



République Algérienne Démocratique Et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université Abou Bakr Belkaid-Tlemcen
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Sciences de la Terre et de l'Univers
Département de Biologie



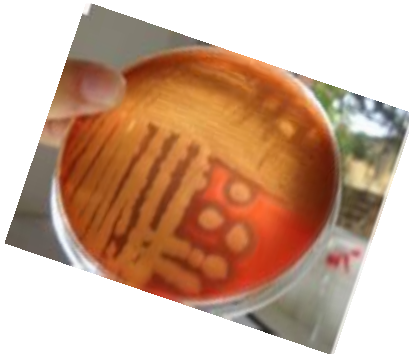
Laboratoire Antibiotiques, Antifongiques: Physico-chimie, Synthèse et Activité Biologique



Cours de microbiologie du sol

POLYCOPIE DE COURS DESTINE AUX ETUDIANTS EN MASTER 1:

ECOLOGIE VEGETALE ET ENVIRONNEMENT



Dr. BOUALI Waffa

Année universitaire : 2023-2024

Introduction

Chapitre 1 : Diversité des micro-organismes du sol

1. Propriétés et caractéristiques du sol
 - 1.1.Composition du sol
 - 1.2.Profil de sol
 - 1.3.Facteurs affectent la présence des microorganismes
2. Les grands groupes de microorganismes du sol
3. Importances des microorganismes dans le sol
4. Utilisation des microorganismes : des outils biologique

Chapitre 2: Techniques d'identification des microorganismes du sol

1. Méthodes phénotypiques
 - 1.1.Examen morphologique
 - 1.2.Méthodes biochimiques
2. Méthodes moléculaires

Chapitre 3: Interaction des microorganismes dans le sol

1. Relation entre les microorganismes
 - 1.1.Neutralisme
 - 1.2.Compétition
 - 1.3.Parasitisme
 - 1.4.Mutualisme
 - 1.5.Commensalisme
 - 1.6.Ammensalisme
2. Interaction avec les végétaux
 - 2.1 . Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR)
 - 2.2.Les nodules racinaires
 - 2.3.L'association mycorhizienne
 - 2.4. *Agrobacterium* et maladie de la galle du collet

Chapitre 4 : Intervention des microorganismes dans les cycles biogéochimique

1. Cycle du carbone
 - 1.1.La fixation du CO₂
 - 1.2. Décomposition
2. Cycle de l'azote
 - 2.1.Fixation d'azote

2.2.Ammonification

2.3.Nitrification

2.4.Dénitrification

3. Cycle du soufre

Références bibliographiques

Introduction

De tous les milieux peuplés par les microorganismes, le sol demeure celui qui abrite de loin les populations microbiennes les plus denses. Milieu d'une très grande complexité, dont l'étude relève de la géologie et de la pédologie, le sol ne peut être considéré comme un simple support physique permettant le développement des espèces animales et végétales qui l'habitent. Au contraire, c'est un véritable milieu vivant en soi, dans lequel surviennent des événements clés dans le fonctionnement et dans l'équilibre des écosystèmes.

Aujourd'hui, l'étude des microorganismes du sol, de leurs interactions avec le milieu et avec les autres espèces vivantes, de leurs activités biochimiques et de leurs rôles dans la fertilité des sols relève de la microbiologie du sol. D'abord cantonné à l'étude des bactéries du sol, notamment à leur intervention dans la transformation des composés soufrés et azotés et à leur influence dans la fertilité des sols, ce secteur de la microbiologie est devenu relativement autonome car son champ d'intérêt s'est élargi aux autres éléments de la microfaune du sol que constituent les algues, les protozoaires et surtout les mycètes.

La plupart des microorganismes du sol sont des décomposeurs. Ce rôle est essentiel puisque c'est grâce à leur pouvoir métabolique que les microorganismes du sol fournissent les éléments minéraux indispensables aux organismes producteurs.

On s'intéressera surtout aux populations microbiennes telluriques, aux facteurs qui influencent leur développement ainsi qu'aux diverses relations qui s'établissent, d'une part, entre les espèces microbiennes et, d'autre part, entre les microorganismes et les plantes. Auparavant, il est indispensable de décrire la nature du sol, ses propriétés et ses caractéristiques, afin de mieux comprendre les différents rôles qui jouent les microorganismes.

Chapitre 1 : Diversité des micro-organismes du sol

1. Propriétés et caractéristiques du sol

Le sol est composé de particules provenant de la décomposition de la couche superficielle de la croûte terrestre sous l'influence de divers facteurs physico-chimiques et biologiques. Parmi ces facteurs le rôle du climat dans la formation du sol. L'alternance des périodes de gel et de dégel entraîne la désagrégation progressive de la roche qui offre le terrain favorable du développement d'une première vague d'organismes dont font partie les cyanobactéries, les lichens et les mousses (Hassink *et al.*, 1993 ; Borneman & Triplett, 1997). Par la suite les substances produites par les plantes, notamment les acides qu'elles sécrètent (Lauber *et al.*, 2009), amplifient le processus de dégradation en profondeur et assurent la dissolution d'autres éléments de la roche mère. Avec le temps, à mesure que la couche de sol meuble devient plus profonde, les premières espèces colonisatrice sont remplacées par d'autres plus complexes, capable de croître dans un milieu enrichi par la présence de la matière organique (Borneman *et al.*, 1996).

1.1.Composition du sol

D'une manière générale, on peut considérer que le sol est composé de cinq éléments (Alexander, 1977) :

- Les minéraux, qui proviennent de la dégradation de la roche mère sous l'influence des différents facteurs physiques, chimiques et biologiques.
- La matière organique formant l'humus et provenant des microorganismes morts, des cadavres des animaux et des débris des végétaux en décomposition.
- Les organismes vivants.
- Les résidus organiques plus ou moins dégradables.
- L'eau

L'eau et l'air forment environ la moitié du volume du sol, la fraction minérale forme près de l'autre moitié, le reste étant constitué de matières organiques (3à 6%) et d'organismes vivants (environ 1%) (White, 2005).

La fraction minérale est formée de particules de taille variable classées selon leur dimension. On distingue généralement :

- Les roches et les graviers, dont la taille excède 2mm.
- Les sables dont les particules ont une taille comprise entre 2 à 0,5mm.
- Les limons formés de particules dont le diamètre varie entre 0,5 et 0,002mm.
- Les argiles dont les particules ont une dimension inférieure à 0,002 mm.

La figure 1 illustre la structure microscopique du sol et l'organisation de ses différents éléments.

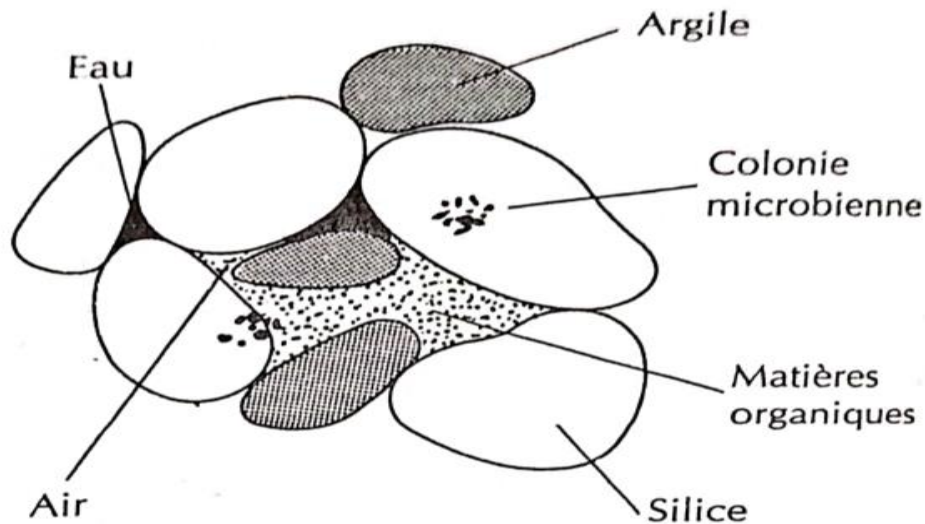


Figure 1 : Organisation microscopique du sol (Regnault, 1990)

La nature d'un sol ainsi que ses propriétés physiques et chimiques sont déterminées principalement par la taille et la composition chimique des particules constitutives et par l'abondance des matières organiques.

1.2. Profil de sol

Une coupe verticale effectuée dans un sol révèle la superposition de différentes couches présentant des caractéristiques distinctes et déterminant un profil caractéristique (figure 2). Ces couches s'appellent horizons et son généralement au nombre de trois.

Le sol est généralement formé de plusieurs couches ou horizons (Regnault, 1990) :

- ✓ **Horizon A**, à la surface du sol, riche en matière organique et pauvre en argile, en fer et en aluminium.
- ✓ **Horizon B**, situé au dessous de l'horizon A, caractérisé par une forte teneur en argiles et par l'accumulation de fer et d'aluminium.
- ✓ **Horizon C**, formé par la roche mère et ses éléments grossièrement décomposés.

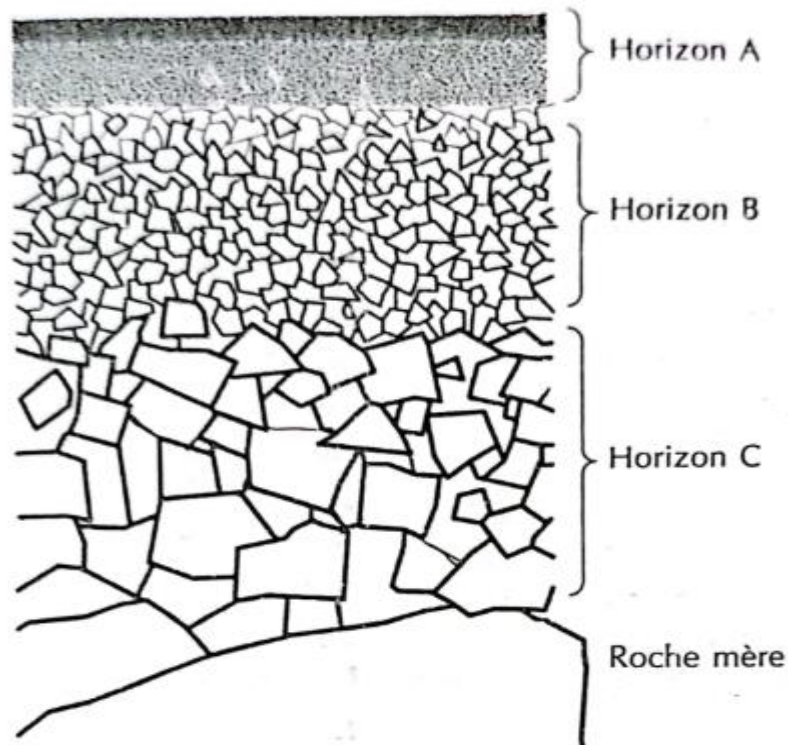


Figure 2 : Profil d'un sol (Regnault, 1990)

1.3.Facteurs affectent la présence des microorganismes

La nature d'un sol, ses propriétés physiques et chimiques ainsi que ses caractéristiques affectent le nombre et le type de microorganismes susceptibles de se développer dans un sol donné. Par exemple un sol riche en matière organique abrite toujours une population microbienne plus abondante qu'un sol pauvre en matière organique (Fierer *et al.*, 2007). De même, un sol composé de particules de forte granulométrie est généralement plus pauvre en microorganismes qu'un sol contenant une proportion élevée d'éléments fins. Cette observation s'explique par le fait que les matières organiques et les particules fines s'agrègent pour former des réseaux dont les interstices sont remplis d'air ou d'eau.

La teneur en limon et en argile d'un sol influence le développement microbien car la disponibilité de l'eau dépend principalement de la dimension en particules. En effet, comme l'eau recouvre habituellement la surface des particules du sol, la quantité d'eau retenue dans un volume de sol donné est proportionnelle à la surface de ces particules. Par conséquent, un sol sableux contient toujours beaucoup moins d'eau qu'un sol contenant une quantité élevée de particules argileuses et de matières organiques.

La texture d'un sol est influencée par ses proportions relatives de sable, de limon et d'argile. Un sol riche en gravier et en sable, donc surtout formé d'éléments grossiers, est instable et très poreux, il retient peu d'eau. Un sol argileux, principalement constitué de fines particules retient beaucoup d'eau. Cependant, ces fines particules tendent à se tasser et à retenir trop fortement l'eau, ce qui risque d'empêcher la circulation de l'air et d'occasionner un mauvais drainage. On assiste alors à l'étouffement des racines des plantes et à l'arrêt du développement des microorganismes aérobies. Pour éviter la compactage, on peut alléger ce type de sol en ajoutant de l'humus (Gobat *et al.*, 2010).

2. Les grands groupes de microorganismes du sol

Les microorganismes peuvent être classés selon leur source nutritionnelle en :

- **Phototrophes**, l'énergie nécessaire à la biosynthèse des constituants bactériens peut être de nature lumineuse.
- **Chimiotrophes**, l'énergie nécessaire à la biosynthèse des constituants bactériens peut être de nature minérale ou organique (Oxydation d'un composé chimique), et les bactéries sont dites Chimiolithotrophes ou Chimioorganotrophes respectivement
- **Autotrophes** sont capables d'utiliser le dioxyde de carbone (CO_2) de l'air comme seule source de carbone.
- **Hétérotrophes** exigent la présence de composés organiques divers comme les sucres pour utiliser leur carbone ...
- **Auxotrophes**, nécessitent en plus des besoins élémentaires, un ou plusieurs facteurs de croissance comme les vitamines, les acides aminés, des bases puriques et pyrimidiques et les acides gras. Par contre certaines bactéries ne les exigent pas et elles sont dites **prototrophes**.

Les facteurs physico-chimiques qui influencent le plus la croissance microbienne sont l'humidité, la température, l'oxygène et le pH....

➤ Effet de l'oxygène

Il existe 4 classes de bactéries en fonction de leurs rapports avec l'oxygène :

- **Bactéries aérobies strictes**, elles ne se développent qu'en présence de l' O_2 .
- **Bactéries micro-aérophiles**, se développent mieux ou exclusivement lorsque la teneur en oxygène moléculaire est réduite.
- **Bactéries aéro-anaérobies facultatives**, se développent avec ou sans O_2 .
- **Bactéries anaérobies strictes**, elles ne se développent qu'en absence totale d'oxygène.

➤ Effet de la température

Sur la base de leurs températures optimales de croissance on distingue :

- **Bactéries mésophiles**, dont la croissance est possible de 10 à 45°C mais avec une température optimale de croissance comprise entre 30 et 37°C.
- **Bactéries thermophiles**, températures de croissance comprises entre 45 et 70°C.

- **Bactéries hyperthermophiles**, peuvent croître à des températures supérieures à 80°C.
- **Bactéries psychrophiles**, Température proche du 0°C avec un optimum de 10 à 15°C.
- **Bactéries psychrotrophes**, se développant à des températures de -5 à 35°C (optimum proche de celui des bactéries mésophiles : 20-25°C).

➤ **Effet du pH**

Il existe 3 catégories de bactéries :

- **Bactéries neutrophiles**, certaines bactéries se développent à des pH compris entre 5.5 et 8.5 avec un optimum voisin de 7.
- **Bactéries alcalophiles**, se développent préférentiellement à un pH alcalin (>8).
- **Bactéries acidophiles**, leur croissance est optimale à pH acide (<6).

➤ **Effet de la pression osmotique**

Selon leur sensibilité à la pression osmotique, on distingue :

- **Bactéries halophiles**, elles nécessitent une concentration de NaCl pour leur croissance comprise $0.2 < [\text{NaCl}] < 5.2$ M.
- **Bactéries halotolérantes**, capable de s'adapter à de très fortes concentrations en sel, elles tolèrent 7.5 à 15% de NaCl.
- **Bactéries non halophiles**, Croissance à des concentrations en NaCl inférieures à 0,2 M.

➤ **Effet de l'eau libre (Activity of Water) (AW)**

On définit l'Aw : Activity of Water pour quantifier l'eau biologiquement disponible pour les bactéries. Elle est comprise entre $0 < A_w < 1$, et inversement proportionnelle à la pression osmotique d'un composé. L'Aw optimum pour la plupart des bactéries est situé entre 0,91 et 0,99. Pour la plupart des levures elle est située aux alentours de 0,88 et pour la plupart des moisissures elle est située aux alentours de 0,80.

Il existe aussi des bactéries pouvant résister à des Aw faibles :

- **Microorganismes halophiles**, exigeant des concentrations élevées de NaCl pour leur croissance (ex : les bactéries du genre *Staphylococcus* et certains *Vibrio*) **(0,80-0,75)**.
- **Microorganismes xérophiles**, se développant mieux dans des milieux ayant une faible Aw **(0,75-0,65)**.
- **Microorganismes osmophiles**, se multipliant de préférence dans ou à la surface d'un milieu ayant une pression osmotique élevée **(0,65-0,6)**

Un gramme de sol contient entre un et dix milliards de microorganismes. En moyenne, on compte environ deux milliard de bactéries, 700 000 actinomycètes, 400 000 mycètes, 50 000 algues microscopiques et cyanobactéries ainsi que 30 000 protozoaires. D'autres calculs indiquent, dans la couche du sol fertile, on trouve par hectare environ deux à trois tonnes et demie de bactéries, une tonne et demie de mycètes et plus de 150 kilos de protozoaires (Singh *et al.*, 2009).

Les microorganismes ne sont pas répartis également dans le sol. Leur distribution dépend de multiples facteurs, principalement de la nature et de la profondeur du sol. On remarque que les sols compacts renferment des microflore moins abondantes que les sols à plus forte granulométrie. D'une façon générale, les microorganismes vivent en majorité dans la couche superficielle du sol car c'est là qu'ils trouvent les conditions optimales de développement, qu'ils s'agissent d'aération ou de disponibilité des éléments nutritifs (Muller *et al.*, 2002).

Les populations bactériennes contiennent des espèces aérobies et anaérobies, dont certaines forment des endospores, chimiotrophes ou phototrophes. On distingue généralement deux grandes populations bactériennes : les bactéries autochtones et les bactéries zymogènes. Les populations de bactéries autochtones sont surtout constituées d'espèces appartenant aux genres *Arthrobacter*, *Micrococcus* ou *Agrobacterium*. Quant aux espèces zymogènes, leur abondance dans le sol est largement influencée par l'apport de substances étrangères qui favorisent leur développement. A ce second groupe appartiennent les *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Clostridium* et *Bacillus* (Singh *et al.*, 2007)

Les bactéries les plus abondantes appartiennent au genre *Arhrobacter*, qui représente de 5 à 35 % de toutes les bactéries. Les autres font partie des genres *Pseudomonas*, *Clostridium* et *Bacillus*, *micrococcus*, *flavobacterium*, *Chromobacterium*, *Sarcina* et *Mycobacterium*. On trouve aussi des espèces d'actinomycètes des genres *Nocardia* et *Streptomyces*, en particulier *Streptomyces griseus*, responsable de l'odeur caractéristique de l'humus humide. Parmi les mycètes, on trouve surtout *Penicillium*, *Aspergillus*, *Mucor* et *Trichoderma* (Janssen, 2006).

Le plus souvent, les bactéries vivent isolées ou en microcolonies de deux à six individus et sont souvent associées étroitement avec les particules du sol: certaines semblent absorbées à la surface des particules alors que d'autres secrètent les substances mucilagineuses ou s'enferment dans une zooglye par l'intermédiaire de laquelle elles adhèrent aux particules. A cause de leur capacité d'adhérence, les bactéries jouent un rôle important dans la formation d'agrégats et on peut considérer que la texture d'un sol est fortement influencée par sa microflore. Les mycètes forment de fins mycéliums vivant soit sur des substrats végétaux, soit librement dans les pores du sol (Murty *et al.*, 2002).

3. Importances des microorganismes dans le sol

Les microorganismes ont un effet bénéfique sur la fertilité du sol, la croissance des végétaux et l'abondance des récoltes, par:

- Certaines espèces microbiennes (bactéries et champignons) mettent à la disposition des plantes des substances qu'elles ne peuvent pas synthétiser eux même ou les rendent plus accessibles. Par exemple par la libération des éléments nutritifs à partir de la matière organique et des minéraux du sol, les bactéries (*Bacillus mucilaginosus*) consomment du C et de l'azote pour vivre et solubilisent le P et le S et les oligoéléments. Ou par exemple l'oxydation de l'ammonium en nitrate, certaines bactéries (*Rhizobium*, *Azotobacter*) fournissent des nitrates contre du sucre.
- Ils produisent de l'humus par suite de la décomposition des cadavres d'animaux et des débris végétaux.

- Les végétaux établissent des relations symbiotiques avec des mycètes formant des mycorhizes (ectomycorhize : développement du mycète à l'extérieur des racines et les endomycorhize : développement du mycète à l'intérieur des racines entre les cellules), qui permettent l'absorption par les racines de plus grandes quantités de minéraux et contrôlent les échanges, sans eux la croissance serait plus lente, les végétaux seraient plus petits et plus sensibles aux maladies.
- D'autres microorganismes en particulier les bactéries produisent des hormones de croissance qui favorisent le développement racinaire ex de PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) *Bacillus subtilis* ou des espèces de *Pseudomonas* (Costa *et al.*, 2006).
- D'autres microorganismes entre en compétition avec des microorganismes pathogènes limitant ainsi les risques de maladies, c'est la lutte biologique. La dégradation de polluants (bioremédiation) et fournissent des composés d'intérêts (antibiotiques, antiviraux, enzymes...) (Khan, *et al.*, 2009).

En revanche les microorganismes peuvent aussi avoir un effet néfaste, quelques bactéries, mycètes, virus et viroïdes peuvent infecter certaines plantes et causer des dommages importants aux racines, aux feuilles et aux fleurs. Ex : la rouille des haricots (*Pseudomonas phaseolicola*), le mildiou de la pomme de terre (*Phytophthora infestans*), la mosaïque du tabac (virus de la mosaïque), pour les lesquelles il existe des agents phytosanitaires (insecticides et pesticides) mais difficilement biodégradables.

4. Utilisation des microorganismes : des outils biologique

Les biotechnologies microbiennes contribuent à améliorer les conditions de vie en mettant à la disposition de l'Homme des outils permettant :

➤ Amélioration des rendements agricoles

Les biotechnologies permettent de résoudre différents problèmes d'agriculture, notamment l'amélioration des rendements des cultures par fixation de l'azote de l'air, une utilisation des méthodes génétiques classiques pour sélectionner les souches bactériennes mieux adaptées aux différentes conditions de culture ; et la possibilité de transférer les gènes des bactéries fixatrices d'azote directement dans le génome de plante.

Envisager d'autre approche telle que la création de symbioses entre bactéries et racines de plantes afin d'enrichir le sol en azote. En modifiant la composition chimique du sol, on peut stimuler la croissance d'espèces microbiennes exerçant des effets de barrière sur des espèces microbiennes indésirables. L'enfouissement de chitine broyée serait une solution pratique intéressante car elle stimule la croissance des actinomycètes et des streptomycètes chitinolytiques qui exercent de puissants effets antagonistes à l'égard des nématodes et des mycètes parasites des plantes. La chitine pourrait aussi servir à enrober les semences parce qu'elle favorise la résistance des graines aux agents fongiques et stimule la croissance du système racinaire et de la tige.

Sur un autre plan, la possibilité de remplacer par des moyens biologiques les herbicides, les insecticides et les fongicides chimiques qui persistent longtemps dans le sol, affectent l'environnement et contaminent les produits récoltés. Plusieurs percées intéressantes ont été effectuées. Citons l'utilisation de la bactospéine, une protéine sécrétée par *Bacillus thurgensis* qui détruit les larves de lépidoptères : chenilles processionnaires du pin, tordeuse des bourgeons de l'épinette, pyrale de la vigne et du maïs. Mentionnant aussi l'utilisation d'*Entomophthora*, un mycète microscopique qui se développe uniquement sur les pucerons.

➤ **Valorisation des déchets**

Les biotechnologies contribuent aussi à valoriser les principales sources de déchets en leur conférant le statut de matières premières pour des productions d'intérêt économique tout en visant à les éliminer utilement et sans danger pour l'environnement. Des essais ont été entrepris sur les espèces de *Pseudomonas* et *bacillus* pour dégrader les hydrocarbures (Regnault, 1990).

Chapitre 2: Techniques d'identification des microorganismes du sol

Le travail traditionnel du microbiologiste a été grandement bouleversé par le développement spectaculaire de la biochimie, de l'immunologie, de la génétique et, plus récemment, par l'invention des techniques de séquençages et d'hybridation moléculaire. Alors qu'elle était autrefois fondée principalement sur l'analyse morphologique des microorganismes, l'identification des microorganismes repose sur l'application d'une série de tests.

1. Méthodes phénotypiques

1.1.Examen morphologique

Les renseignements fournis par l'examen morphologique sont précieux car ils orientent le travail du technologiste. Ils proviennent principalement :

- De l'aspect des cultures effectuées en milieux liquides et solides,
- de l'apparence des colonies microbiennes,
- des transformations macroscopiques des milieux de culture,
- des résultats de la coloration.

1.2. Méthodes biochimiques

Les méthodes biochimiques reposent principalement sur la recherche d'enzymes responsables des réactions biochimiques particulières, sur l'utilisation d'un substrat particulier ou sur la présence de produits spécifiques issus des réactions du métabolisme intermédiaire. Par exemple, on les utilise pour mettre en évidence la fermentation d'un ou plusieurs glucides, la production de H₂S ou de CO₂, la désamination du tryptophane, la présence d'une oxydase, d'une uréase.. La plupart du temps, ce n'est pas l'enzyme elle-même qui est mise en relief mais le produit terminal de la réaction.

Depuis quelque temps, les systèmes d'identification biochimique miniaturisés réduisent considérablement la manipulation du matériel et des cultures et accélèrent l'identification

2. Méthodes moléculaires

Le développement de nouvelles approches moléculaires basées sur l'extraction et la caractérisation de l'ADN extrait de l'environnement (eau, sol, sédiments) a révolutionné l'analyse des communautés microbiennes dans l'environnement, historiquement basée sur des techniques pasteuriennes de mise en culture ou d'observation microscopique. L'aboutissement de ces développements est représenté aujourd'hui par l'ère des approches « OMIQUES », qui offrent la possibilité de caractériser la diversité génétique et fonctionnelle des microorganismes dans leur ensemble, sans a priori, par l'analyse en haut débit des ADN (génomique), ARN (transcriptomique), protéines (protéomique) ou des métabolites (métabolomique) (Bouchez *et al.*, 2017).

A terme, il faut déchiffrer le lien entre la diversité génétique/fonctionnelle de ces communautés afin de comprendre le fonctionnement intégré des écosystèmes. Ceci implique de pouvoir analyser les différentes composantes (densité, diversité, fonctionnalité, activité, interactions) qui caractérisent la communauté microbienne et leur régulation par les facteurs environnementaux. Actuellement, il existe potentiellement quatre niveaux d'intégration pour étudier les communautés microbiennes dans leur environnement (figure 3) :

- ✓ l'analyse de l'ADN des communautés indigènes, qui constitue la génomique environnementale. Les techniques utilisées permettent d'accéder à la densité et la diversité génétique et fonctionnelle des communautés microbiennes ;
- ✓ l'analyse des ARN des communautés indigènes (ensemble des séquences de gènes exprimés), appelée transcriptomique environnementale, qui peut constituer un moyen d'accéder à l'identification des populations ou des fonctions actives sous certaines contraintes environnementales (Ludwig, 1999) ;
- ✓ l'analyse des protéines : l'étude des protéines totales synthétisées à l'échelle de la communauté microbienne, appelée protéomique environnementale qui peut permettre d'accéder à la fonctionnalité des microorganismes. Par rapport au transcriptome, le protéome présente l'intérêt de cibler les enzymes réellement responsables de l'activité de la communauté dans des conditions déterminées ;

- ✓ l'analyse des métabolites: l'étude des métabolites synthétisés par les communautés microbiennes, appelée métabolomique, qui permet l'indentification des produits finaux ou intermédiaires de leur activité. Toutes ces approches peuvent être utilisées pour caractériser un organisme ou une communauté. Dans ce dernier cas, on utilise le préfixe « méta » (Bouchez *et al.*, 2017) (figure 3).

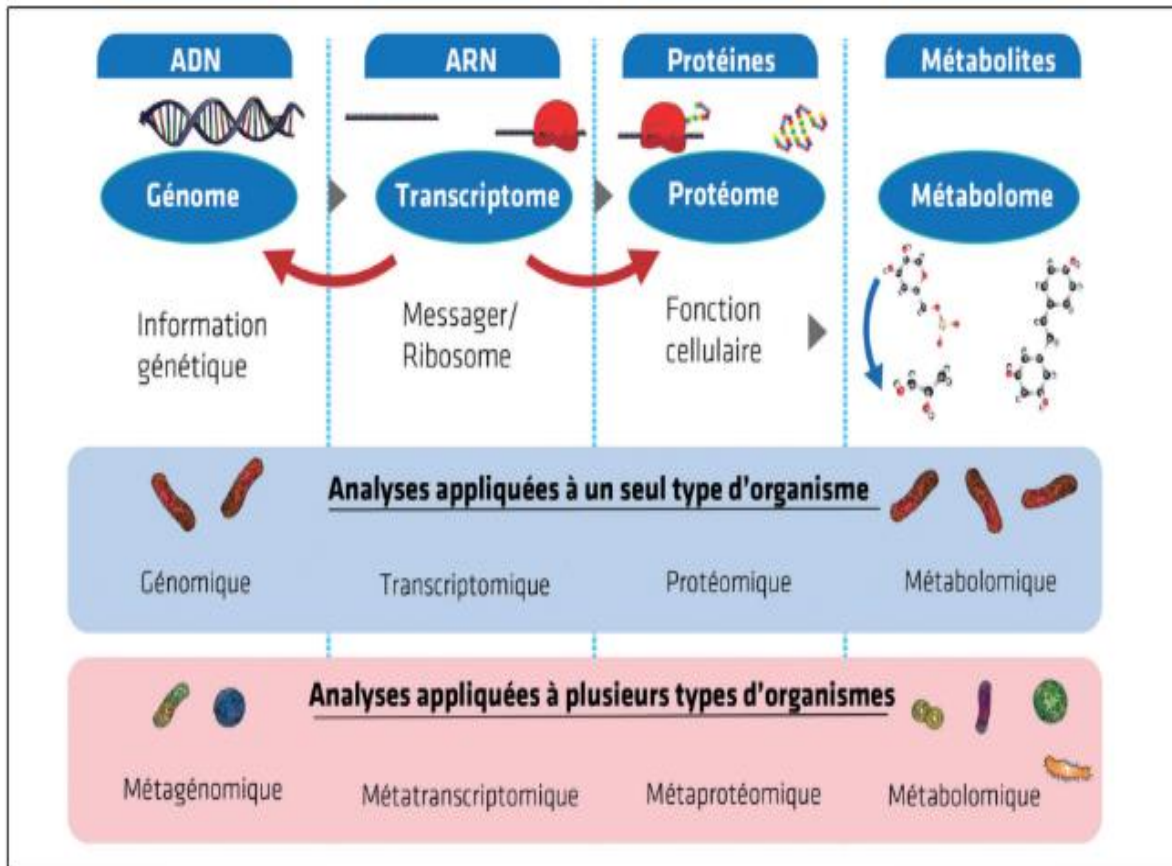


Figure 3 : Différents niveaux d'intégration (ADN, ARN, protéines et métabolites) des techniques de microbiologie moléculaire pour étudier les microorganismes ou les communautés de microorganismes (approches « méta ») (messenger = ARN messenger, Ribosome = ARN ribosomique) (Bouchez *et al.*, 2017)..

Chapitre 3: Interaction des microorganismes dans le sol

Dans un écosystème, une espèce microbienne donnée ne vit jamais seule. Elle partage cet environnement avec d'autres espèces microbiennes, des végétaux et des animaux. Ils forment un ensemble dynamique au sein duquel le comportement de chaque groupe, de chaque espèce est influencé par celui des autres. Ces relations complexes, directes ou indirectes, positives ou négatives influencent le développement des microorganismes.

1. Relation entre les microorganismes

Il existe un très grand nombre de relations et d'interactions. On se limitera à la description de grands types de relations qui s'établissent entre différentes espèces microbiennes et qui peuvent affecter ou stimuler leur développement :

1.1.Neutralisme

Une relation dans laquelle deux populations microbiennes, dans un milieu donné, peuvent se développer sans s'affecter l'une l'autre. Les deux espèces microbiennes présentent des besoins nutritifs différents; elles ne sont pas en compétition pour les mêmes nutriments et peuvent se développer côte à côte, de plus, les produits terminaux du métabolisme de l'une ne sont pas inhibiteurs de la croissance de l'autre, et réciproquement

1.2.Compétition

Une interaction négative où deux (ou plusieurs) espèces occupent le même habitat et ont besoin, par exemple, de la même nourriture. Souvent l'espèce qui est la plus affectée par cette compétition est éliminée, tandis que l'espèce qui survit prospère.

1.3.Parasitisme

Une association où seul un des membres tire profit de la mise en commun. Ces relations sont dites parasitaires. L'établissement du lien permet au parasite de satisfaire ses besoins nutritifs.

1.4.Mutualisme

Une relation de coopération réciproque et obligatoire entre deux partenaires. Nombreuses sont les espèces bactériennes qui établissent ce type de relations nutritionnelles pour assurer leur survie.

1.5. Commensalisme

Une relation qui profite à l'un alors que l'autre n'est affecté ni positivement ni négativement. Dans ce cas, une espèce rend possible le développement de l'autre en mettant à sa disposition des éléments nutritifs qui lui sont indispensables ou modifiant les conditions physique du milieu

1.6. Ammensalisme

Quand s'établit cette relation entre deux espèces microbiennes vivant dans le même milieu, le développement d'une espèce se trouve affecté par la présence de l'autre. C'est la principale forme d'association négative rencontrée dans le monde microbien.

La plupart du temps, l'ammensalisme repose sur la production, par une espèce donnée, d'une substance qui provoque la mort d'une autre espèce. C'est le cas des microorganismes qui produisent des antibiotiques ou d'autres substances chimiques à pouvoir bactéricide ou bactériostatiques (Raaijmakers *et al.*, 2002).

2. Interaction avec les végétaux

En effet le « microbiome végétal » est considéré comme « le deuxième génome des plantes », en raison du grand nombre de caractères cruciaux qu'il fournit pour la survie des plantes dans leur environnement naturel. Les plantes interagissent étroitement avec les microbes à travers leurs racines et leurs surfaces foliaires. Les microbes qui interagissent avec les plantes peuvent être largement divisés en deux classes : les microbes qui vivent à la surface des plantes, appelés épiphytes, et ceux colonisant les tissus internes des plantes, appelés endophytes (Haas *et al.*, 2005).

- La majeure partie des microorganismes vivent dans la rhizosphère, cet espace du sol en contact ou à proximité des racines des végétaux. Dans cette zone, les microorganismes peuvent échanger des substances avec les plantes. Certaines espèces profitent des substances extraites du sol par les plantes ou produites lors de leurs processus métaboliques.
- D'autres espèces apportent aux végétaux des composés qu'ils ne peuvent synthétiser eux même ; c'est le cas des nitrates fournis par les bactéries fixatrices d'azote comme *Rhizobium*.

- Les végétaux tirent aussi profit des relations symbiotiques qu'ils établissent avec de nombreuses espèces de mycètes formant des mycorhizes. On distingue les ectomycorhizes et les endomycorhizes.
- Les microorganismes n'ont toutefois pas qu'un effet bénéfique sur la fertilité du sol, la croissance des végétaux ou l'abondance des récoltes. Des bactéries, des mycètes et des virus peuvent infecter certaines plantes et causer des dommages importants aux racines, aux feuilles ou aux fleurs. Citons la maladie de la galle du collet causée par *Agrobacterium*, la roille des haricots et du coton causées par *Pseudomonas phaseolicola* et *Xantomonas malvacearum* respectivement, l'ergot du seigle et des autres céréales provoquée par *Claviceps purpureae*, le mildiou de la pomme de terre causé par *Phytophthora infestans*, ou la mosaïque de tabac causée par le virus de la mosaïque.

2.1. Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR)

Les bactéries de la rhizosphère favorisent la croissance des plantes et les protègent contre les attaques de pathogènes par divers mécanismes. Ceux-ci impliquent la bio-fertilisation, la stimulation de la croissance des racines, la rhizoremédiation, le contrôle du stress abiotique et le contrôle des maladies. Ces mécanismes sont bien documentés pour les rhizobactéries appartenant aux *Proteobacteria* et *Firmicutes*, (*Pseudomonas* et *Bacillus*) (Cavaglieri *et al.*, 2005).

Un large éventail de bactéries dans la rhizosphère favorise la croissance des plantes, orchestrés par leur capacité à communiquer avec les plantes à l'aide de signaux chimiques. Ces bactéries améliorent la croissance des plantes en produisant une variété de composés. Il s'agit notamment de molécules qui régulent la croissance des plantes appelées phytohormones et des composés qui stimulent la production de phytohormones par les plantes hôtes. La production de composés organiques volatils, une classe diversifiée de composés hétérocycliques qui stimulent les réponses des plantes au stress. De plus, certaines bactéries sécrètent des composés qui inhibent la croissance des pathogènes fongiques des plantes. L'utilisation de ces composés en agriculture est un domaine de recherche très important (Somers *et al.*, 2004).

D'autre part, certaines bactéries et endophytes de la rhizosphère pourraient atténuer l'impact négatif du stress thermique sur les plantes et augmente la capacité de ces dernières à croître à différentes températures. Un exemple intéressant est la souche de *Burkholderia phytofirmans* PsJN, qui améliore la tolérance des plantes à la chaleur dans la tomate, au froid dans la vigne, à la sécheresse dans le blé et au sel et au gel dans l'arabette (Gupta *et al.*, 2000).

2.2.Les nodules racinaires

Les bactéries qui interviennent dans le processus de transformation de l'azote de l'air appartiennent aux genres *Rhizobium*, *Azotobacter* et *Frankia*. Elles vivent en symbiose avec les cellules des racines après y avoir pénétrer et induisent la formation d'amas cellulaires particuliers appelés nodules (figure 3). Elles y bénéficient des éléments puisé dans le sol par la plante mais lui donnent, en contrepartie, une partie des nitrates qu'elles ont fabriqués à partir de l'azote de l'air diffusant dans le sol.

La fixation symbiotique de l'azote est assurée par des *Rhizobium*. Ces bactéries pénètrent dans les poils absorbants des radicelles des légumineuses et induisent la formation d'un filament infectieux. Ce filament s'enfonce dans le tissu radiculaire profond et y induit les bactéries. Elles y stimulent la multiplication des cellules de la racine ce qui entraîne la formation de nodules. Dans ces structures, identiques à des tumeurs, les bactéries captent et fixent l'azote de l'air diffusant dans le sol et le transforment en nitrate assimilable par la plante (Fujishige *et al.*, 2006).

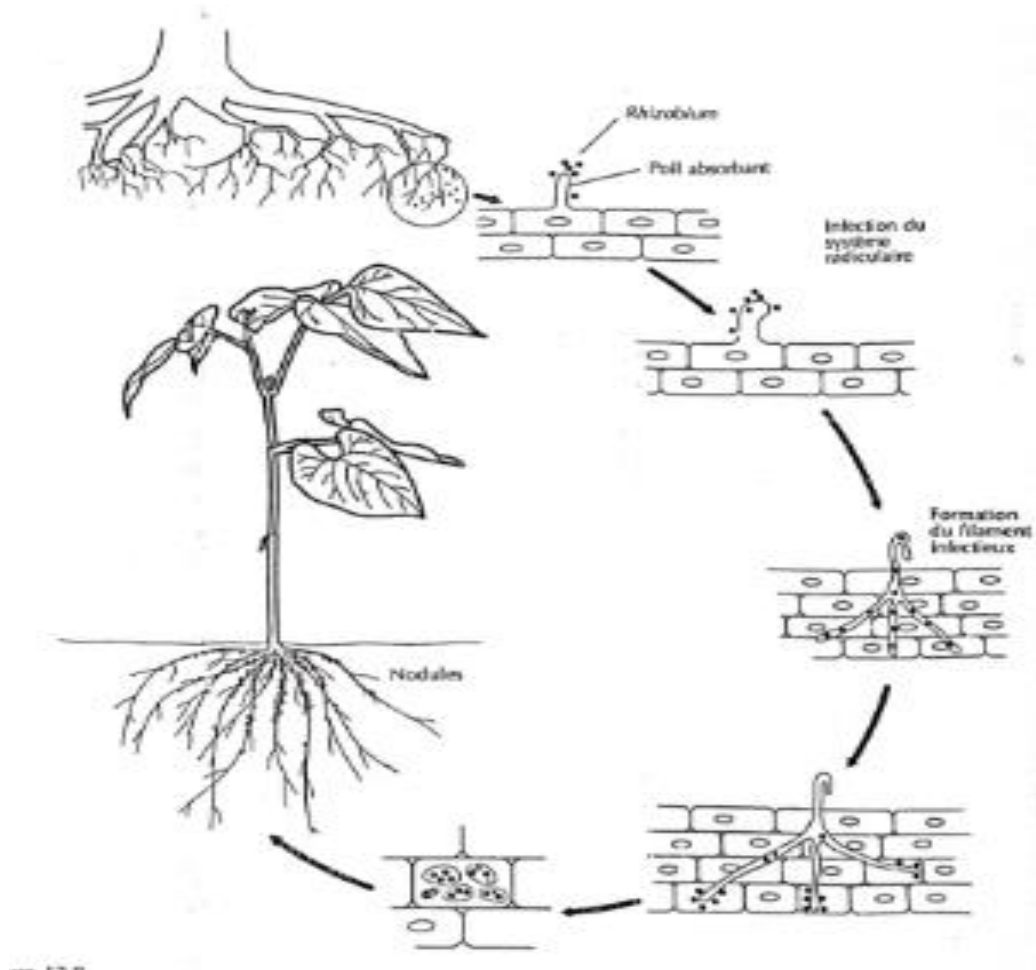


Figure 4 : Fixation symbiotique de l'azote (Regnault, 1990)

2.3. L'association mycorhizienne

Le terme mycorhize a été utilisé pour la première fois en 1885 par Frank pour décrire les structures racinaires modifiées de certains arbres forestiers pour s'étendre par la suite à couvrir une gamme d'associations symbiotiques entre les champignons et les racines des plantes. Les mycorhizes (signifiant mycètes et racines) sont des relations de mutualisme qui se développent entre environ 80% de toutes les plantes terrestres et un nombre limité d'espèces fongiques filamenteuses. Ces relations impliquent le transfert des nutriments dans les deux sens. Le champignon transfère les nutriments inorganiques, en particulier, le phosphore et l'azote, du sol à la plante, et cette dernière transfère à son tour principalement, des glucides. Dans les environnements humides, les champignons mycorhiziens augmentent la disponibilité des nutriments, en particulier le phosphore. Alors que dans les environnements arides, où les nutriments ne limitent pas la croissance des plantes, les mycorhizes aident à l'absorption d'eau.

Les associations mycorhiziennes peuvent être divisées en plusieurs types de base en fonction de leurs caractéristiques morphologiques et des espèces fongiques et végétales impliquées. On distingue les ectomycorhizes et les endomycorhizes (Tortora *et al.*, 2010)

➤ **Les ectomycorhizes**

Résultent du développement du mycète à l'extérieur des racines. Elles permettent l'absorption par les racines des plantes de plus de plus grandes quantités de minéraux et contrôlent les échanges entre les racines et le sol. Elles sont associées à la plupart des arbres des forêts des régions tempérées, en particulier les conifères, les chênes et les hêtres. Quand ces arbres vivent dans les sols dépourvus de mycètes formant les ectomycorhizes, leur croissance est plus lente; ils sont plus petits, plus sensibles aux maladies et dépérissent plus facilement.

➤ **Les endomycorhizes**

Sont formées par le développement du mycète symbiote à l'intérieur de la racine, entre les cellules. Un exemple de ce second genre d'association est celui qui survient entre certains mycètes et les graines des orchidées. Ces graines sont dépourvues de presque toute substance de réserve et ne peuvent germer que lorsqu'elles sont colonisées par des mycètes qui leur fournissent les éléments nutritifs indispensables à leur développement.

2.4. *Agrobacterium* et maladie de la galle du collet

De toute évidence, certaines interactions microorganisme-plante sont bénéfiques pour les deux partenaires. Cependant, d'autres impliquent des agents pathogènes microbiens qui nuisent ou même tuent leur hôte. *Agrobacterium tumefaciens* est une α -Proteobacteria étudiée intensivement depuis plusieurs décennies.

Le microorganisme infecte son hôte à travers une porte d'entrée (plaie ou blessure). *A. tumefaciens* n'induit la formation de tumeurs que s'il contient un plasmide appelé le plasmide Ti (Ti pour tumor inducing: induction de tumeur) qui code pour les gènes d'infection et de virulence. Parmi ces gènes, on trouve 21 gènes vir (vir pour virulence), trouvés dans six opérons distincts. Les gènes vir ne sont pas exprimés lorsque *A. tumefaciens* vit de façon saprophyte dans le sol. Ils sont induits par la présence de composés phénoliques et de monosaccharides végétaux dans un environnement acide (pH 5,2 à 5,7) et frais (inférieur

à 30°C). Après l'infection, une partie du plasmide Ti appelée ADN transféré (ADN-T) est intégrée dans le génome de la plante sous l'action de certains gènes vir. L'ADN-T porte les gènes pour la formation de tumeurs et également pour la synthèse d'un certain nombre d'acides aminés modifiés appelés opines. Ces dernières sont produites par les cellules végétales transformées par l'ADN-T et sont une source de carbone et d'azote, et parfois de phosphate, pour les cellules parasitaires d'*A. tumefaciens*. De plus, l'ADN-T dirige la surproduction de phytohormones qui provoquent une croissance et une reproduction non régulées des cellules végétales, générant ainsi une tumeur.

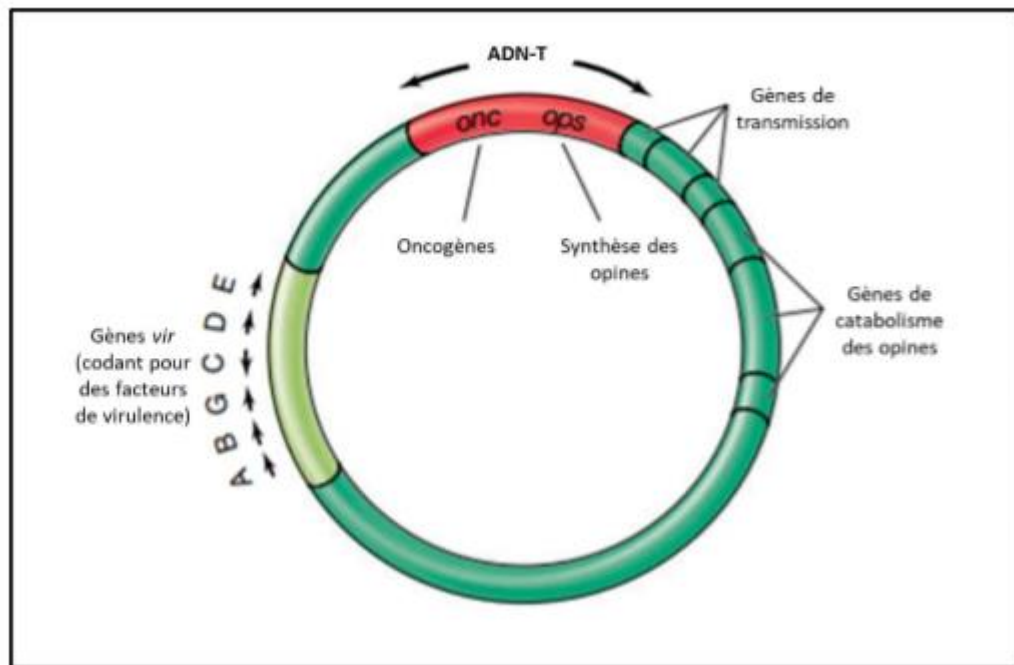


Figure 5 : Structure du plasmide Ti d'*Agrobacterium tumefaciens*. L'ADN-T est la région transférée à la plante. Les flèches indiquent la direction de transcription de chaque gène. L'ensemble du plasmide Ti est d'environ 200 kilobases (Kpb) d'ADN et l'ADN-T est d'environ 20 Kpb (Madigan *et al.*, 2018).

Chapitre 4: Intervention des microorganismes dans les cycles biogéochimique

Les micro-organismes sont des acteurs clés dans de nombreux processus écologiques essentiels tels que le cycle biogéochimique du carbone, de l'azote et du soufre où leurs activités influencent directement toutes les vies sur Terre.

Au cours de ces cycles, les différents éléments chimiques du biotope, pénètrent dans les communautés biotiques par l'intermédiaire des végétaux photosynthétiques ou des organismes chimiolithotrophes, circulent à travers les chaînes alimentaires, avant de retourner sous forme simple dans le sol et dans l'eau ou d'être rejetés dans l'air.

1. Cycle du carbone

Le cycle du carbone est le plus important des cycles biogéochimiques. À l'échelle du globe, le carbone (C) circule comme CO_2 (forme gazeuse) à travers tous ses principaux réservoirs. Les formes oxydées du carbone (CO_2 , carbonate, bicarbonate) sont réduites en composés organiques $(\text{CH}_2\text{O})_n$ et par la suite ces derniers peuvent être oxydés pour revenir à la case de départ, principalement sous l'action des micro-organismes (Figure 6). Les principaux réservoirs du carbone sur la Terre sont : les roches et les sédiments, les océans, les hydrates de méthane, les combustibles fossiles, la biosphère terrestre et la biosphère aquatique.

Le cycle biologique du carbone est contrôlé par deux phénomènes, celui de la photosynthèse et de la décomposition terrestre et marine. Deux formes gazeuses du carbone qui dominent le cycle biologique du carbone, le CO_2 et le CH_4 .

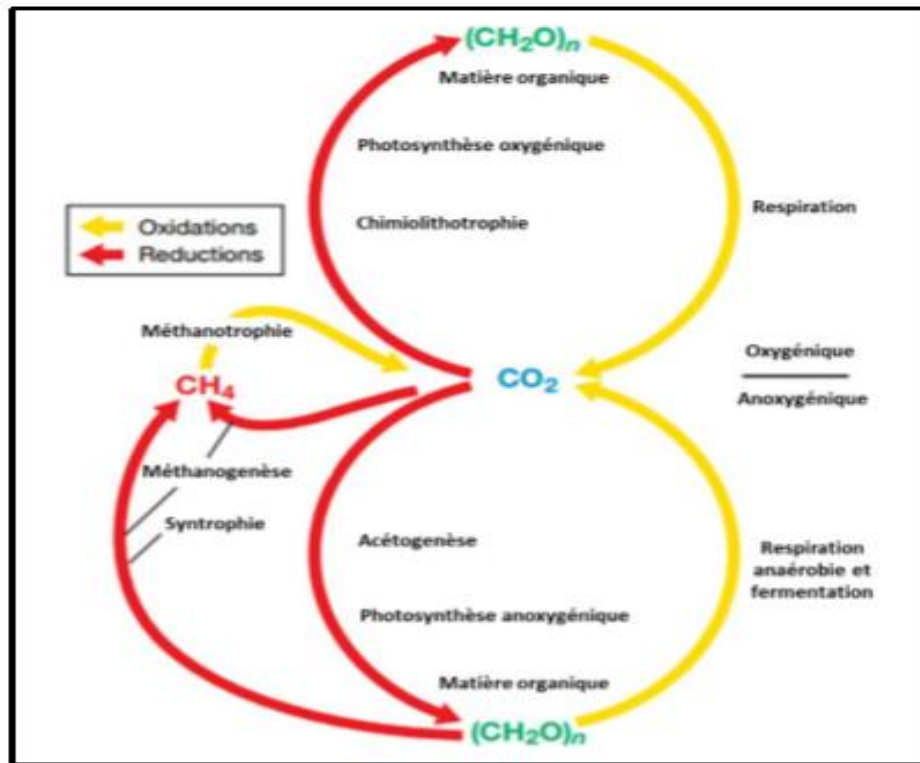


Figure 6 : Cycle redox du carbone. Le diagramme illustre les processus d'autotrophie et d'hétérotrophie (Madigan *et al.*, 2018).

1.1. La fixation du CO_2

Les nouveaux composés organiques ne sont synthétisés biologiquement sur Terre que par fixation du CO_2 par les phototrophes et les chimiolithotrophes. Il existe deux groupes d'organismes capables de réaliser la photosynthèse oxygénique: les plantes et les micro-organismes. Les plantes sont les organismes phototrophes dominants des environnements terrestres, tandis que les micro-organismes phototrophes dominent dans les environnements aquatiques. Les phototrophes et les chimiolithotrophes anoxygéniques produisent également des composés organiques, mais dans la plupart des environnements, la contribution de ces organismes à l'accumulation nette de la matière organique n'est pas significative en comparaison avec celle des phototrophes oxygéniques.

1.2. Décomposition

La deuxième étape du cycle du carbone est la dégradation de la matière organique par le processus d'oxydation permettant la libération des gaz carboniques CO_2 et CH_4 . Le dioxyde de carbone, dont la plupart est d'origine microbienne, est produit par des respirations aérobies et anaérobies. Bien que les plantes et les animaux y participent, les microorganismes sont ceux qui jouent le rôle principal. Le méthane est produit dans les environnements anoxiques par la méthanogenèse.

Pour satisfaire leurs besoins énergétiques, les chimiohétérotrophes, ainsi que les plantes, oxydent la matière organique par respiration cellulaire au cours de laquelle le CO_2 est émis dans l'atmosphère. Cependant, la plus grande partie du carbone demeure dans leurs organismes. Après leur mort, toute cette matière organique, dont la plus grande partie est végétale de nature cellulosique ou ligneuse, retourne à la terre. À ce niveau, plusieurs bactéries spécialisées aérobies ou anaérobies interviennent dans la décomposition comme *Pseudomonas*, bactéries cellulolytiques (*Cytophaga*), pectinolytiques, dénitrifiantes, actinomycètes et *Bacillus* conduisant ainsi à la formation de l'humus. Les champignons du sol jouent un rôle majeur dans la décomposition des résidus végétaux contenant de la lignine, de la cellulose et de l'hémicellulose. En outre, il a été démontré que de nombreux groupes de bactéries, y compris les membres des *Proteobacteria*, les actinomycètes, les *Firmicutes* et les *Bacteroïdes*, produisent des enzymes capables de dégrader ces polymères végétaux.

La minéralisation de la matière organique peut avoir lieu aussi dans les fonds marins, les vases des étangs et des rivières. Le méthane est produit dans les environnements anoxiques par les méthanogènes à partir de la réduction du CO_2 avec de l'hydrogène (H_2) ou de la transformation de l'acétate (CH_3COOH) en méthane (CH_4) et CO_2 . Le méthane est généré dans les sols humides et riches en carbone organique au cours de processus anaérobies, y compris la fermentation par des bactéries suivie de la respiration anaérobie par un groupe spécifique d'archées, dénommées archées méthanogènes. La voie de méthanogenèse la plus courante utilise le CO_2 comme substrat, mais il existe d'autres mécanismes impliquant des composés méthylés ou de petits acides organiques tels que l'acétate. Le méthane produit dans les habitats anoxiques est insoluble et se diffuse le plus souvent rapidement dans les environnements bien oxygénés où il est soit rejeté dans l'atmosphère ou oxydé en CO_2 par les méthanotrophes qui sont des α et γ -*Proteobacteria* spécialisées. Par conséquent, la plupart du

carbone des composés organiques retourne finalement au CO₂.

La photosynthèse et la respiration ont lieu aussi dans les milieux aquatiques, où le CO₂ dissout est fixé par les organismes responsables. Inversement, le CO₂ est libéré par respiration et en se dissolvant dans l'eau, produit de l'acide carbonique qui réagit avec le carbonate de calcium (CaCO₃) des sédiments. Cette réaction produit des ions carbonates dissous qui seront utilisés par les autotrophes océaniques comme source de carbone. De plus, comme les organismes terrestres, après la mort des organismes aquatiques, ils sont dégradés par les bactéries et le CO₂ réintègre le cycle.

Parallèlement au cycle du carbone, se juxtapose le cycle de l'oxygène : production de l'oxygène moléculaire au cours de l'étape de la fixation du CO₂ puis dans la seconde étape de l'oxydation des composés organiques, l'oxygène moléculaire joue le rôle d'accepteur final des électrons.

2. Cycle de l'azote

Aucun autre élément essentiel à la vie ne prend autant de formes dans le sol que l'azote (tableau 1), où les transformations entre ces formes sont principalement médiées par des microorganismes (tableau 2).

La microbiologie du sol joue donc encore un autre rôle crucial dans le fonctionnement des écosystèmes, particulièrement dans la plupart des écosystèmes terrestres. L'azote limite la croissance des plantes, et donc la production primaire nette est en fonction de l'importance de l'activité des microorganismes transformant l'azote en formes utilisables par les plantes. La compréhension des transformations de l'azote assurées par les activités des microorganismes du sol est essentielle pour une bonne gestion de la santé et la productivité des écosystèmes. La figure 7 et le tableau 3 résument les différentes étapes du cycle de l'azote.

Tableau 1 : Principales formes d'azote dans le sol (Paul, 2014).

Nom	Formule chimique
Nitrate	NO_3^-
Dioxyde d'azote (g)	NO_2
Nitrite	NO_2^-
Acide nitreux (g)	NO
Oxyde nitreux (g)	N_2O
Diazote (g)	N_2
Ammoniac (g)	NH_3
Ammonium	NH_4^+
Azote organique	R-NH_2

(g) : gaz

Tableau 2 : Processus clés et microorganismes du cycle d'azote (Madigan *et al.* 2018)

Processus	Exemple de microorganismes
Nitrification ($\text{NH}_4^+ \longrightarrow \text{NO}_3^-$)	
$\text{NH}_4^+ \longrightarrow \text{NO}_3^-$	<i>Nitrospira</i> spp. (Commamox)
$\text{NH}_4^+ \longrightarrow \text{NO}_2^-$	<i>Nitrosomonas</i> , <i>Nitrosopumilus</i> (Archaea)
$\text{NO}_2^- \longrightarrow \text{NO}_3^-$	<i>Nitrobacter</i>
Dénitrification ($\text{NO}_3^- \longrightarrow \text{N}_2$)	<i>Bacillus</i> , <i>Paracoccus</i> , <i>Pseudomonas</i>
Fixation de N₂ ($\text{N}_2 + 8\text{H} \longrightarrow 2\text{NH}_3 + \text{H}_2$)	
Libres	
Aérobies	<i>Azotobacter</i> , <i>Cyanobacteria</i>
Anaérobies	<i>Clostridium</i> , bactéries phototrophes vertes et pourpres, <i>Methanobacterium</i> (Archaea)
Symbiotiques	<i>Rhizobium</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Frankia</i>
Ammonification (azote organique $\longrightarrow \text{NH}_4^+$)	Plusieurs types d'organismes peuvent être impliqués
Anammox ($\text{NO}_2^- + \text{NH}_3 \longrightarrow 2\text{N}_2$)	<i>Brocadia</i>

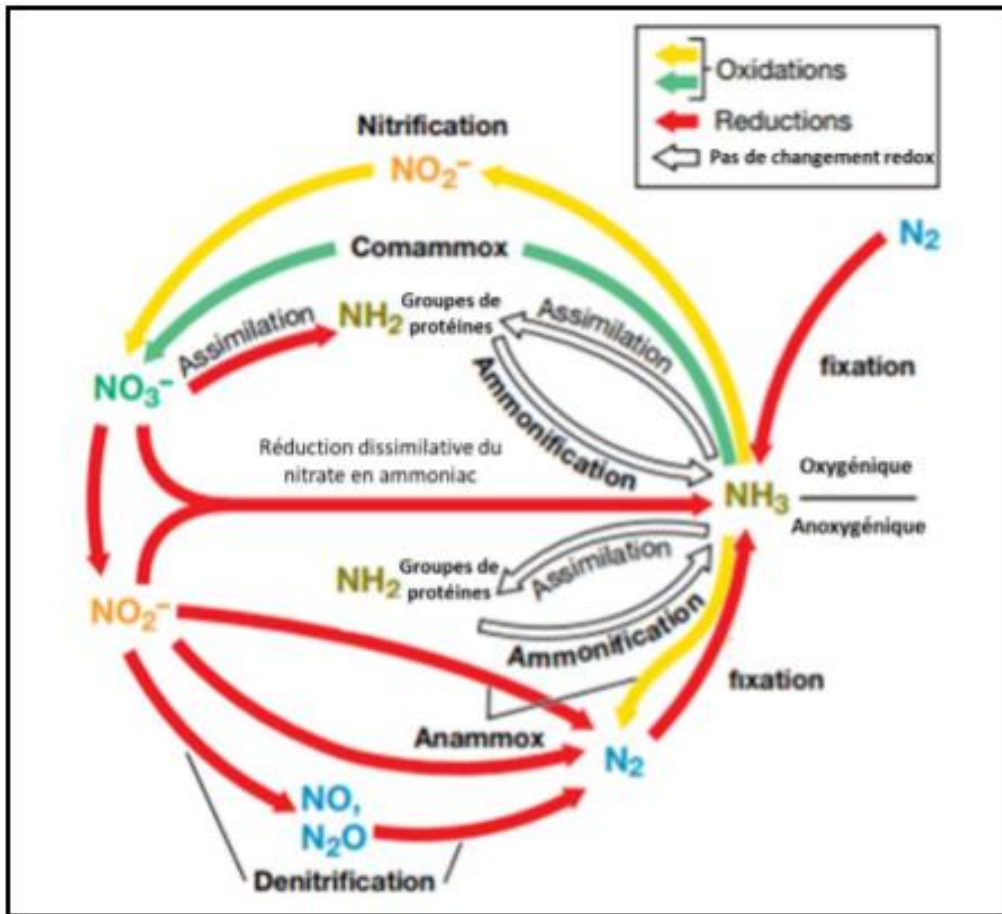


Figure7: Cycle d'oxydoréduction de l'azote (Madigan *et al.*, 2018).

Anammox, anaerobic ammonium oxidation (oxydation anaérobie de l'ammonium);
 Comammox, complete ammonia oxidiser (organisme pouvant réaliser l'oxydation complète de l'ammoniac).

Tableau 3 : Etape du cycle de l'azote (Hayatsu *et al.*, 2008).

Etapes	Définition
Fixation	Transformation de l'azote moléculaire de l'air en ammoniac et en ions ammonium
Nitrification	Transformation de l'ammonium en nitrites puis en nitrates
Dénitrification	Transformation de nitrates en l'azote moléculaire
Assimilation	Incorporation de l'azote des nitrates dans les acides aminés et les autres composés organiques azotés
Ammonification	Transformation de l'azote organique en azote ammoniacal

2.1. Fixation d'azote

L'azote atmosphérique (N₂) est la forme la plus stable et constitue le réservoir majeur de l'azote sur Terre. Cependant, seulement un nombre relativement faible de bactéries et d'archées, possédant l'enzyme nitrogénase, sont capables d'utiliser le N₂ comme source d'azote par un processus dépendant de l'énergie appelé la fixation de l'azote pour former de l'ammoniac selon la réaction suivante :



Ce dernier peut ensuite être assimilé et intégrer la chaîne alimentaire. La nitrogénase est un complexe enzymatique qui est composé de deux protéines (la dinitrogénase et la dinitrogénase réductase).

Les bactéries qui utilisent le N₂ comme seule source d'azote sont appelées diazotrophes. Ces bactéries peuvent être des phototrophes, des lithotrophes ou des hétérotrophes, et elles sont représentées par des aérobies obligatoires et des anaérobies facultatives et obligatoires. Cette diversité métabolique permet aux diazotrophes d'exercer leur fonction dans une grande variété d'environnements.

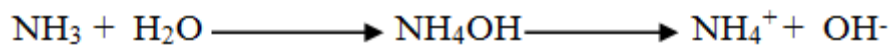
Deux catégories de bactéries fixent l'azote atmosphérique; les bactéries libres dans le sol et celles vivant en associations symbiotiques. La première catégorie se trouve en forte concentration dans la rhizosphère (la partie du sol qui est directement en contact avec les racines des plantes). Parmi les bactéries de ce groupe on trouve des aérobies comme *Azotobacter* et *Beijerinckia*, des cyanobactéries photosynthétiques et des anaérobies strictes comme *Clostridium pasteurianum*. Bien que la fixation biologique de l'azote est un processus limité aux procaryotes des domaines *Archaea* et *Bacteria*, il existe de nombreux exemples d'associations symbiotiques qui se sont développées entre les eucaryotes et les procaryotes qui couvrent les besoins des eucaryotes en azote. La fixation d'azote est souvent réalisée par des bactéries endophytes dans des associations symbiotiques avec des plantes. Il existe deux grands groupes fonctionnels d'endosymbiontes diazotrophes. Le premier est constitué des bactéries qui induisent leur plante hôte à former des structures appelées les nodules racinaires, dans lesquels ils prolifèrent et sécrètent des quantités importantes d'azote au cours de la croissance de la plante. Ces dernières fixent l'azote atmosphérique qui gagnera la matière organique des plantes et ne sera libéré qu'après la mort cellulaire. Une autre association entre les bactéries fixatrices d'azote et des eucaryotes peut avoir lieu à travers l'association d'un mycète et une algue « cyanobactéries »; c'est les lichens dont l'apport en azote est important.

En effet, l'enzyme clé dans le processus de fixation d'azote, la nitrogénase, est extrêmement sensible à la dénaturation par l'oxygène. Par conséquent, les bactéries aérobies fixatrices d'azote ont développé divers mécanismes de protection. Certaines cyanobactéries diazotrophes produisent des cellules spécialisées appelées hétérocystes dans des conditions de fixation d'azote (Figure 7). Les hétérocystes ne se divisent pas comme les cellules végétatives voisines, ne fixent pas le CO₂, et utilisent l'énergie lumineuse pour fournir l'énergie nécessaire à la fixation d'azote. D'autres bactéries comme *Azotobacter*, métabolise très rapidement l'oxygène ce qui réduit au minimum sa diffusion intracellulaire.

2.2. Ammonification

L'ammoniac (NH₃) est libéré lors de la décomposition des composés organiques azotés tels que les acides aminés et les nucléotides, un processus appelé ammonification. Durant la décomposition microbienne de la matière organique et sous l'action des enzymes de désamination, les composés azotés perdent leurs groupements amines. Ces derniers sont convertis en ammoniac. Dans un sol sec ou à pH alcalin, le NH₃, qui est un gaz, s'échappe

rapidement. Mais dans un sol humide et à pH neutre sa dissolution conduit à la formation des ions d'ammonium (NH_4^+) selon la réaction présentée ci-dessous. Ces ions sont rapidement recyclés et utilisés par les plantes et les microorganismes.



2.3.Nitrification

La nitrification est l'oxydation microbienne de l'ammoniac en formes moins réduites, principalement les nitrites (NO_2^-) puis les nitrates (NO_3^-). La nitrification a longtemps été considérée comme un processus obligatoire en deux étapes au cours duquel certaines espèces oxydent le NH_3 en NO_2^- , puis d'autres espèces oxydent le NO_2^- en NO_3^- . Nous savons maintenant que les archées et les bactéries hétérotrophes peuvent également participer à la nitrification, bien que la nitrification autotrophe semble être le processus dominant dans la plupart des sols. L'oxydation de NH_3 en nitrite (NO_2^-) *via* l'hydroxylamine (NH_2OH) est réalisée par des groupes spécifiques de bactéries autotrophes et d'archées, principalement du genre *Nitrosomonas*. Une oxydation supplémentaire du nitrite en nitrate est effectuée seulement par quelques groupes de bactéries. Il s'agit notamment de *Nitrobacter* (α *Proteobacteria*) et *Nitrolancea hollandica*. Avant l'an 2000, les bactéries nitrifiantes étaient considérées comme une seule famille appelée *Nitrobacteraceae*, définie par leur capacité caractéristique à oxyder l'ammoniac ou les nitrites. Les premiers travaux en 1892 ont classé les genres oxydant l'ammoniac des *Nitrobacteraceae* en fonction de la forme des cellules et de l'arrangement des membranes intracytoplasmiques. Cela a donné cinq genres : *Nitrosomonas*, *Nitrospira*, *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus* et *Nitrosovibrio*. Cependant, des travaux récents, basés principalement sur l'analyse d'ARNr 16S, placent des bactéries terrestres nitrifiantes dans la sous-classe des β -*Proteobacteria* (Figure 7).

L'ammoniac peut être oxydé dans des conditions anoxiques dans un processus appelé anammox. Les bactéries anammox sont affiliées à cinq genres (*Brocadia*, *Kuenenia*, *Scalindua*, *Anammoxoglobus* et *Jettenia*) dans une seule famille phylogénétiquement cohésive (*Brocadiaceae*) au sein des *Planctomycetes*. Dans la réaction anammox, le NH₃ est oxydé par voie anaérobie avec NO₂⁻ comme accepteur d'électrons, formant le N₂ comme produit final, qui est libéré dans l'atmosphère. Bien qu'il soit un processus majeur dans les eaux usées et dans les bassins marins et les sédiments anoxiques, l'anammox n'est pas un processus important dans les sols aérés.

2.4. Dénitrification

La dénitrification est la réduction du nitrate du sol en azote gazeux NO, N₂O et N₂. La dénitrification est le seul point du cycle d'azote où ce dernier rentre dans l'atmosphère sous forme de N₂; il sert ainsi à fermer le cycle global. En règle générale, les dénitrifiants constituent 0,1 à 5% de la population cultivable du sol et jusqu'à 20% de la biomasse microbienne totale, en utilisant les nitrites, les nitrates et l'oxyde nitreux comme accepteurs terminaux d'électrons au cours de la respiration anaérobie. L'objectif de la dénitrification est de générer de l'énergie (ATP) par phosphorylation à travers le transport d'électrons *via* le système cytochrome dont la voie générale est la suivante :



Chaque étape est assurée par des enzymes individuelles dans l'ordre suivant : nitrate réductase, nitrite réductase, oxyde nitrique réductase et oxyde nitreux réductase. Ces enzymes sont inhibées par la présence de l'oxygène. La dénitrification a lieu lorsque l'oxygène n'est plus disponible pour servir d'accepteur final d'électrons. Ceci a lieu dans les sols engorgés d'eau, où peu d'oxygène est disponible. La dénitrification est effectuée par un large éventail de bactéries du sol, notamment des organotrophes, des chimio et des photolithotrophes, des thermophiles, des halophiles et divers agents pathogènes. Dans le sol, la plupart des dénitrifiants cultivables sont des anaérobies facultatifs appartenant à seulement 3 à 6 genres, principalement *Pseudomonas* et *Alcaligenes*, et dans une moindre mesure, *Bacillus*, *Agrobacterium* et *Flavobacterium*.

3. Cycle du soufre

La plupart des réserves mondiales du soufre sont au niveau de la lithosphère, d'où il est lentement libéré par les processus d'altération. Le soufre est un composant essentiel des acides aminés. Il est également un composant de nombreux minéraux et ne semble pas limiter la croissance microbienne dans le sol, bien que certaines plantes puissent faire face à des carences.

Les transformations microbiennes du soufre sont encore plus complexes que celles de l'azote en raison du grand nombre de ses états d'oxydation et du fait que plusieurs transformations du soufre se produisent également spontanément (tableau 4). Les bactéries anaérobies spécialisées du sol appartenant à de plusieurs phylums (*δ-Proteobacteria*, *Firmicutes* et *Nitrospirae*) et les archées peuvent réduire le sulfate (SO_4^{2-}) en sulfure *via* le sulfite (SO_3^{2-}) dans une réaction dissimilatrice, avec de simples composés organiques ou H_2 agissant comme donneurs d'électrons. Habituellement, ce processus se produit dans les sols engorgés d'eau (y compris les rizières) et les sédiments donnant l'odeur familière « d'œufs pourris ».

Le sulfure est oxydé en soufre élémentaire dans le sol par des bactéries autotrophes anaérobies photosynthétiques: les bactéries vertes sulfureuses appartenant au phylum *Chlorobi* et les bactéries pourpres sulfureuses des *γ-Proteobacteria*. Les protéobactéries β et γ microaérophiles non photosynthétiques, *Thiobacillus* et *Beggiatoa*, peuvent oxyder le sulfure à l'aide de simples composés organiques. Les différentes transformations ayant lieu au cours du cycle de soufre sont présentées dans le tableau 4 et la figure 8.

Tableau 4 : Processus clés et microorganismes du cycle du soufre (Madigan *et al.*, 2018).

Processus	Exemple de microorganismes
Oxydation ($\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{S}^\circ \rightarrow \text{SO}_4^{-2}$)	
Aérobie	Bactéries sulfureuses chimolithotrophes (<i>Thiobacillus</i> , <i>Beggiatoa</i> , plusieurs autres)
Anaérobie	Bactéries phototrophes vertes et pourpres, quelques chimolithotrophes
Réduction du sulfate (anaérobie) ($\text{SO}_4^{-2} \rightarrow \text{H}_2\text{S}$)	<i>Desulfovibrio</i> , <i>Desulfobacter</i> , <i>Archaeoglobus</i> (Archaea)
Réduction du soufre (anaérobie) ($\text{S}^\circ \rightarrow \text{H}_2\text{S}$)	<i>Desulfuromonas</i> , plusieurs <i>Archaea</i> hyperthermophiles
Dismutation ($\text{S}_2\text{O}_3^{-2} \rightarrow \text{H}_2\text{S} + \text{SO}_4^{-2}$)	<i>Desulfovibrio</i> , et autres
Oxydation ou réduction du sulfure des composés organiques ($\text{CH}_3\text{SH} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S}$) (DMSO \rightarrow DMS)	Plusieurs organismes peuvent être impliqués
Dissimilation (Soufre organique \rightarrow H_2S)	Plusieurs organismes peuvent être impliqués

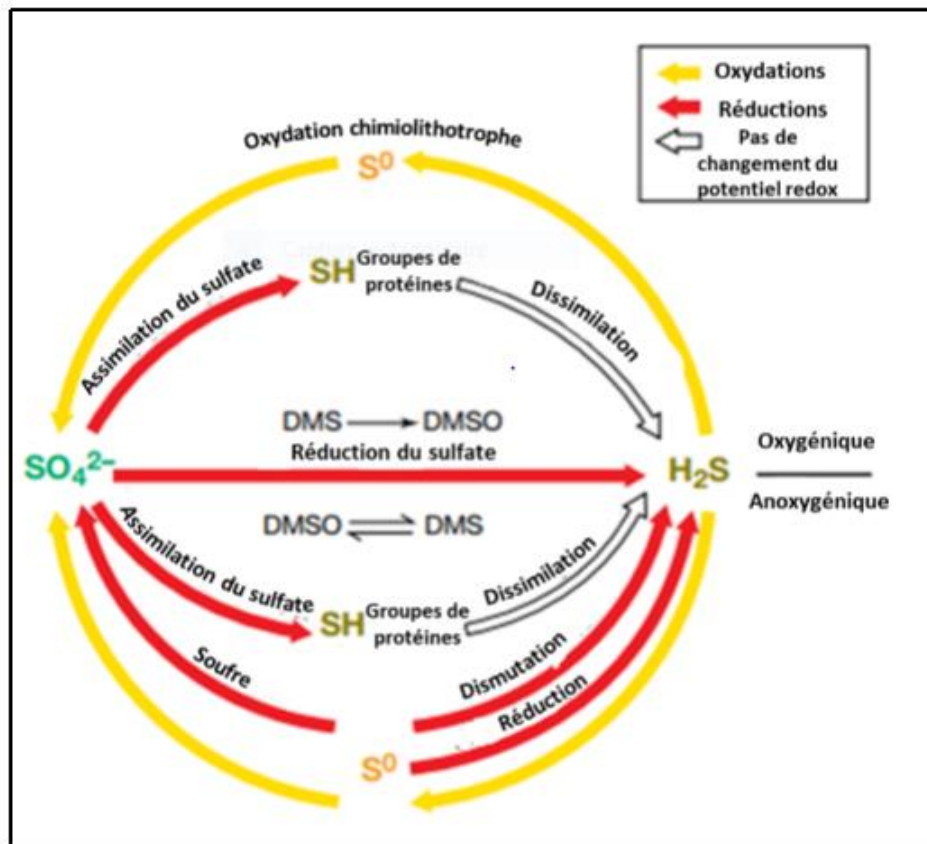


Figure 8: Cycle redox du soufre. DMS, diméthyle sulfure ; DMSO, diméthylsulfoxyde (Madigan *et al.*, 2018)

Conclusion

Les microorganismes constituent un groupe d'êtres vivants irremplaçables. Omniprésents dans l'environnement, ils sont essentiels à l'équilibre de la planète et forment un maillon vital de tout écosystème. Ils forment des populations très diversifiées, bien adaptées aux conditions de vie des micro-habitats dans lesquels ils se développent.

Dans les écosystèmes, les microorganismes forment avec les autres êtres vivants un ensemble dynamique où s'établissent des relations et des interactions complexes. La plupart du temps, les microorganismes établissent entre eux des relations de coopération qui permettent la réalisation d'un travail d'équipe qui dépasse les capacités de chaque espèce prise séparément. D'autres microorganismes établissent parfois des relations antagonistes vis-à-vis d'espèces particulières; ils tendent ainsi à protéger leur environnement et à occuper un maximum d'espace au détriment d'espèces dont ils réduisent la multiplication ou qu'ils éliminent totalement

Le rôle majeur des microorganismes dans l'environnement est d'assurer la décomposition des matières organiques jusqu'à leur minéralisation. Ils fournissent ainsi aux producteurs les éléments dont ils ont constamment besoin, ce qui permet la perturbation de la vie. Ils se trouvent à intervenir dans les cycles biogéochimiques pendant lesquels des éléments chimiques du biotope pénètrent dans les communautés biotiques pour circuler dans les chaînes alimentaires avant de retourner sous forme simple dans l'eau, dans l'air ou dans le sol où ils peuvent être réutilisés. Ces cycles passent par une étape de fixation au cours de laquelle des divers éléments sous forme minérale sont convertis en composés organiques. La fixation est réalisée par diverses catégories de producteurs mais celle de l'azote dépend presque exclusivement des microorganismes photolithotrophes et chimiolithotrophes, seuls êtres vivants capables de transformer l'azote atmosphérique en nitrate.

Références bibliographiques

1. Alexander, M. (1977) Introduction to Soil Microbiology. 2nd Edition, *John Wiley Eastern Limited*, New Delhi, 467.
2. Borneman, J. & Triplett EW. (1997). Molecular microbial diversity in soils from eastern Amazonia: evidence for unusual microorganisms and microbial population shifts associated with deforestation. *Appl Environ Microbiol.*, 63: 2647-2653.
3. Borneman, J., Skroch, P. W., O'Sullivan, K. M., Palus, J. A., Rumjanek, N. G., Jansen, J. L., ... & Triplett, E. W. (1996). Molecular microbial diversity of an agricultural soil in Wisconsin. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(6), 1935-1943.
4. Bouchez, T., Blioux, A. L., Dequiedt, S., Domaizon, I., Dufresne, A., Ferreira, S., ... & Ranjard, L. (2017). La microbiologie moléculaire au service du diagnostic environnemental. *Etude et Gestion des Sols*, 24, 9-31.
5. Cavaglieri, I., Orlando, J., Rodriguez, M.I., S. Chulze et Etcheverry, M. (2005). Biocontrol of *Bacillus subtilis* against *Fusarium verticillioides* in vitro and at the Maize root level. *Res. Microbiol.*, 156:748–754.
6. Costa R, Gotz, M., Mrotzek, N., Lottmann, J., Berg, G. & Smalla, K. (2006). Effects of site and plant species on rhizosphere community structure as revealed by molecular analysis of microbial guilds. *FEMS Microbiol Ecol.*, 56: 236-249.
7. Fierer, N., Bradford, M .A. & Jackson, R.B. (2007). Toward an ecological classification of soil. *Bacteria Ecology*, 88: 1354-1364.
8. Fujishige, N. A., Kapadia, N. N., De Hoff, P. L., & Hirsch, A. M. (2006). Investigations of *Rhizobium* biofilm formation. *FEMS microbiology ecology*, 56(2), 195-206.
9. Gobat, J. M., Aragno, M., & Matthey, W. (2010). Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols (Vol. 14). PPUR Presses polytechniques
10. Gupta, A., Gopal, M. and Tilak, K.V. (2000). Mechanism of plant growth promotion by rhizobacteria. *Indian J Exp Biol.*, 38:856–862.
11. Haas, D., et Défago, G. (2005). Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Natra. Rev. Microb.* 1129.
12. Hassink, J., Bouwman, L. A., Zwart, K. B., & Brussaard, L. (1993). Relationships between habitable pore space, soil biota and mineralization rates in grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 25(1), 47-55.

13. Hayatsu, M., Tago, K., & Saito, M. (2008). Various players in the nitrogen cycle: diversity and functions of the microorganisms involved in nitrification and denitrification. *Soil Science and Plant Nutrition*, 54(1), 33-45.
14. Janssen, P.H. (2006). Identifying the dominant soil bacterial taxa in libraries of 16S rRNA and 16S rRNA genes. *Appl Environ Microbiol.*, 72: 1719-1728.
15. Khan, M. S., Zaidi, A., & Musarrat, J. (Eds.). (2009). Microbial strategies for crop improvement (pp. 105-132). Berlin: Springer
16. Lauber, C.L., Hamady, M., Knight, R. & Fierer, N. (2009). Soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale: a pyrosequencing-based assessment. *Appl Environ Microbiol.*, 75(15), 5111-5120.
17. Ludwig, W. (1999). Phylogeny of bacteria beyond the 16S rRNA standard. *ASM news*, 65, 752-757.
18. Madigan, M.T., Bender K.S., Buckley, D.H., Sattley, W.M. Stahl, D.A. (2018). *Brock Biology of Microorganisms*. Pearson, p1022.
19. Muller, A.K., Westergaard, K., Christensen, S. & Sorensen, S.J. (2002). The diversity and function of soil microbial communities exposed to different disturbances. *Microb Ecol.*, 44: 49-58.
20. Murty, D., Kirschbaum, M.F.U., McMurtrie, R.E. & McGilvray, A. (2002). Does conversion of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? *Global Change Biology*, 8: 105-123.
21. Paul, E. (2014). *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Elsevier Science, p 598.
22. Raaijmakers, J.M., Vlami, M. et De Souza, J.T. (2002). Antibiotic production by bacterial biocontrol agents. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 81: 537-547.
23. Regnault, J. P. (1990). *Microbiologie générale*. Décarie; Vigot.
24. Singh, B.K., Dawson, L.A., McDonald, C.A. & Buckland, S.M. (2009). Impact of biotic and abiotic interaction on soil microbial communities and functions: A field study. *App. Soil Ecol.*, 41: 239-248.
25. Singh, B.K., Tate, K.R., Kolipaka, G., Hedley, C.B., Macdonald, C.A., Millard P & Murrell JC. (2007). Effect of afforestation and reforestation of pastures on the activity and population dynamics of methanotrophic bacteria. *Appl Environ Microbiol.*, 73: 5153-5161.

26. Somers, E., Vanderleyden, J. et Srinivasan, M. (2004). Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. *Crit. Rev. Microbiol.*, 304:205–240.
27. Tortora, G.J., Funke, B.R. and Case, C.L. (2010) Microbiology: An Introduction. 10th Edition, *Pearson Benjamin Cummings*, San Francisco.
28. White, R. E. (2005). Principles and practice of soil science: the soil as a natural resource. *John Wiley & Sons*.