

Chapitre II : Diversité et fonctionnalité microbienne dans le sol.

1. Biodiversité du sol

À l'exception de sa structure et composition physicochimique, le sol est considéré comme un carrefour biologique multifonctionnel pour la croissance des plantes, caractérisé par une biodiversité très élevée, richesse en matière organique et minérale.

De plus, le sol représente une niche microbienne très importante. Tous les types de microorganismes existent dans les sols. Ce sont soit des eucaryotes (champignons et protozoaires), soit des procaryotes (bactéries et virus). Leur distribution est fonction non seulement de la présence de substrats énergétiques (essentiellement des résidus végétaux) et d'éléments minéraux, mais aussi de nombreux facteurs physiques et chimiques caractérisant chaque sol, notamment la structure, l'aération, le pH, la température et la teneur en eau.

En général, les champignons contribuent pour plus de la moitié de la biomasse microbienne dans le sol (**Tab. 1**). Mais, dans les sols hydromorphes, les algues ont tendance à proliférer en surface et les bactéries anaérobies en profondeur. Les virus sont souvent associés aux argiles à partir desquelles ils peuvent pénétrer dans les racines des plantes par des blessures.

Tableau 1: Abondance et biomasse des organismes vivants du sol.

Organismes	Nombre aproximatif		Biomasse moyenne	
	Par g du sol	Par m ³	En kg/ha	En %
Bacteries	10 ⁸ -10 ¹⁰	10 ¹³ -10 ¹⁵	1500	25
Champignons	n.d	n.d	3500	59
Algues	1000-10 ¹⁰	10 ⁸ -10 ⁹	10-1000	Traces
protozoaires	10 ⁴ -10 ⁶	10 ⁹ -10 ¹¹	250	4
Faune du sol	0,1-1000	10 ⁸ -5.10 ¹⁰	1-5000	12
Racines	n.d	n.d	6000	/
Totale	n.d	n.d	12000	100

Les microorganismes du sol y jouent deux rôles essentiels : d'une part, ils sont responsables de transformations chimiques et même physiques qui se déroulent dans les sols ; d'autre part, ils agissent directement ou indirectement sur la nutrition des plantes. En fait, il existe tout un réseau d'interactions complexes entre les microorganismes du sol, les plantes, la faune du sol et la flore.

2. Interactions des microorganismes dans le sol

L'interaction est un caractère fondamental du vivant tout comme le métabolisme. Elle prend des formes diversifiées particulièrement chez les microorganismes. Ces derniers interagissent non seulement entre eux mais aussi avec des plantes et les animaux.

Les interactions peuvent être conflictuelle ou bénéfiques (**Fig.2**) :

-Les interactions conflictuelles ont un effet négatif sur l'un ou plusieurs partenaires. Parmi elles, on trouve la compétition, l'amensalisme, le parasitisme.

-Les interactions bénéfiques sont au contraire bénéfiques sur l'un ou plusieurs intervenants. Parmi elles, on trouve mutualisme, symbiose et commensalisme.

-Neutralisme : Les deux populations se multiplient sans aucune interaction. Il y a peu d'exemples de neutralisme en microbiologie du sol. En effet, il est difficile pour deux microorganismes de se développer de façon indépendante à la même place.

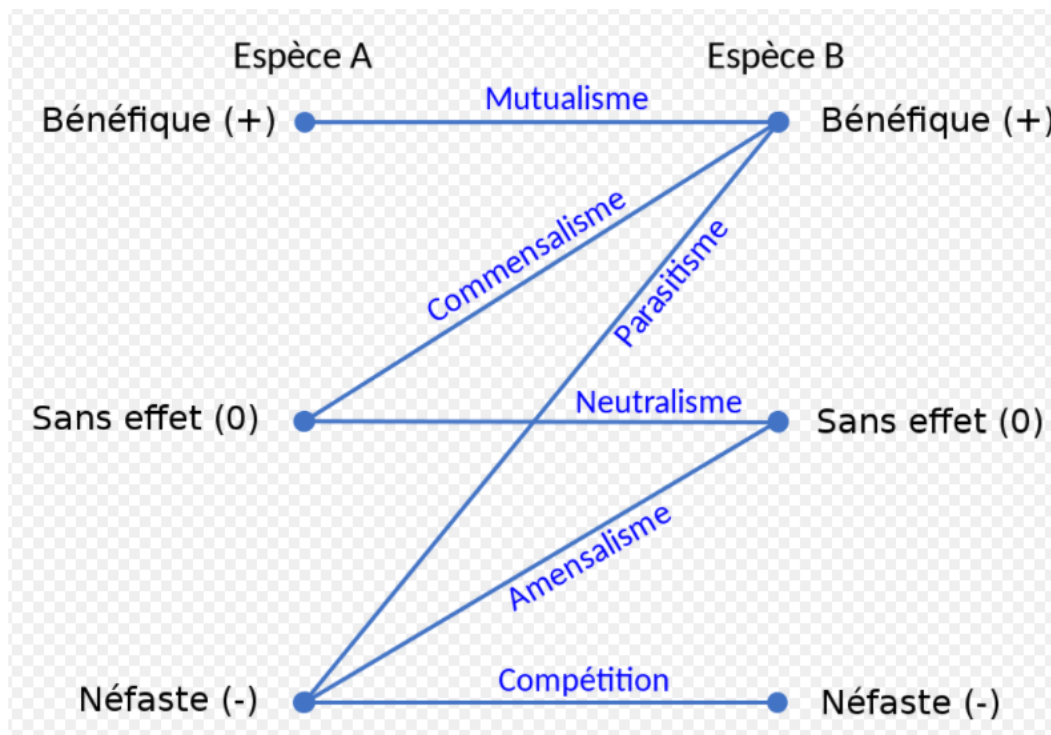


Figure 1 : Les interactions biologiques.

2.1. Interaction bénéfiques

➤ Mutualisme

Les deux populations ont une influence bénéfique l'une sur l'autre, éventuellement l'association est nécessaire à la survie des deux espèces. Ce type d'association est fréquent dans le sol, en raison des liens trophiques entre plusieurs groupements fonctionnels: fixateurs d'azotes et bactéries photosynthétiques, sulfato-réductrices et sulfo-oxydantes. Exemple: le cas de bactéries thermophiles *Symbiobacterium thermophilum* et *Bacillus*. *Symbiobacterium* ne peut être cultivée sans la présence de *Bacillus* qui lui fournit du CO₂ issue de sa respiration. Le CO₂ permet à *Symbiobacterium thermophilum* de compenser l'absence d'anhydrase carbonique, enzyme responsable de plusieurs processus comme la photosynthèse.

➤ Symbiose

Dans le sol, les bactéries de la rhizosphère (couche de sol fixée aux racines des plantes) fixent l'azote et produisent des composés azotés utilisés par les plantes (exemple de la bactérie *Azotobacter* ou *Frankia*). En échange, la plante excrète au niveau des racines des sucres, des acides aminés et des vitamines qui stimulent la croissance des bactéries.

-D'autres bactéries dites **rhizobia** développe une symbiose avec des plantes légumineuses au niveau de nodules sur les racines ou les tiges, ces bactéries fixent à l'intérieur de ces nodules l'azote atmosphérique utilisé par la plante et en échange cette dernière leur assure les sucres, les acides aminés et les vitamines issus de la photosynthèse.

-**Les mycorhizes** sont des associations symbiotiques entre des champignons du sol et les racines des plantes. Il en existe deux principaux types, les ectomycorhizes (externes aux racines) et les endomycorhizes (internes aux racines). La mycorhization des racines améliore l'alimentation hydrique et minérale de la plante.

➤ Commensalisme

L'une des populations est bénéfiquement influencée par l'autre, la seconde n'étant pas affectée. C'est une interaction où un micro-organisme en tire un bénéfice mais l'autre n'en tire aucun. On trouve des exemples de commensalisme entre certaines algues qui favorisent la croissance de bactéries sans que leur propre taux de croissance soit modifié par la présence de la bactérie. On peut citer aussi l'exemple de bactérie chimiolithotrophe nitritante *Nitrosomonas* transforme l'ammonium en nitrite alors que la bactérie chimiolithotrophe nitratante *Nitrobacter* transforme le nitrite en nitrate. Par conséquent *Nitrobacter* dépend de ce que *Nitrosomonas* lui fourni alors que le bénéfice que cette dernière tire de la présence de *Nitrobacter* est moins évident.

2.2. Les interactions conflictuelles

➤ **Compétition**

Les deux populations sont en compétition pour un même substrat ou pour un même habitat. Dans le sol, la compétition peut intervenir au niveau du substrat énergétique, d'ions minéraux nécessaires à la croissance (phosphate, magnésium) ou d'oligoéléments (fer).

➤ **Amensalisme**

L'une des populations est inhibée, l'autre non affectée. Un exemple classique est l'inhibition de la croissance d'une espèce par une substance antibiotique sécrétée dans le milieu par une autre. Ces antibiotiques sont en général libérés dans le milieu. Une association de type amensalisme existe quand les métabolites excrétés par une espèce inhibent la croissance d'autres espèces: c'est le cas des ions SH^- formés par les bactéries sulfato-réductrices qui inhibent la croissance de nombreux microorganismes.

➤ **Parasitisme ou prédation**

Il n'y a pas de frontière nette entre parasitisme et prédation: l'ingestion d'un petit organisme par un plus gros est appelé prédation, la destruction d'un gros organisme par un petit est le parasitisme.

- Le parasitisme existe entre certaines bactéries dans le sol, par exemple entre les *Bdellovibrio* qui se fixent sur la membrane d'autres bactéries, pénètrent dans leur cytoplasme, s'y multiplient et font éclater la cellule hôte en libérant des bactéries filles.

- Tous les virus sont des parasites obligatoires. La plupart des protozoaires du sol sont des prédateurs de bactéries. Cette prédation joue certainement un rôle dans l'équilibre entre les groupes de microorganismes dans les sols.

3. Implication des microorganismes du sol

3.1. Structure et fertilisation du sol

Les microorganismes participent à la structuration du sol, notamment par la production de molécules organiques qui contribuent à la cohésion du sol. Ainsi, comme d'autres organismes, ils permettent une meilleure aération et un passage de l'eau. Le trajet des racines va aussi participer à l'apparition de ces cavités dans le sol, qui sont les habitats des microorganismes.

Les bactéries du sol peuvent participer à la formation de micro-agrégats dans le sol en produisant des polysaccharides, qui constituent l'essentiel de la matière organique humifiée. Les bactéries aérobies peuvent provoquer la consommation d' O_2 dans le sol, en particulier dans les sols aqueux avec peu de diffusion d'air. D'autre part, les bactéries qui fixent l'azote atmosphérique enrichiront le sol de ce minéral, et d'autres solubilisant le phosphate feront que ce dernier soit plus accessible aux racines des plantes et fertiliser le sol. Les activités des champignons et des bactéries dans le sol affectent l'évolution de la matière organique, affectant ainsi le cycle des émissions de carbone, d'azote et de gaz à effet de serre. Par conséquent, l'étude des communautés microbiennes du sol est essentielle pour comprendre l'évolution et la fonction du sol.

3.2. Effet des microorganismes de la rhizosphère sur la croissance de la plante

Strictement, la rhizosphère est la région du sol sous l'influence de la racine...C'est le lieu fabuleux où les organismes communiquent entre eux en s'échangeant des molécules signaux ou/et les molécules de croissance (métabolites simples, hormones...), voire des molécules toxiques.

Les microorganismes de la rhizosphère agissent sur la plante en mettant à sa disposition des molécules organiques absorbables par la racine (acides aminés, auxines, vitamines, antibiotiques) ou en améliorant sa nutrition minérale par solubilisation ou minéralisation d'éléments. Enfin la microflore de la racine modifie le développement du système racinaire, même si des structures spécialisées (nodules, mycorhizes) ne sont pas visibles.

➤ **Influence directe des métabolites microbiens**

Les plantes absorbent par leurs racines de nombreuses substances organiques, provenant de l'activité de la microflore, des résidus végétaux (éléments solubles de la litière) ou des apports extérieurs (pesticides). Ces

composés, bien qu'absorbés en faible quantité, jouent un rôle important en inhibant ou stimulant des activités métaboliques de la plante.

-Les principales substances produites par les microorganismes et susceptibles d'influer sur le développement des plantes sont :

- des auxines, en particulier l'acide indol-acétique (AIA), synthétisé par de nombreuses bactéries;
- des acides aminés qui peuvent être excrétés soit après synthèse à partir de composés minéraux soit après décomposition des protéines;
- des vitamines;
- des antibiotiques qui agissent directement en influant sur le développement ou indirectement en protégeant la racine contre l'invasion par des microorganismes pathogènes.

➤ Influence indirecte sur la nutrition

-Par biodégradation de substances biologiquement actives vis-à-vis des plantes, les microorganismes ont un rôle détoxifiant très important.

-La toxicité de nombreux acides aminés ne peut en général pas s'exprimer dans le sol car ces composés sont très rapidement dégradés par les microorganismes. Les bactéries méthanogènes, assurent la dégradation des acides organiques produits par d'autres groupes dans les sols inondés, contribuent à la détoxification de ces sols, et qui sont des inhibiteurs de la croissance des plantes.

3.2.1. Les rhizobactéries (RFCP ou PGPR)

Sont des bactéries qui ont le pouvoir de coloniser la rhizosphère. L'impact des rhizobactéries sur la croissance des plantes peut être bénéfique, neutre ou délétère. Durant les dernières années, l'étude de la biologie de la rhizosphère a mis en évidence un groupe spécial de micro-organismes bénéfiques qui colonisent les racines des plantes, stimulent leur croissance et les protègent contre certains pathogènes. On désigne ces bactéries par le terme rhizobactéries favorisant la croissance des plantes ou RFCP (en anglais : PGPR, acronyme de *Plant Growth Promoting Rhizobacteria*). Elles représentent environ 5% des bactéries vivant dans la rhizosphère. Les PGPR sont généralement des bactéries à Gram négatif. Elles appartiennent à plusieurs groupes taxonomiques: *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Rhizobium*,...

On distingue deux grands groupes de PGPR :

- Les phytostimulatrices
- Les phytoprotectrices.

• **Les PGPR phytostimulatrices** : Elles influencent la croissance des plantes en :

- Améliorant la biodisponibilité de certains nutriments par la fixation de l'azote atmosphérique, ou par solubilisation du phosphate.
- Synthétisant des phytohormones comme des auxines, cytokinines, gibbérellines.
- Modulant le développement des plantes, grâce à une activité 1-aminocyclopropane-1-carboxylate désaminase, (ACC qui va entraîner une élongation racinaire).
- Facilitant la mise en place ou le fonctionnement des symbioses mutualistes entre les racines et les bactéries fixatrices d'azote ou les champignons micorhiziens.

• **Les PGPR phytoprotectrices** : Elles favorisent la croissance des plantes en réduisant le niveau de certaines maladies. Pour cela, elles peuvent agir :

- En produisant des antibiotiques délétères pour les pathogènes.
- Par interférence avec des signaux, en détruisant les molécules signal des pathogènes.
- En activant la résistance systémique induite des plantes, qui augmentera la résistance des plantes à l'attaque des pathogènes.
- En contrôlant la croissance des pathogènes par la compétition pour les éléments nutritifs, comme par exemple, la compétition pour le carbone et la compétition pour le fer dont la biodisponibilité dans le sol est très faible.

3.2.1.1. Les différents types des PGPR

a) Les Actinomycètes

Groupe de bactéries appartenant à la flore du sol, qui jouent un rôle important dans la décomposition des matières organiques. Les actinomycètes sont importants en raison surtout de leur rôle dans la fertilisation des sols, synthèse de composés complexes comme les antibiotiques, vitamines et les stérols.

Les enzymes sont aussi les plus importants produits des actinomycètes. Certaines sont utilisées à cet effet dans l'industrie alimentaire. Les glycosidases des actinomycètes jouent un rôle important dans la dégradation des biomasses végétales (amylase) et animales (chitinases).

b) Le genre *Pseudomonas* spp.

Plusieurs rhizobactéries du genre *Pseudomonas* ont la capacité d'induire une résistance systémique chez la plante, ce qui engendre une protection contre un grand nombre d'agents pathogènes fongiques et bactériens.

c) Le genre *Rhizobium* spp.

Les Rhizobia du grec « rhiza » qui signifie racine et « bio : vie », *Rhizobium* signifie donc littéralement organisme vivant dans la racine. Ils sont des bactéries formant une symbiose fixatrice d'azote avec les légumineuses (**Fig. 3**). Après colonisation du système racinaire par des rhizobia compatibles avec la plante hôte, il y a formation de nodules ou (nodosités), à l'intérieur desquelles les Rhizobia endosymbiotiques fixeront l'azote atmosphérique au bénéfice de la plante. Le développement des nodules sur les racines des plantes hôtes et l'infection des cellules végétales par les Rhizobia est appelé le processus de nodulation. Les Rhizobia sont importants pour l'agriculture puisqu'ils favorisent la croissance des légumineuses même en absence d'engrais azotés et contribuent ainsi à l'enrichissement des sols.



Figure 2: Observation par microscope électronique d'une souche de *Rhizobium* spp.

d) Le genre *Bacillus* sp

-*Bacillus Amyloliquefaciens* : bactérie aérobic stricte et libre dans le sol qui génère une enzyme phythase qui permet de libérer d'avantage de phosphore organique du sol. Elle colonise les racines et ralentit les champignons nuisibles et génère également des auxines (hormone de croissance).

-*Bacillus Megaterium* : une des plus grosses bactéries rencontrées dans les sols. Cette bactérie est capable de produire des endospores (résiste à la sécheresse). Elle est impliquée dans le cycle du phosphore (minéralisation microbienne du phosphore organique). Elle produit également une pénicilline amidase (antibiotique).

-*Bacillus Radicola* : bactérie aérobic stricte et libre dans le sol qui s'associe au *Rhizobium*. Cette bactérie est productrice de phytohormones ce qui permet de développer le système racinaire du végétal.

-*Bacillus Subtilis* : bactérie aérobic stricte et libre dans le sol. C'est une bactérie rhizosphérique phytoprotectrice des racines (PGPR). Elle crée un biofilm adhésif et protecteur (mucilage microbien).

e) Le genre *Azotobacter* spp.

-*Azotobacter* : bactérie aérobic stricte et libre dans le sol qui fixe l'azote atmosphérique chez la plupart des végétaux et le transforme en ammonium (20 à 40 kilos par hectare). *Azotobacter* spp. étant qualifié de PGPR synthétise des phytohormones (les auxines) stimulant ainsi la croissance des plantes. Ils facilitent également la solubilité de certains minéraux dans le sol et améliorent la biorestauration des sols.

-Azospirillum : bactérie aérobie stricte et libre dans le sol qui fixe l'azote atmosphérique chez la plupart des végétaux et le transforme en ammonium. Elle produit des hormones de croissance, l'acide indole-3 acétique (AIA), qui favorise l'augmentation de la surface des racines, entraînant une augmentation de l'absorption de l'eau et des minéraux.

3.2.2. Les Mycorhizes

C'est une association entre les racines des plantes et des champignons. Les mycorhizes se forment de la manière suivante : le mycélium "explore" le sol à la recherche d'une racine qui lui convient, et une fois qu'il a repéré sa présence grâce aux hormones végétales sécrétées par la racine, il développe un réseau très ramifié de filaments en direction de la racine, et en colonise la surface avant de pénétrer à l'intérieur du cortex racinaire (il est incapable de pénétrer au-delà du cortex et ne peut donc pas gagner les vaisseaux de la plante, contrairement aux champignons pathogènes vasculaires qui remontent dans les parties aériennes). Le mycorhize est créé et prêt à fonctionner : elle est destinée à être le siège d'échanges chimiques entre symbiote (champignon) et hôte (plante).

➤ Bénéfices pour le champignon

La plante lui fournit, en quantités importantes, des composés carbonés directement assimilables, essentiels à la vie du champignon, mais qu'il est incapable de synthétiser lui-même (les champignons sont des organismes hétérotrophes, car dépourvus de chlorophylle et n'effectuant pas de photosynthèse). La plante apporte également au champignon de petites quantités d'acides aminés et de vitamines.

➤ Intérêt des mycorhizes pour la plante hôte

Grâce au mycélium très dense et ramifié qu'il développe autour des racines, le champignon multiplie par 1000 la surface de contact entre le sol et la racine, ce qui décuple du même coup les capacités d'absorption de l'eau par le système racinaire. Outre cette interface sol/racine extrêmement importante, les très fins filaments du mycélium peuvent s'insinuer dans les pores les plus petits du sol et en extraire l'eau, chose que les racines, plus épaisses, ne savent pas faire : en cas de sécheresse, ces micropores du sol constituent une réserve d'eau précieuse. Grâce aux mycorhizes, la plante hôte est donc moins sensible au manque d'eau.

➤ Autre avantage décisif pour la plante

-le champignon l'aide à absorber les éléments nutritifs présents dans le sol, en solubilisant les minéraux contenus dans les fragments de roche, mais aussi en fragmentant les matières organiques du sol (humus) et en les rendant ainsi disponibles pour la plante sous forme d'azote assimilable.

-Le mycélium offre également une protection aux racines, d'une part contre le dessèchement en cas de sol sec, et d'autre part contre les substances toxiques, qu'elles soient d'origine naturelle (métaux lourds et aluminium issus de la dégradation de certaines roches, substances sécrétées par d'autres espèces de plantes concurrentes ou dues à la pollution (dioxines, hydrocarbures, métaux lourds, etc.). Le champignon a ainsi une action détoxifiante sur le sol dans l'environnement direct des racines.

-Le champignon sécrète des régulateurs de croissance (l'équivalent des hormones pour les végétaux) qui accroissent le développement du système racinaire : plus dense, plus ramifié, il permet ainsi une meilleure croissance de la plante. Enfin, le réseau des filaments du mycélium stabilise la structure du sol autour des racines, ce qui implique notamment une meilleure rétention de l'eau et des éléments nutritifs par le substrat de culture.

3.3. Dégradation des polluants et état sanitaire

Certaines bactéries et certains champignons agissent sur les pesticides et autres polluants en les dégradant. Ils sont les seuls à pouvoir dégrader des contaminants particuliers très résistants, comme le chlordécone.

Par ailleurs, des microorganismes étant en compétition pour les habitats ou les ressources nutritives avec des pathogènes des plantes, ils peuvent contribuer, par leur présence nombreuse, à limiter leur prolifération ou leur implantation. D'autre part, certains participent aussi à la stimulation de la défense des plantes.

Les microorganismes du sol fournissent des composés d'intérêt tels des enzymes, des antibiotiques ou d'autres molécules (antiviraux, antitumoraux).