effect on the growth of microorganisms isolated from the rhizosphere and control soil. *Plant and Soil*, **7**, 195.
- ROVIRA (A. D.), 1956. — *Idem*. III. The effect of root exudate on the numbers and activity of microorganisms in soil. *Plant and Soil*, **7**, 209.
- RUMKER (R. V.), 1952. — Ueber die Oekologie von *Ascochyta pinodella* und *Fusarium culmorum* in der Rhizosphäre anfälliger und nicht anfälliger Pflanzen. *Phytopathol. Z.*, **18**, 55.
- RUSSEL (E. J.), 1914. — The nature and amount of the fluctuations in nitrate contents of arable soils. *J. Agr. Sci.* **6**, 18.

- SABININ (D. A.) et MINIMA (E. G.), 1932. — Das mikrobiologische Bodenprofil als zonales Kennzeichen. *Proc. 2nd Int. Cong. Soil Sci., Leningrad-Moscow*, 3, 224.
- SAPPA (F.), 1956. — La mycoflore du sol comme élément structural des communautés végétales. *Rapp. VI^e Congr. Intern. Sci. Sol, Paris*, 3, 57.
- SCHOPFER (W. H.), 1935. — Les vitamines cristallisées B₁ comme hormones de croissance chez un microorganisme (*Phycomyces*). *Arch. Mikrobiol.*, 6, 139.
- SCHULTZ (A. S.), ATKIN (L.) et FREY (C. N.), 1942. — Determination of vitamin B₁ by yeast fermentation method. *Ind. Eng. Chem., Anal. Ed.*, 14, 35.
- SEN (J.), 1929. — Is bacterial association a factor in nitrogen assimilation by rice plants? *Agr. J. India*, 24, 229.
- SHELOUMOVA (A.) et MENKINA (P.), 1936. — Les plantes supérieures comme source d'aliments pour les *Azotobacter* (en russe). *Mikrobiologiya*, 3, 2.
- SIMMONDS (P. M.), 1947. — The influence of antibiosis in the pathogenicity of *Helminthosporium sativum*. *Sci. Agr.*, 27, 625.
- SMITH (N. R.), 1928. — The identification of *B. radiobacter* and its occurrence in soil. *J. Bacteriol.*, 15, 20.
- SMITH (N. R.) et DAWSON (V. T.), 1944. — The bacteriostatic action of rose bengal in media used for plate counts of soil fungi. *Soil. Sci.*, 58, 467.
- SMITH (N. R.) et HUMFELD (H.), 1930. — Effect of rye and vetch green manures on the microflora, nitrates, and hydrogen-ion concentration of two acid and neutralized soils. *J. Agr. Research*, 41, 97.
- SMITH (N. R.) et HUMFELD (H.), 1931. — The decomposition of green manures grown on a soil and turned over compared to the decomposition of green manures added to a fallow soil. *J. Agr. Research*, 43, 715.
- SNELL (E. E.) et STRONG (F. M.), 1930. — A microbiological assay for riboflavine. *Ind. Eng. Chem., Anal. Ed.*, 11, 346.
- STARC (A.), 1943. — Zur Frage der Rhizosphäre und Bodenimpfung mit *Azotobacter*. *Arch. Mikrobiol.*, 13, 164.
- STARK (E.) et TETRAULT (P. A.), 1951. — Observations on amylolytic bacteria. I. A survey of named mesophilic species on soluble starch. *Can. J. Botany*, 29, 91.
- STARK (E.) et TETRAULT (P. A.), 1951. — *Idem*. II. A survey of named mesophilic species on five different starches. *Can. J. Botany*, 29, 104.
- STARK (E.) et TETRAULT (P. A.), 1952. — *Idem*. III. Cultural conditions influencing the breakdown of starch by stenothermophilic bacteria belonging to *Bacillus stearothermophilus*. *Can. J. Botany*, 30, 360.
- STARKEY (R. L.), 1929. — Some influences of the development of higher plants upon the microorganisms in the soil. I. Historical and introductory. *Soil Sci.*, 27, 319.
- STARKEY (R. L.), 1929. — *Idem*. II. Influence of the stage of plant growth upon abundance of organisms. *Soil Sci.*, 27, 355.
- STARKEY (R. L.), 1929. — *Idem*. III. Influence of the stage of plant growth upon some activities of the organisms. *Soil Sci.*, 27, 433.
- STARKEY (R. L.), 1931. — *Idem*. IV. Influence of proximity to roots on abundance and activity of microorganisms. *Soil Sci.*, 32, 367.
- STARKEY (R. L.), 1931. — *Idem*. V. Effects of plants upon distribution of nitrates. *Soil Sci.*, 32, 395.
- STARKEY (R. L.), 1938. — *Idem*. VI. Microscopic examination of the rhizosphere. *Soil Sci.*, 45, 207.
- STARKEY (R. L.), 1939. — The influence of plants upon the soil population. *Proc. 3rd. Int. Congr. Microbiol., New York*, 304.
- STARKEY (R. L.), 1955. — Relations of micronutrients to development of microorganisms. *Soil Sci.*, 79, 1.
- STARKEY (R. L.), 1958. — Interrelations between microorganisms and plant roots in the rhizosphere. *Bacteriol. Revs.*, 22, 154.
- STEARMAN (R. L.), 1955. — Statistical concepts in Microbiology. *Bacteriol. Revs.*, 19, 160.
- STEINBERG (R. A.), 1947. — Growth response to organic compounds by tobacco seedlings in aseptic culture. *J. Agr. Research*, 75, 81.
- STEVENSON (I. L.) et ROUATT (J. W.), 1953. — Qualitative studies of soil microorganisms. XI. Further observations on the nutritional classification of bacteria. *Can. J. Botany*, 31, 438.
- STILLE (B.), 1938. — Untersuchungen über die Bedeutung der Rhizosphäre. *Arch. Mikrobiol.*, 9, 477.

- STOLP (H.), 1952. — Beiträge zur frage der Beziehungen zwischen mikroorganismen und höheren pflanzen. *Arch. Mikrobiol.*, 17, 1.
- STUMBO (C. R.), GAINEY (P. L.) et CLARK (F. E.), 1942. — Microbiological and nutritional factors in the take-all disease of wheat. *J. Agr. Research*, 64, 653.
- TAMM (E.) et SCHENDEL (V.), 1954. — Perte d'azote par les racines des Légumineuses (en allemand). *Z. Pflanzenernähr. Düng. u. Bodenk.*, 64, 147.
- TAUSON (V. O.), PROKOFIEV (A. A.) et PONTOVICH (V. E.), 1944. — Cultures stériles pour l'étude du métabolisme des plantes supérieures (en russe). *Doklady Akad. Nauk. S. S. R. R.*, 42, 131.
- TAYLOR (C. B.), 1951. — Nature of the factor in soil extract responsible for bacterial growth stimulation. *Nature*, 168, 115.
- TAYLOR (C. B.) et LOCHHEAD (A. G.), 1938. — Qualitative studies of soil microorganisms. II. A survey of the bacterial flora of soils differing in fertility. *Can. J. Research*, C, 16, 162.
- TCHAN (Y. T.), 1952. — Note on the estimation of *Azotobacter* in the soil. *Proc. Linnean Soc. N. S. Wales*, 77, 89.
- TEPPER (E. S. Z.), 1944. — Méthode de détermination des bactéries typiques dans la rhizosphère des plantes cultivées (en russe). *Trudy S. Z. H. A.*, 2, 131.
- THOM (C.), 1935. — Micropopulation correlated to decomposition processes. *Trans. 3rd. Int. Congr. Soil Sci., Oxford*, 1, 160.
- THOM (C.), 1938. — A microbiologist digs in the soil. *J. Wash. Acad. Sci.*, 28, 137.
- THOM (C.), CLARK (F. E.), FIERKE (M. C.) et FELLOWES (H.), 1938. — Variations in the microflora of wheat roots following soil amendments. *J. Bacteriol.*, 38, 322.
- THOM (C.) et HUMFELD (H.), 1932. — Notes on the associations of microorganisms and roots. *Soil Sci.*, 34, 29.
- THOMPSON (J. F.), ZACCHARIUS (R. M.) et STEWART (F. C.), 1951. — Investigations on nitrogen compounds and nitrogen metabolism in plants. *Plant Physiol.*, 26, 421.
- THORNTON (H. G.), 1935. — The symbiotic relationship between soil bacteria and higher plants, as exemplified by the Leguminosæ. *Trans. 3rd. Int. Congr. Soil Sci., Oxford*, 2, 81.
- THORNTON (H. G.), 1956. — Development and present problems of soil microbiology. *J. Sci. Food Agr.*, 7, 93.
- TIMONIN (M. I.), 1939. — The interaction of higher plants and soil microorganisms. *Thesis. Rutgers Univ.*
- TIMONIN (M. I.), 1940. — The interaction of higher plants and soil microorganisms. I. Microbial population of rhizosphere of seedlings of certain cultivated plants. *Can. J. Research*, C, 18, 307.
- TIMONIN (M. I.), 1940. — *Idem*. II. Study of the microbial populations of the rhizosphere in relation to resistance of plants to soil-borne diseases. *Can. J. Research*, B, 18, 444.
- TIMONIN (M. I.), 1941. — *Idem*. III. The effect of by-products of plant growth on the activity of fungi and actinomycetes. *Soil Sci.*, 52, 395.
- TIMONIN (M. I.), 1947. — Microflora of rhizosphere in relation to manganese deficiency of oats. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 11, 284.
- TIMONIN (M. I.), 1948. — *Azotobacter* preparation (*Azotogen*) as a fertilizer for cultivated plant. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 13, 246.
- TOLLE (R.) et RIPPEL-BALDÈS (A.), 1958. — Untersuchungen über die Rhizosphäre von Gramineen. *Zentr. Bakteriell. Parasitenk., Abt. II*, 111, 204.
- TRUFFAUT (G.) et VLADYKOV (V. B.), 1930. — La microflore de la rhizosphère du Blé. *C. R. Acad. Sci.*, 190, 824.
- TYNER (L. E.), 1948. — Effect of crop debris, plant roots, and crop sequence on the microbial flora of the soil in relation to root rot in cereal crops. *Can. J. Research*, C, 26, 86.
- UAROVA (N. V.), 1956. — Bactéries décomposant le phosphate tricalcique (en russe). *Doklady Vsesoyuz. Akad. Selskokhoz Nauk. im V. I. Lenina*, 21, 22.
- VALLEAU (W. B.), JOHNSON (E. M.) et DIACHUN (S.), 1942. — Association of tobacco leaf-spot bacteria with roots of crop plants. *Science*, 96, 164.
- VALLEAU (W. D.), JOHNSON (E. M.) et DIACHUN (S.), 1944. — The interaction of higher plants and soil microorganisms and weeds by tobacco leaf spot bacteria. *Phytopath.*, 34, 163.
- VIIRTANEN (A. I.) et LAINÉ (T.), 1939. — Chemical nature of the amino-acids excreted by leguminous root nodules. *Biochem. J.*, 33, 412.

- VOZNIKOVSKAÏA (Y. M.), 1948. — Influence du système radicellaire du Blé sur la microflore du sol (en russe). *Mikrobiologiya*, 17, 458.
- WAKSMAN (S. A.), 1922. — A method for counting the number of fungi in the soil. *J. Bacteriol.*, 7, 339.
- WAKSMAN (S. A.), 1932. — Principles of soil Microbiology. *Williams et Wilkins* ed., Baltimore.
- WAKSMAN (S. A.) et LOMANITZ (S.), 1925. — Contribution to the chemistry of decomposition of proteins and amino acids by various groups of microorganisms. *J. Agr. Research*, 30, 263.
- WAKSMAN (S. A.) et STARKEY (R. L.), 1931. — Soil and the microbe. *J. Wiley* ed., New York.
- WALLACE (R. H.), 1947. — [Non publié : d'après KATZNELSON (H.), LOCHHEAD (A. G.) et TIMONIN (M. I.), 1948. — Soil microorganisms and the rhizosphere. *Bot. Rev.*, 14, 543.]
- WALLACE (R. H.) et KING (H. DE L.), 1954. — Nutritional groups of soil bacteria on the roots of barley and oats. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 18, 282.
- WALLACE (R. H.) et KING (H. DE L.), 1956. — Morphological and physiological groups of soil bacteria from the roots of barley and oats. *Can. J. Microbiol.*, 2, 473.
- WALLACE (R. H.) et LOCHHEAD (A. G.), 1949. — Qualitative studies of soil microorganisms. VIII. Influence of various crop plants on the nutritional groups of soil bacteria. *Soil Sci.*, 67, 63.
- WALLACE (R. H.) et LOCHHEAD (A. G.), 1950. — Qualitative studies of soil microorganisms. IX. Amino acid requirements of rhizosphere bacteria. *Can. J. Research*, C, 28, 1.
- WALLACE (R. H.) et LOCHHEAD (A. G.), 1951. — Bacteria associated with seeds of various crop plants. *Soil Sci.*, 71, 159.
- WEAVER (J. E.), 1926. — Root development of field crops. *Mc Graw Hill* ed., New York.
- WEBLEY (D. M.), EASTWOOD (D. J.) et GIMINGHAM (C. H.), 1952. — Development of a soil microflora in relation to plant succession on sand dunes, including the rhizosphere flora associated with colonizing species. *J. Ecol.*, 40, 169.
- WEST (P. M.), 1939. — Excretion of biotine and thiamine by roots of higher plants. *Nature*, 144, 1050.
- WEST (P. M.) et HILDEBRAND (A. A.), 1941. — The microbiological balance of strawberry root rot soil as related to the rhizosphere and decomposition effects of certain cover crops. *Can. J. Research*, C, 19, 199.
- WEST (P. M.) et LOCHHEAD (A. G.), 1940. — The nutritional requirements of soil bacteria. A basis for determining bacterial equilibrium of soils. *Soil Sci.*, 50, 409.
- WEST (P. M.) et LOCHHEAD (A. G.), 1940. — Qualitative studies of soil microorganisms. IV. The rhizosphere in relation to the nutritive requirements of soil bacteria. *Can. J. Research*, C, 18, 129.
- WEST (P. M.) et WILSON (P. W.), 1938. — Synthesis of growth factors by *Rhizobium trifolii*. *Nature*, 142, 397.
- WILSON (B. D.) et WILSON (J. K.), 1925. — Explanation for the relative effects of timothy and clover residues in the soil on nitrate depression. *N. Y. Agr. Expt., Sta. Mem.*, 95.
- WILSON (P. W.), 1940. — The biochemistry of symbiotic nitrogen fixation. *Univ. Wisconsin Press* ed., Madison.
- WINOGRADSKY (S.), 1902. — *Clostridium pastorianum*, seine Morphologie und seine Eigenschaften als Buttersäureferment. *Centr. Bakteriolog. Parasitenk., Abt. II*, 9, 43.
- WINOGRADSKY (S.), 1925. — Études sur la microbiologie du sol. I. Sur la méthode. *Ann. Inst. Pasteur*, 39, 299.
- WINOGRADSKY (S.), 1926. — Études sur la microbiologie du sol. II. Sur les microbes fixateurs d'azote. *Ann. Inst. Pasteur*, 40, 455.
- WINOGRADSKY (S.), 1929. — Études sur la microbiologie du sol. IV. Sur la dégradation de la cellulose dans le sol. *Ann. Inst. Pasteur*, 43, 549.
- WINOGRADSKY (S.), 1933. — Études sur la microbiologie du sol. VII. Nouvelles recherches sur les organismes de la nitrification. *Ann. Inst. Pasteur*, 50, 350.
- WINOGRADSKY (S.), 1949. — Microbiologie du sol. Problèmes et méthodes. Cinquante ans de recherches. *Masson* éd., Paris.
- WINTER (A. G.), 1952. — Humus und Pflanze. Die Wechselwirkung von Pflanze und Boden in Lichte neuester Forschungen. *Zeit. Bot.*, 40, 153.

- WINTER (A. G.) et BUBLITZ (W.), 1953. — Untersuchungen über antibakterielle Wirkungen im Bodenwasser der Fichtensteinreu. *Naturwissenschaften*, **40**, 345.
- WINTER (A. G.) et BUBLITZ (W.), 1953. — Ueber die keim und entwicklungshemmende Wirkung der Buchensteinreu. *Naturwissenschaften*, **40**, 416.
- WINTER (A. G.) et SCHÖNBECK (F.), 1953. — Untersuchungen über die Beeinflussung der Keimung und Entwicklung von Getreidesamen durch Kaltwasserauszüge aus Getreidestroh. *Naturwissenschaften*, **40**, 168.
- WINTER (A. G.) et SCHÖNBECK (F.), 1953. — Untersuchungen über den Einfluss von Kaltwasserextrakten aus Getreidestroh und anderer Blattstreu auf Wurzelbildung und Wachstum. *Naturwissenschaften*, **40**, 513.
- WINTER (A. G.) et SCHÖNBECK (F.), 1954. — Untersuchungen über wasserlösliche Hemmstoffe aus Getreideböden. *Naturwissenschaften*, **41**, 145.
- WINTER (A. G.) et SIEVERS (E.), 1952. — Untersuchungen über die Beeinflussung der Samenkeimung durch Kaltwasserextrakte aus der Blattstreu verschiedener Gramineen. *Naturwissenschaften*, **39**, 192.
- WINTER (A. G.) et WILLEKE (L.), 1952. — Untersuchung über Antibiotica aus höheren Pflanzen. IV. Hemmstoffe im herbstlichen Laub. *Naturwissenschaften*, **39**, 45.
- WINTER (A. G.) et WILLEKE (L.), 1952. — *Idem.* V. Hemmstoffe in Blättern und Blattstreu der Gramineen. *Naturwissenschaften*, **39**, 191.
- WINTER (A. G.) et WILLEKE (L.), 1953. — *Idem.* VIII. Die Heilpflanzen des Matthiolus (1611) gegen Infektionen der Harnwege und Verunreinigung der Wunden bzw. Zur Förderung der Wundheilung im Lichte der Antibiotikaforschung. *Naturwissenschaften*, **40**, 247.
- ZAGALLO (A. C.) et KATZNELSON (H.), 1957. — Metabolic activity of bacterial isolates from wheat rhizosphere and control soil. *J. Bacteriol.*, **73**, 760.
- ZUKOVSKAYA (P. W.), 1941. — Changements dans la bactériorhize des plantes cultivées (en russe). *Mikrobiologiya*, **10**, 919.