

CHAPITRE 3

L'humain et ses microbiotes

Objectifs d'apprentissage

- Définir microbiote, microbiome, symbiose, commensalisme, parasitisme et dysbiose.
- Expliquer comment et quand les microbiotes humains se mettent en place.
- Décrire la composition, les rôles et les déséquilibres des principaux microbiotes : peau, voies respiratoires, bouche, intestin, vagin.
- Expliquer le rôle du microbiote intestinal dans la digestion, l'immunité et l'axe intestin-cerveau.
- Distinguer probiotiques, prébiotiques et aliments fermentés, et connaître les stratégies de restauration du microbiote.

1. Introduction :

1.1 Définitions

Notre corps abrite des communautés complexes de microorganismes (bactéries, archées, champignons, virus, parasites) sur la peau et les muqueuses : les **microbiotes**. Le **microbiote** désigne les microorganismes d'un site donné ; le **microbiome** désigne ces microorganismes **et leurs gènes**. Le terme ancien de « flore » est impropre (les microbes ne sont pas des plantes) mais reste courant.

Les microbiotes interagissent avec leur hôte selon trois grands types de relations :

Relation	Définition	Exemple
Symbiose (mutualisme)	Les deux partenaires en tirent un bénéfice	<i>Bacteroides thetaiotaomicron</i> digère les fibres ; l'hôte lui fournit habitat et nutriments
Commensalisme	L'un profite, l'autre n'est ni avantage ni lésé	<i>Micrococcus</i> de la peau, qui se nourrit des sécrétions cutanées
Parasitisme / pathogénie	L'un profite aux dépens de l'autre	<i>Leishmania major</i> (lésions cutanées)

Ces relations ne sont pas figées : un commensal peut devenir un **pathobionte** quand l'équilibre se rompt (*Staphylococcus aureus*, *Candida albicans*, *Pseudomonas aeruginosa*). Un déséquilibre du microbiote s'appelle une **dysbiose**.

1.2 Quelques ordres de grandeur

- $\approx 4 \times 10^{13}$ **bactéries** ($3,8 \times 10^{13}$) pour $\approx 3 \times 10^{13}$ **cellules humaines** : le rapport est proche de **1 pour 1**, et non de 10 pour 1 comme on l'a longtemps écrit. Leur masse totale est d'environ **200 g** (Sender *et al.*, 2016).
- Le microbiome intestinal contient ≈ 3 **millions de gènes** (génome humain : $\approx 20\,000$ gènes).
- Plusieurs milliers d'espèces sont déjà identifiées (jusqu'à 30 000 selon les estimations qui incluent tous les groupes), et ce nombre augmente avec chaque nouvelle méthode d'étude.

1.3 Comment étudie-t-on les microbiotes ?

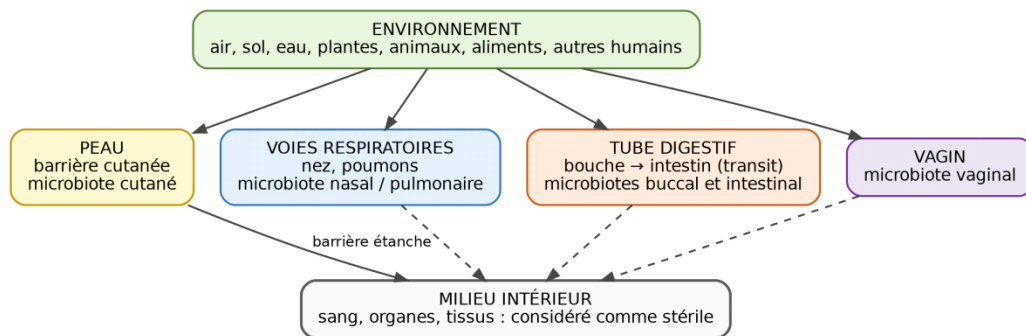
Méthode	Principe	Apport / limite
Culture classique	Isoler et cultiver les microorganismes sur milieux	Permet d'étudier la physiologie, mais beaucoup d'anaérobies stricts ne sont pas cultivables
Séquençage de l'ARNr 16S	Séquencer un gène marqueur (ITS pour les champignons)	Dit « qui est là » (souvent jusqu'au genre), à faible coût
Métagénomique « shotgun »	Séquencer tout l'ADN d'un échantillon	Donne aussi les fonctions potentielles (gènes)
Culturomique	Multiplier les conditions de culture et identifier par spectrométrie de masse (MALDI-TOF)	Remet en culture des espèces jusque-là « non cultivables »

Deux grands programmes ont structuré le domaine : le **Human Microbiome Project** (États-Unis) et **MetaHIT** (Europe).

2. Origine et mise en place des microbiotes

2.1 Un corps ouvert sur un monde microbien

Les microorganismes sont partout (air, sol, eau, plantes, animaux, aliments) et occupent souvent des niches très précises ; les échanges entre tous ces « porteurs » sont nombreux. Le milieu intérieur de l'humain (sang, organes) est « protégé » par la **barrière cutanée**. Seules quelques ouvertures le relient à l'extérieur : les **voies respiratoires** et le **vagin**, tandis que la **bouche** et le **tube digestif** forment un tunnel de transit (Figure 1).



traits pointillés : passage contrôlé par les muqueuses et le système immunitaire

Figure 1. Contact entre l'humain et son environnement : la peau et les muqueuses sont les sites des microbiotes.

2.2 De la naissance à l'âge adulte

L'humain est **axénique** (sans germes) avant la naissance : le milieu intra-utérin est considéré comme quasi stérile, et l'existence d'une colonisation fœtale n'est pas démontrée. La colonisation commence à la naissance et se déroule par **succession de flores** (Figure 2) :

- **Mode d'accouchement.** Par voie basse, le nouveau-né reçoit la flore vaginale et fécale de sa mère (*Lactobacillus*, *Bacteroides*, *Bifidobacterium*). Par césarienne, il est surtout colonisé par la flore cutanée et l'environnement hospitalier, avec un retard d'installation des *Bacteroides*.
- **Allaitement.** Le lait maternel apporte des bactéries (*Bifidobacterium*, ancien nom « *Lactobacillus bifidus* ») et surtout des **oligosaccharides** que seul le microbiote digère : ce sont les premiers prébiotiques.
- **Diversification alimentaire** (vers 6 mois) : la diversité augmente fortement. Le microbiote se stabilise vers **3 à 5 ans**.
- **Vieillesse** : baisse des *Bacteroides* et des bactéries lactiques, hausse des entérobactéries.

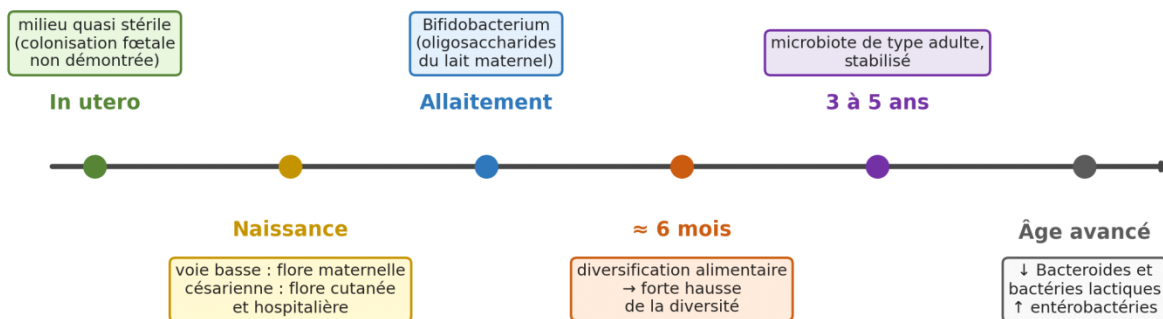


Figure 2. Succession des flores intestinales au cours de la vie.

2.3 Les facteurs qui façonnent un microbiote

Facteur	Effet principal
Mode de naissance et allaitement	Détermine les premiers colonisateurs et leur nourriture
Alimentation	Riche en fibres et variée : forte diversité ; pauvre en fibres, riche en graisses et en sucres : appauvrissement
Antibiotiques	Réduisent la diversité et sélectionnent des souches résistantes
Hygiène et environnement	Contacts avec la nature, les animaux, les autres humains ; l'excès de lavage fragilise la peau
Hôte	Âge, génétique, immunité, pH, température, humidité du site colonisé

3. Le microbiote cutané

La peau est une « fourrure microscopique » qui fait face aux nouveaux arrivants, en interdisant l'entrée ou limite leur prolifération. Chaque cm² abrite entre **10⁴ et 10⁶ microorganismes**. C'est un habitat difficile (sec, acide, salé, riche en lipides) mais très varié selon la région du corps. Les microorganismes se nourrissent des sécrétions des glandes cutanées et des débris de peau.

3.1 Composition

- **Bactéries.** Quatre grands groupes dominant : *Actinobacteria* (*Corynebacterium*, *Cutibacterium*, *Micrococcus*), *Firmicutes* (*Staphylococcus epidermidis*, streptocoques), *Proteobacteria* et *Bacteroidetes*. Les bactéries à Gram positif sont majoritaires ; les Gram négatif sont minoritaires (par exemple *Acinetobacter*). *S. aureus* ne représente qu'environ 5 % d'une peau saine. Des cyanobactéries photosynthétiques sont parfois signalées, mais leur présence est discutée.
- **Champignons.** Les levures lipophiles du genre *Malassezia* (*M. furfur*...) sont les plus fréquentes. Les *Candida* sont surtout des hôtes des muqueuses, retrouvés occasionnellement autour de la bouche, des zones génitales et sur les doigts.
- **Acariens et virus.** *Demodex folliculorum* (follicules pileux) et *D. brevis* (glandes sébacées) sont présents chez presque tous les adultes. Les virus comprennent des papillomavirus et de nombreux bactériophages.

Remarque de nomenclature : « *Propionibacterium acnes* » est devenu *Cutibacterium acnes* en 2016.

3.2 Topographie : trois types de peau

Zone	Conditions	Microorganismes dominants
Zones humides : aisselle, plis, région périnéale, espaces entre les orteils	Chaudes et humides	Corynébactéries (flore très riche), staphylocoques, parfois des bacilles Gram négatif
Zones grasses : front, nez, joues, menton, haut du thorax, follicule pileux	Riches en sébum	Levures <i>Malassezia</i> ; <i>Cutibacterium acnes</i> dans le follicule pileux
Zones sèches : avant-bras, paumes	Peu d'eau, peu de nutriments	Populations plus faibles mais diversité la plus élevée

L'humidité (aw) augmente le nombre de bactéries résidentes et favorise les Gram négatif. Les lipides de surface freinent *S. aureus* et *Candida*, mais favorisent *C. acnes*. Chaque individu possède enfin un écosystème cutané qui lui est propre.

3.3 Un équilibre régulé par l'hôte

Pour s'installer durablement, une bactérie doit **adhérer aux kératinocytes** grâce à des adhésines et à des récepteurs cellulaires spécifiques, ce qui explique la diversité d'un individu à l'autre. Les germes résidents inhibent ensuite l'installation d'autres microbes. La peau participe activement : ses cellules produisent des **peptides antimicrobiens** (défensines, **dermcidine** de la sueur, qui forme des pores dans la membrane des bactéries) et la sueur contient des anticorps.

3.4 Un protecteur de première ligne

Mécanisme	Description
Acidité (pH ≈ 5)	Résulte de la fermentation bactérienne. Les <i>Cutibacterium</i> hydrolysent les triglycérides du sébum en acides gras, ce qui défavorise <i>S. aureus</i> et <i>Streptococcus pyogenes</i>
Faible activité de l'eau (aw)	Limite la survie et la multiplication des pathogènes
Bactériocines et antibiotiques microbiens	Par exemple la lugdunine de <i>Staphylococcus lugdunensis</i> , qui inhibe <i>S. aureus</i>
Compétition	Pour les nutriments et les sites d'adhésion : « guerre chimique et biologique » entre microbes
Levures <i>Malassezia</i>	Leurs protéases détruisent les protéines qui lient les cellules de <i>S. aureus</i> : celui-ci ne forme plus de biofilm et devient vulnérable

3.5 Le microbiote et les odeurs corporelles

La sueur est pratiquement **inodore** : ce sont les bactéries qui fabriquent l'odeur. Les corynébactéries y contribuent le plus. *Staphylococcus hominis* transforme un peptide inodore du sébum en **composé soufré** très odorant, responsable de l'odeur des aisselles ; d'autres bactéries produisent des acides butyrique et lactique (odeurs rances ou aigres). Au niveau des pieds, le catabolisme des protéines cutanées riches en acides aminés soufrés libère du **méthanethiol** (CH₃SH). Comme chaque individu a un microbiote différent, l'odeur varie selon la proportion de *Corynebacterium*. Une flore dominée par *S. epidermidis* et *C. acnes* dégage moins d'odeur, d'où l'idée d'introduire des souches peu odorantes pour éliminer les autres par compétition.

3.6 Déséquilibres et pathologies

Affection	Microorganisme(s)	Remarque
Dermatite atopique (eczéma)	<i>S. aureus</i>	Flore appauvrie ; <i>S. aureus</i> passe de ≈ 5 % à 40–50 % dans les lésions
Acné	<i>Cutibacterium acnes</i>	Colonise le follicule pilo-sébacé ; inflammation liée au sébum et aux hormones
Pellicules, pityriasis versicolor	<i>Malassezia</i> (dont <i>M. furfur</i>)	Multiplication excessive de la levure chez certains individus
Muguet, rougeurs, irritations	<i>Candida albicans</i>	Candidose de la bouche, des plis ou des zones génitales
Otite externe	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Fréquente chez les nageurs (conduit auditif humide)
Dermatoses de contact	Opportunistes : <i>S. aureus</i> , Gram négatif	Lavage trop fréquent des mains : la barrière lipidique est altérée
Leishmaniose cutanée	<i>Leishmania major</i>	Parasite, lésions étendues et douloureuses

3.7 Perspectives : soigner la peau avec ses bactéries

Le microbiote cutané peut jouer un rôle protecteur actif. L'application de bactéries bénéfiques (*Lactobacillus johnsonii*, *Roseomonas mucosa*) a montré des effets préventifs sur l'eczéma. Des crèmes expérimentales contenant *Staphylococcus epidermidis* réduiraient les symptômes d'environ 30 % et la présence de *S. aureus* de plus de 90 %. Ces résultats sont encore **préliminaires**.

4. Les microbiotes des voies respiratoires

4.1 Le microbiote nasal

Les fosses nasales sont une porte d'entrée pour les microbes de l'air. Leur microbiote constitue une **première ligne de défense** : il contribue à l'immunité locale et à la prévention de maladies comme les rhumes, les rhinopharyngites ou certaines infections virales. Il est dominé par *Corynebacterium*, *Staphylococcus*, *Cutibacterium*, *Dolosigranulum* et *Moraxella*.

Des interactions complexes. La présence de *Moraxella* est corrélée négativement à celle de *Staphylococcus* ; certaines espèces favorisent l'implantation d'autres, d'autres l'inhibent. Les corynébactéries influencent fortement la composition et la stabilité du microbiote.

Un cas remarquable : *Lactobacillus casei*. Cette bactérie lactique vit habituellement dans les laits fermentés, un milieu pauvre en oxygène et riche en lactose. Pourtant elle a su coloniser le nez, où l'air circule en permanence, grâce à deux adaptations :

- l'activation de gènes d'enzymes **antioxydantes** (catalase, peroxydase) qui détruisent le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) ;
- la synthèse de **microfibres** qui l'arriment solidement à la muqueuse et forment un film protecteur.

En occupant les sites de fixation, *L. casei* limite par compétition la prolifération de *S. aureus*, *Haemophilus influenzae* et *Moraxella catarrhalis*. Des essais de **spray nasal** probiotique ont montré qu'on peut coloniser durablement le nez sans effets secondaires, ce qui ouvre des perspectives pour prévenir les infections respiratoires chroniques (De Boeck *et al.*, *Cell Reports*, 2020). Note : le genre *Lactobacillus* a été subdivisé en 2020 ; l'espèce s'appelle désormais *Lacticaseibacillus casei*.

4.2 Le microbiote pulmonaire

Longtemps considéré comme stérile, le poumon héberge en fait un microbiote **peu abondant** (*Prevotella*, *Veillonella*, *Streptococcus*), alimenté par les microaspirations de la bouche et par l'air inhalé, et éliminé par la toux et le tapis mucociliaire. Son déséquilibre est associé à l'**asthme**, à la **bronchopneumopathie chronique obstructive** (BPCO) et à la **mucoviscidose**.

5. Le tube digestif et ses microbiotes

Au cours d'une vie, un individu consomme environ **30 tonnes d'aliments** et **50 000 litres de boissons** : l'alimentation, l'hygiène et le mode de vie façonnent donc fortement les deux grands microbiotes digestifs, le buccal et l'intestinal.

5.1 Le microbiote buccal

La bouche abrite **plusieurs centaines d'espèces** organisées en **biofilm** (la plaque dentaire), dont environ **20 % de streptocoques**. En contact direct avec l'extérieur, ce microbiote est instable et très influencé par l'hygiène et l'alimentation. Certaines flores stables peuvent s'installer durablement et provoquer :

- des **caries** (*Streptococcus mutans* fermente les sucres en acides) et la **plaque dentaire** ;
- la **halitose** : des bactéries anaérobies libèrent des composés soufrés volatils (H_2S , CH_3SH) ;
- des **maladies parodontales** (*Porphyromonas gingivalis*) ;
- le **muguet**, infection fongique due à *Candida albicans*.

La bouche joue aussi un rôle dans la **transmission de pathogènes** par les postillons, et alimente en bactéries le reste du tube digestif.

5.2 Le microbiote intestinal

a) Caractéristiques générales. C'est le microbiote le plus dense et le plus diversifié de l'organisme. La charge microbienne augmente de l'estomac au côlon de **neuf ordres de grandeur** (Figure 3), car le pH, l'oxygène et la vitesse de transit changent le long du tube. Les bactéries vivent dans le mucus et adhèrent aux microvillosités des entérocytes en formant un film microbiotique. Leur masse est estimée à 1 à 2 kg selon les anciennes estimations, et à environ **200 g** selon les plus récentes.

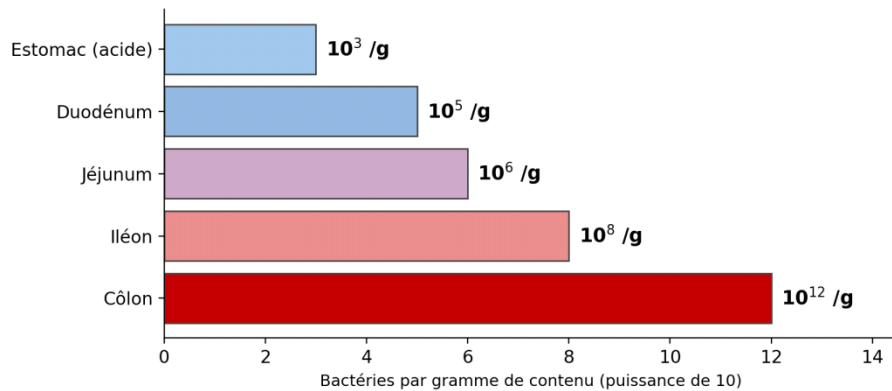


Figure 3. Densité bactérienne le long du tube digestif.

b) Composition. Plus de **1 000 espèces** sont identifiées, dont environ **150 par individu**. Deux phyla dominant : *Firmicutes* (60 à 80 %) et *Bacteroidetes* (20 à 40 %), suivis des *Actinobacteria* (*Bifidobacterium*) et des *Proteobacteria* (*Escherichia*). Les genres les plus fréquents sont *Bacteroides*, *Bifidobacterium*, *Clostridium*, *Escherichia* et *Streptococcus*. On y trouve aussi des levures (*Candida*), des virus (surtout des bactériophages) et une **archée**, *Methanobrevibacter smithii* (qui n'est pas une bactérie). Parmi les autres acteurs importants, *Akkermansia muciniphila* vit dans le mucus. Chaque personne possède un microbiote unique, et les grandes tendances de composition (« entérotypes ») restent un concept discuté.

c) Rôles et interactions. Nos enzymes (lipases, amylases, saccharases) digèrent graisses, protéines et amidon, mais pas les **fibres végétales**. Ce travail revient au microbiote :

Fonction	Mécanisme
Digestion des fibres	<i>B. thetaiotaomicron</i> dégrade les polysaccharides végétaux en sucres simples et en acides gras à chaîne courte (AGCC : acétate, propionate, butyrate). Le butyrate est la principale source d'énergie des cellules du côlon
Vitamines	Synthèse de la vitamine K (coagulation du sang : sans elle, risque d'hémorragies) et de plusieurs vitamines du groupe B
Absorption	Les bactéries influencent la mise en place des transporteurs des cellules intestinales (par exemple ceux du fer) : une perturbation de la flore peut donc affecter l'absorption
Barrière	Compétition pour les nutriments et les sites, production de bactériocines et d'acides : c'est la « résistance à la colonisation » contre les pathogènes
Immunité	Maturation du système immunitaire de l'intestin (production d'IgA, cellules T régulatrices) et tolérance aux antigènes alimentaires
Autres	Transformation des acides biliaires et de certains médicaments

Les bactéries dépendent aussi les unes des autres (**alimentation croisée**, Figure 4) : *Eubacterium rectale* ne digère pas les fibres et vit des AGCC produits par *B. thetaiotaomicron*. Si les fibres manquent ou si *B. thetaiotaomicron* est altéré, la survie d'*E. rectale* est compromise.

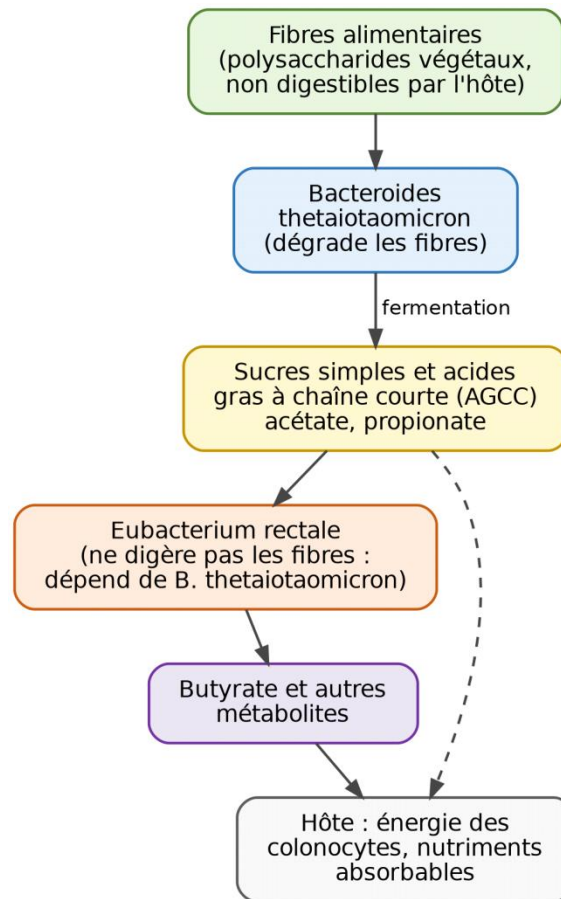


Figure 4. Alimentation croisée entre bactéries intestinales.

5.3 L'axe intestin-cerveau

Le **système nerveux entérique** (≈ 200 millions de neurones) est parfois appelé « deuxième cerveau ». Le microbiote communique avec le cerveau par plusieurs voies (Figure 5) : le **nerf vague**, le **système immunitaire**, l'**axe du stress** et des **métabolites** bactériens (AGCC, précurseurs de la sérotonine, GABA). Environ 90 % de la sérotonine du corps est produite dans l'intestin. Cet axe influence l'humeur, le stress et certaines fonctions physiologiques. Beaucoup de résultats viennent de modèles animaux : chez l'humain, le lien de causalité reste à établir.

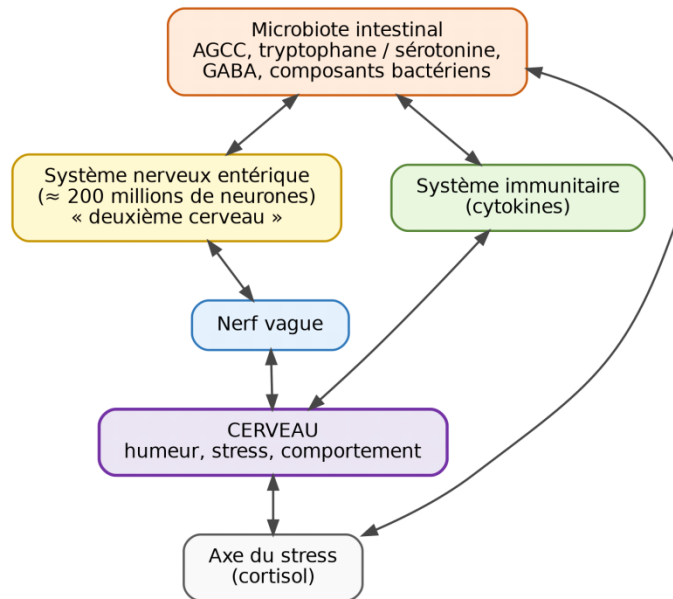


Figure 5. L'axe intestin-cerveau : une communication dans les deux sens.

6. Le microbiote vaginal

Le vagin abrite plusieurs milliards de bactéries qui le protègent des pathogènes : c'est la flore de Döderlein. Elle est composée à **90 %** de *Lactobacillus* (*L. crispatus*, *L. gasseri*, *L. jensenii*, *L. iners* ; aussi *L. acidophilus*, *L. fermentum*) et à 10 % d'autres bactéries. Sous l'influence des œstrogènes, les cellules vaginales stockent du **glycogène** que les lactobacilles transforment en **acide lactique**.

La protection repose sur plusieurs mécanismes :

- **acidité** : le pH vaginal est d'environ 4, hostile à de nombreux microbes ;
- **biosurfactants** qui empêchent l'adhésion de pathogènes comme *Enterococcus faecalis*, *Escherichia coli*, *Candida albicans* et la plupart des germes d'infections urogénitales ;
- **bactériocines** à effet antibiotique, antifongique et antiviral.

Un déséquilibre (baisse des lactobacilles, pH > 4,5) conduit à la **vaginose bactérienne** (avec *Gardnerella vaginalis*) ou à une **candidose**, et augmente le risque d'infections sexuellement transmissibles et, pendant la grossesse, d'accouchement prématuré.

7. Dysbiose et restauration du microbiote

7.1 Dysbiose : causes et conséquences

La dysbiose est un déséquilibre du microbiote : **perte de diversité**, disparition de bactéries bénéfiques, prolifération de pathobiontes. Les **antibiotiques** en sont la cause la plus connue : la dysbiose est souvent réversible, mais peut devenir chronique, et elle favorise les infections à *Clostridioides difficile*. L'alimentation pauvre en fibres, le stress, les infections et l'âge y contribuent.

Des dysbioses sont **associées** aux maladies inflammatoires de l'intestin (Crohn, rectocolite), au syndrome de l'intestin irritable, à l'obésité et au diabète de type 2, aux allergies, et à des troubles neuropsychiques. **Association ne veut pas dire causalité** : dans beaucoup de cas, on ignore encore si la dysbiose est la cause ou la conséquence de la maladie.

7.2 Stratégies de restauration

Stratégie	Définition	Exemples
Probiotiques	Microorganismes vivants qui, administrés en quantité adéquate, exercent un effet bénéfique sur la santé (FAO/OMS). L'effet dépend de la souche	<i>Lactobacillus rhamnosus</i> GG, <i>Bifidobacterium</i> , <i>Saccharomyces boulardii</i> (<i>S. cerevisiae</i> var. <i>boulardii</i>)
Prébiotiques	Substrats utilisés sélectivement par des microorganismes de l'hôte et conférant un bénéfice	Inuline, fructo- et galacto-oligosaccharides
Symbiotiques	Association d'un probiotique et d'un prébiotique	Yaourt enrichi en fibres
Transplantation de microbiote fécal	Transfert de selles filtrées d'un donneur sain vers le patient	Traitement de référence des infections récidivantes à <i>C. difficile</i> (guérison > 80 %)
Alimentation	Fibres, diversité végétale, aliments fermentés	Légumineuses, céréales complètes, yaourt

7.3 Aliments fermentés et probiotiques : ne pas les confondre

Les aliments fermentés (yaourt, fromages, kéfir, choucroute, kimchi, kombucha...) sont une source naturelle de microorganismes. Un yaourt contient, par définition, au moins **10⁷ bactéries vivantes par gramme** (*Streptococcus thermophilus* et *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus*), soit de l'ordre de 10⁹ par pot. Mais un aliment fermenté n'est un **probiotique** que si une souche précise a prouvé un bénéfice santé à la dose consommée. Les bières et les vins sont fermentés, mais généralement filtrés ou pasteurisés : ils ne contiennent plus de microorganismes vivants bénéfiques.

Les probiotiques participent au maintien de l'équilibre du microbiote, stimulent l'immunité et préviennent certaines infections intestinales.

8. Synthèse : comparer les microbiotes

Site	Densité	Microorganismes dominants	Rôle / déséquilibre
Peau	10^4 – 10^6 /cm ²	<i>Corynebacterium</i> , <i>Cutibacterium</i> , <i>Staphylococcus</i> , <i>Malassezia</i>	Barrière ; eczéma, acné, odeurs
Nez	—	<i>Corynebacterium</i> , <i>Staphylococcus</i> , <i>Dolosigranulum</i> , <i>L. casei</i>	Défense contre les infections respiratoires
Poumon	Faible	<i>Prevotella</i> , <i>Veillonella</i> , <i>Streptococcus</i>	Asthme, BPCO
Bouche	Centaines d'espèces	Streptocoques ($\approx 20\%$), anaérobies	Caries, halitose, parodontite
Intestin	10^3 à 10^{12} /g	<i>Firmicutes</i> , <i>Bacteroidetes</i> , <i>Bifidobacterium</i>	Digestion, vitamines, immunité, axe intestin-cerveau
Vagin	Plusieurs milliards	<i>Lactobacillus</i> (90 %)	Acidité (pH ≈ 4) ; vaginose, candidose

9. Questions de révision

1. Quelle est la différence entre microbiote et microbiome ? Entre commensalisme et symbiose ?
2. Pourquoi dit-on que le nouveau-né est axénique ? Citez trois facteurs qui influencent sa colonisation.
3. Comment le microbiote protège-t-il la peau ? Citez quatre mécanismes.
4. Expliquez l'origine des odeurs corporelles.
5. Comment *Lactobacillus casei* s'est-il adapté à la vie dans le nez ?
6. Pourquoi la densité bactérienne augmente-t-elle de l'estomac au côlon ?
7. Décrivez l'alimentation croisée entre *B. thetaiotaomicron* et *E. rectale*.
8. Distinguez probiotique, prébiotique et aliment fermenté. Que peut-on dire de la bière ?

Pour aller plus loin

- Sender R., Fuchs S., Milo R. (2016). Revised estimates for the number of human and bacteria cells in the body. *PLoS Biology*, 14(8): e1002533.
- Human Microbiome Project Consortium (2012). Structure, function and diversity of the healthy human microbiome. *Nature*, 486: 207-214.
- Byrd A.L., Belkaid Y., Segre J.A. (2018). The human skin microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 16: 143-155.
- De Boeck I. *et al.* (2020). Lactobacilli have a niche in the human nose. *Cell Reports*, 31(8): 107674.
- Zipperer A. *et al.* (2016). Human commensals producing a novel antibiotic impair pathogen colonization. *Nature*, 535: 511-516.

- Cryan J.F. *et al.* (2019). The microbiota-gut-brain axis. *Physiological Reviews*, 99: 1877-2013.
- van Nood E. *et al.* (2013). Duodenal infusion of donor feces for recurrent *Clostridium difficile*. *New England Journal of Medicine*, 368: 407-415.
- Hill C. *et al.* (2014). Expert consensus on the definition and scope of probiotics (ISAPP). *Nature Reviews Gastroenterology & Hepatology*, 11: 506-514.