

# Chapitre 3 La microbiologie du sol

## Introduction

Le mot sol se réfère à la matière extérieure lâche de la surface de la Terre, une couche distincte de la roche qui se trouve en dessous. Les sols sont dynamiques et évoluent avec le temps. Le sol est l'habitat d'une variété d'organismes, y compris les bactéries, champignons, protozoaires, insectes, nématodes, des vers, et de nombreux autres animaux. Les virus sont également présents dans les sols. Le sol se développe sur de longues périodes de temps grâce à des interactions complexes entre les matériaux de base (roche, sable, matériaux de sédiments glaciaires, et ainsi de suite), la topographie, le climat, et les organismes vivants. Cette communauté biologique complexe contribue à la formation, l'entretien et, dans certains cas, la dégradation des sols. En raison des changements dans la croissance des plantes, la température, les précipitations, la perturbation et l'érosion, un sol qui a pris des centaines d'années pour se former peut être rapidement dégradé si cette communauté microbienne est activée. Par exemple, ceci peut se produire si un sol marécageux est drainé, ce qui augmente l'accès de l'oxygène à la matière organique accumulée. Dans la plupart des sols les principaux producteurs de la matière organique sont les plantes vasculaires, bien que les algues, les cyanobactéries et les bactéries photosynthétiques puissent également contribuer à ces processus, en particulier dans les environnements désertiques. Les sols peuvent être divisés en deux grands groupes: les sols minéraux sont issus de l'altération des roches et autres matériaux inorganiques, et les sols organiques sont dérivés de la sédimentation dans les tourbières et les marais. La plupart des sols sont un mélange de ces deux types. Bien que les sols minéraux prédominent dans la plupart des environnements terrestres, il ya un intérêt croissant pour le rôle que jouent les sols organiques dans le stockage du carbone.

## 3.1. Spécificité de l'écosystème tellurique

### 3.1.1. Composition

Les sols sont composés d'au moins quatre composantes. Celles-ci comprennent **(1)** la matière inorganique minérale, typiquement 40% ou plus du volume du sol, **(2)** de la matière organique, habituellement d'environ 5%, **(3)** de l'air et de l'eau, plus ou moins 50%, et **(4)** des micro-organismes et des macro-organismes, environ 5%. Des particules de tailles différentes sont présentes dans le sol, la gamme de 0.1-2 mm de diamètre sont appelés sable, celles comprise entre 0,002 et 0,1 mm du limon, et celles de moins de 0.002 mm de l'argile. Un sol dans lequel aucune des particules ne domine est appelé sol limoneux.

### 3.1.2. Formation

Les sols ont été formés, et continuent de l'être, dans une grande variété d'environnements. Ces environnements vont de la toundra de l'Arctique, où environ 11% de la réserve de carbone dans le sol de la planète est stocké, jusque dans les vallées sèches de l'Antarctique, où il n'y a pas de plantes vasculaires. La congélation, décongélation, et d'autres processus physiques contribuent à la formation du sol en formant des fissures dans les roches. Comme les particules générées se combinent avec la matière organique, offrent ainsi des sites pour l'établissement des plantes. Les racines des plantes pénètrent plus loin dans les crevasses, fragmentant davantage la roche, et leurs exsudats promouvoient dans la rhizosphère le développement de cellules microbiennes. Lorsque les plantes meurent, leurs restes deviennent des éléments nutritifs pour un développement microbien plus vaste.

En outre, les zones les plus profondes du sous-sol, où les racines des plantes et de leurs produits ne peuvent pénétrer, comprennent aussi des communautés microbiennes. L'activité microbienne se produit dans les profondes réserves continentales de pétrole, et même dans des affleurements rocheux. Ces microbes sont tributaires de sources d'énergie qu'ils obtiennent à partir d'algues, des nutriments provenant des précipitations et de la poussière. Un examen de presque n'importe quelle roche révèle la présence d'algues, de lichens, ou de mousses. Ces organismes sont phototrophes et produisent de la matière organique, ce qui favorise la croissance des bactéries et des champignons chimio-organotrophes. Des communautés chimio-organotrophes plus complexes composées de bactéries, des archées et des eucaryotes, se développent alors que l'étendue des précédents organismes colonisateurs augmente. Le dioxyde de carbone produit pendant la respiration est dissous dans l'eau pour former de l'acide carbonique ( $H_2CO_3$ ), qui dissout lentement la roche, en particulier les roches contenant du calcaire ( $CaCO_3$ ). En outre, de nombreux chimio-organotrophes excrètent des acides organiques, qui favorisent également la dissolution de la roche en particules plus petites.

### 3.1.3. L'oxygène dans le sol

Une importante caractéristique du sol, d'un point de vue microbien, est que les micro-organismes sont en contact physique étroit avec **l'oxygène**, ils sont situés dans de minces films d'eau sur les surfaces des

particules, où l'oxygène est présent à des niveaux élevés et peut être facilement reconstitué à partir de la phase gazeuse. Lorsque les micro-organismes utilisent de l'oxygène, il peut être réapprovisionné rapidement par diffusion, en maintenant ainsi les microbes, dans des conditions aérobies. La diffusion de l'oxygène dans le sol se produit environ 4000 fois plus rapidement que celle à travers l'eau. Les concentrations d'oxygène et les taux de flux dans les pores et les canaux sont élevés, alors que dans les zones remplies d'eau, le taux de flux d'oxygène est beaucoup plus faible. Même dans les zones saturées en oxygène, des environnements microbiens aquatiques peuvent être créés et qui sont des « points chauds » pour les processus anaérobies. En effet, dans les sols gorgés d'eau, le seul oxygène présent est celui dissous dans l'eau, ce qui peut être consommé rapidement par la microflore résidente. Ces sols deviennent alors **anoxique**, et montrer de profonds changements dans leur activités biologiques.

#### **3.1.4. L'eau**

L'un des principaux facteurs qui influent sur l'activité microbienne dans le sol est la disponibilité de **l'eau**. L'eau est un élément très variable du sol, et la teneur en eau du sol dépend de la composition du sol, des précipitations, du drainage et la couverture végétale. L'eau est retenue dans le sol de deux manières: soit par adsorption sur des surfaces ou libre entre les particules du sol. Il ya également de l'eau dans les canaux du sol, où les flux de masse sont important pour le transport rapide des micro-organismes leurs substrats et leurs produits.

#### **3.1.5. Autres gaz**

L'eau présente dans le sol comporte des matériaux qui y sont dissous, et le mélange est appelé la solution du sol. Dans les sols bien drainés, l'air pénètre facilement, et la concentration en oxygène de la solution du sol peut être élevé, similaire à celle de la surface du sol. Les changements dans la teneur **en eau** et les flux de gaz affectent aussi les concentrations de **CO<sub>2</sub>, CO, et d'autres gaz** présents dans l'atmosphère du sol. Ces changements seront accentués dans les pores plus petits où de nombreuses bactéries se trouvent. À des profondeurs inférieures l'oxygène est moins disponible, en particulier dans les sols humides, moins perméables. Les racines des plantes sont un autre facteur affectant les niveaux d'oxygène et de CO<sub>2</sub> dans le sol. En effet, lorsqu'elles poussent dans les sols aérés normales, elles consomment de l'oxygène et libèrent du CO<sub>2</sub>, en influençant les concentrations de ces gaz dans l'environnement racinaire.

#### **3.1.6. La température**

La température du sol et des eaux souterraines fluctuent de façon saisonnière à une profondeur d'environ 10 m, en dessous de laquelle la température de l'eau souterraine est déterminée en grande partie par la température moyenne annuelle de la région. La température est un facteur clé qui influe sur la croissance microbienne et les taux de biotransformation. En général, les taux de biodégradation diminuent avec la température, cependant, les effets de température peuvent être complexes. Par exemple, la température influe sur la biodégradation des hydrocarbures en provoquant des changements dans (1) la nature physique et la composition chimique de l'hydrocarbure, (2) le taux de métabolisme de l'hydrocarbure par les micro-organismes, et (3) la composition de la communauté microbienne.

#### **3.1.7. Le pH**

**Le pH** de presque toutes les eaux souterraines se situe entre 6 à 9, mais le pH des sols peut être acide dans les zones où la pluviométrie lessive les bases de ce sol, principalement dans les régions arides et semi-arides. Les sols et les eaux souterraines à faible alcalinité peuvent également devenir acides en raison de contamination par la biodégradation (par la production d'acides organiques, ou de HCl par dé-halogenation réductrice). Les champignons préfèrent des conditions acides alors que la biodégradation bactérienne tend à être plus rapide à des pH presque neutre. Par conséquent, la chaux est couramment ajoutée pour neutraliser le pH où l'acidité est préoccupante. L'oxydation microbienne de composés soufrés réduits génère des protons et peut être utilisée pour abaisser le pH des milieux alcalins.

### **3.2. Microflore du sol (principaux groupements)**

La diversité des populations microbiennes indique qu'ils profitent de toutes les niches trouvées dans leur environnement. Différentes quantités d'oxygène, de lumière, ou de nutriments peuvent exister au sein de quelques millimètres dans le sol. L'activité microbienne est plus grande dans les couches superficielles du sol riches en matières organiques, en particulier dans et autour de la rhizosphère. Le nombre et l'activité des micro-organismes du sol dépendent dans une large mesure des quantités de nutriments présents. Les nutriments limitant dans les sols sont souvent les nutriments minéraux tels que le phosphore et l'azote. Comme une population d'organismes aérobies consomme l'oxygène disponible, les anaérobies sont capables de croître. Si le sol est perturbé par le labour, les vers de terre, ou autre activité, les micro-organismes aérobies seront de nouveau en mesure de croître et à répéter cette succession. La croissance microbienne la plus étendue a lieu sur les surfaces des particules du sol et est fortement favorisé à l'intérieur, même une seule particule de sol peut

contenir de nombreux microenvironnements différents et peut ainsi favoriser la croissance de plusieurs types physiologiques de micro-organismes (Tableau 1).

### 3.2.1. Les bactéries

Les bactéries et les champignons utilisent différentes stratégies fonctionnelles pour profiter de cette matrice physique complexe. La plupart des bactéries du sol sont situées sur les surfaces des particules du sol et nécessitent de l'eau et des éléments nutritifs qui doivent être situés dans leur voisinage immédiat. Les bactéries se trouvent le plus souvent sur les surfaces intérieures des pores plus petits du sol (2 à 6 µm de diamètre). Là, elles sont probablement moins susceptibles d'être consommées par les protozoaires, contrairement à celles qui se trouvent exposées sur la surface extérieure d'un grain de sable ou une particule de matière organique.

### 3.2.2. Les champignons

Les champignons filamenteux terrestres établissent des ponts dans les zones entre les particules du sol ou des agrégats, et sont ainsi exposés à des niveaux élevés d'oxygène. Ces champignons ont tendance à former des structures imperméable à l'oxygène, comme les sclérotés et des cordes hyphales. Ceci est particulièrement important pour le fonctionnement des basidiomycètes, qui forment des structures étanche à l'oxygène. Dans ces structures, les champignons filamenteux déplacent les éléments nutritifs et l'eau sur de grandes distances, y compris à travers les espaces aériens. Ces polymérisations oxydatives ne se produisent habituellement pas chez les champignons aquatiques.

**Tableau 1.** Groupes communs de micro-organismes présents dans le sol (Seagren et Aydilek, 2010 )

Type de sol (taille des particules µm)	Microorganismes	Exemple	Nombre/g de sol	Biomasse (Kg poids frais/ha sol)
Argile<2.0	Virus	Virus Mosaïque du tabac	10 <sup>10</sup> -10 <sup>11</sup>	
Limon 2.0-75	Bactéries	<i>Pseudomonas</i>	10 <sup>10</sup> -10 <sup>11</sup>	300-3000
	Actinomycètes	<i>Streptomyces</i>	10 <sup>8</sup> -10 <sup>9</sup>	300-3000
	Champignons	<i>Mucor</i>	10 <sup>7</sup> -10 <sup>8</sup>	500-5000
	Algues	<i>Chlorella</i>	10 <sup>5</sup> -10 <sup>6</sup>	10-1500
	Protozoaires	<i>Euglena</i>	10 <sup>3</sup> -10 <sup>6</sup>	5-200
Sable75-2000	Nématodes	<i>Pratylenchus</i>	10 <sup>3</sup> -10 <sup>5</sup>	1-100
Gravier 2000-150.000	Vers de terre	<i>Lumbricus</i>	10 <sup>1</sup> -10 <sup>2</sup>	10-1000

**3.2.4. Une grande variété d'insectes et d'animaux** sont aussi présents dans les sols, et ceux-ci utilisent souvent les champignons et les bactéries comme sources de nourriture, ainsi que les résidus de transformation, ce qui peut entraîner une diminution de leurs développements. Les vers de terre, avec leur capacité à mélanger et à ingérer les sols, rejettent des bactéries et des enzymes de leurs intestins, ce processus est important pour la structure du sol et sa communauté microbienne. Les vers de terre aident également à mélanger les matières organiques du sol. Dans les zones forestières, qui n'ont pas autant de vers de terre, une couche plus distincte de la matière organique sera formée, et qui sera séparée de la couche inorganique sous-jacente.

### 3.3. Le sol comme habitat des micro-organismes

Un gramme de sol peut sembler être un petit échantillon, mais il peut donner quelques statistiques alarmantes. Les estimations sont qu'il y aurait 20000 mètres carrés de surface. Les populations microbiennes dans les sols peuvent être très élevées. Dans un sol de surface, le nombre de bactéries dans cet échantillon serait d'environ 1 milliard (bien que seulement environ 1% peut être cultivé), et il peut contenir plus d'un kilomètre de hyphes fongiques. Un exemple en est le champignon *Armillaria bulbosa*, qui vit associé avec les racines des arbres dans les forêts, un clone d'*Armillaria* couvrant environ 30 hectares a été découvert dans la péninsule supérieure du Michigan.

On estime que son poids minimum est de 100 tonnes, et âgé d'au moins 1500 ans. Ainsi, certains mycéliums fongiques sont parmi les organismes les plus importants et les plus anciens qui vivent sur la Terre. La population microbienne du sol est la plus grande dans les quelques centimètres supérieurs et diminue rapidement avec la profondeur. Les organismes les plus nombreux dans le sol sont des bactéries. Bien que les actinomycètes qui sont aussi des bactéries, sont généralement considérés séparément.

Les bactéries à Gram-positif, qui montrent des degrés variés de ramification et le développement du mycélium, sont une partie importante et moins étudiée de la communauté microbienne du sol, comprennent les *Corynebacteria*, les *Nocardia*, et les véritables bactéries filamenteuses ou actinomycètes. Ces bactéries jouent

un rôle majeur dans la dégradation des hydrocarbures, des végétaux âgés, et l'humus du sol. En outre, certains membres de ces groupes dégradent activement les pesticides. Les actinomycètes filamenteux, principalement du genre *Streptomyces*, produisent un composé aromatique appelé géosmine, qui donne au sol son odeur terreuse caractéristique.

La décomposition du matériel végétal pour aboutir à la matière organique en trois étapes (i) certains micro-organismes tels que *Pseudomonas* métabolisent rapidement les substrats facilement utilisables tels que les sucres et les acides aminés. (ii) les composés complexes tels que la cellulose est dégradée par des micro-organismes possédant des cellulases tels que *Streptomyces*, *Pseudomonas* et *Bacillus*. (iii) les composés plus résistants tels que la lignine sont enfin décomposés. Les formes indigènes ont tendance à utiliser la matière organique native à une plus grande mesure. Il s'agit notamment du genre *Arthrobacter* et nombreux actinomycètes du sol.

Une partie importante de l'activité biologique des sols provient des enzymes libérées par les plantes, les insectes, autres animaux, et de la lyse des micro-organismes. Ces enzymes libres contribuent à de nombreuses réactions de dégradation, telles que la protéolyse; les activités de peroxydase ont également été détectées. Apparemment ces enzymes libres s'associent avec les argiles et les matières humiques, ce qui permet de les protéger contre la dénaturation et la dégradation microbienne. Une boucle microbienne régénère les éléments nutritifs dans les sols comme dans les milieux aquatiques.

### **3.3.1. Importance des micro-organismes et des plantes dans la formation de sols**

Une fois qu'ils sont formés, la plupart des sols sont riches en éléments nutritifs. La matière organique du sol aide à retenir les nutriments, maintient la structure du sol, et garde l'eau. Les nutriments se trouvent dans la matière organique, micro-organismes, les insectes du sol, etc. Les plantes poussent, meurent et à chacune de ces phases, elles fournissent des éléments nutritifs pour les organismes du sol. Dans un sol typique, c'est la matière organique qui contient la plus grande proportion de carbone et d'azote. Cependant, cette ressource nutritive n'est pas immédiatement disponible pour l'installation ou l'utilisation microbienne. Aboutissant ainsi et selon les régions à différents types de sol.

**Les sols tropicaux** Avec des températures moyennes plus élevées, dans les sols tropicaux humides, la matière organique est très rapidement décomposée, alors que les nutriments inorganiques peuvent être lessivés de la surface du sol, provoquant une perte rapide de la fertilité. Pour limiter les pertes d'éléments nutritifs, beaucoup de plantes tropicales ont des systèmes racinaires qui pénètrent rapidement la litière en décomposition. Dès que la matière organique et les minéraux sont libérés lors de la décomposition, les racines peuvent les capturer évitant ainsi les pertes dues à la lixiviation. Ainsi, il est possible de les recycler avant qu'ils ne disparaissent avec le mouvement de l'eau à travers le sol. Avec la déforestation, les nutriments ne sont pas recyclés, ce qui a pour conséquence leur perte du sol et une diminution de la fertilité de ces sols.

**Régions tempérés** Dans de nombreux sols des régions tempérées, en revanche, les taux de décomposition sont inférieurs à celui de la production primaire, conduisant à une accumulation de litière. La pénétration profonde des racines dans les prairies tempérées résulte dans la formation des sols fertiles, qui fournissent une ressource précieuse pour la croissance des plantes cultivées.

**Les sols des milieux forestiers de conifères** souffrent d'une accumulation excessive de matière organique végétale. En hiver, lorsque l'humidité est disponible, les sols sont froids, ce qui limite la décomposition. En été, lorsque les sols sont chauds, l'eau n'est pas aussi disponible pour la décomposition. Les acides organiques sont produits en hiver dans la couche de litière nouvellement formée et humide, s'infiltrant dans le sol sous-jacent. Ces acides solubilisent les composants du sol tels que l'aluminium et le fer, et une zone blanchie peuvent se former. Litière continue de s'accumuler, et le feu devient le principal moyen par lequel le cycle des nutriments est maintenu (un rôle plus important de la gestion de l'environnement dans ce type de système sol-plante).

**Les sols marécageux** constituent un ensemble unique de conditions pour la croissance microbienne. Dans ces sols, le taux de décomposition est ralenti par les sols gorgés d'eau, principalement anoxiques, ce qui conduit à l'accumulation de la tourbe. Lorsque ces zones sont drainées, ils deviennent plus aérobies et la matière organique du sol est dégradée, entraînant l'affaissement du sol. Dans des conditions aérobies les complexes lignines - cellulose de la matière organique accumulée sont plus susceptibles à la décomposition par les champignons filamenteux. Dans les zones saturées d'eau, les bactéries sont plus importantes dans les processus de décomposition et elles diminuent la dégradation des matériaux lignifiés.

**Les sols désertiques** Les sols des déserts arides et semi-arides chauds et froids sont tributaires des précipitations périodiques et rares. Lorsque ces pluies se produisent, l'eau peut donner des flaques d'eau dans les basses zones et est retenue sur la surface du sol par les communautés microbiennes appelées **croûtes du**

**désert.** Il s'agit de cyanobactéries et des micro-organismes commensaux associés, tels qu'*Anabaena*, *Microcoleus*, *Nostoc*, et *Scytonema*. La profondeur de la couche de photosynthèse est à peu près de 1 mm, et les filaments de cyanobactéries et les boues lient et les particules de sable, qui changent la surface du sol, le taux d'infiltration de l'eau, et la susceptibilité à l'érosion. Ces croûtes sont très fragiles, et les dommages peuvent persister pendant des décennies. Après la pluie, la fixation de l'azote va commencer dans environ 25 à 30 heures, et quand la pluie s'est évaporée, la croûte va se tarir et de l'azote sera libéré pour une utilisation par d'autres micro-organismes et la communauté végétale.

### 3.3.2. Associations des micro-organismes du sol avec les végétaux

Les plantes sont la principale source de matière organique dont la plupart des micro-organismes du sol dépendent ; en outre, elles sont fortement colonisées par des microorganismes, beaucoup d'entre eux ont développé des relations étroites avec les végétaux (commensalisme, mutualisme, pathogènes). Différents types de micro-organismes sont associés aux feuilles, tiges, fleurs, graines et aux racines. La communauté microbienne influence directement ou indirectement les plantes. Cette communauté inclut des micro-organismes qui se développent à la surface de la plante ou **épiphytes**, et à l'intérieur des cellules végétales ou **endophytes**.

#### 3.3.2.1. Micro-organismes de la phyllosphère

Une grande variété de micro-organismes se trouvent sur les surfaces et dans les parties aériennes des plantes, appelée la phyllosphère. Il s'agit notamment de microorganismes qui ont des interactions complexes avec la plante à différents stades de développement. Les feuilles et les tiges libèrent des composés organiques, et cela peut conduire à un développement massif de micro-organismes, incluant les *Sphingomonas*, qui peuvent survivre à des niveaux élevés de rayonnement UV. Cette bactérie, aussi commune dans les sols et les eaux, peut se produire à  $10^8$  cellules par gramme de tissu végétal. Les *Sphingomonas* représentent souvent la majorité des espèces cultivables. Les micro-organismes de la phyllosphère jouent un rôle important dans la protection mais peuvent éventuellement nuire à la plante.

#### 3.3.2.2. Micro-organismes de la rhizosphère et du rhizoplan

Les racines des plantes libèrent une grande variété de substrats dans leur sol environnant, notamment l'éthylène, divers alcools, des sucres aminés, des acides organiques, des vitamines, des nucléotides, des polysaccharides, et des enzymes. Ceci permet de créer des environnements uniques pour les micro-organismes du sol. Ces environnements comprennent (i) la rhizosphère, décrite par Lorenz Hiltner en 1904, qui est représentée par le volume de sol autour de la racine influencé par les substrats rejetées par celle-ci. (ii) La surface de la racine de la plante, appelée rhizoplan, fournit également un environnement unique pour les micro-organismes, comme des matières gazeuses, solubles, et des particules se déplaçant à partir de la plante vers sol. Lorsque ces substrats sont disponibles le nombre des micro-organismes augmente, mais aussi leur composition et leur fonction changent dans la rhizosphère et le rhizoplan. Les micro-organismes de la rhizosphère et du rhizoplan, servent à leurs tours de sources de nutriments labiles pour d'autres organismes, créant ainsi une **boucle microbienne du sol** en plus de jouer un rôle essentiel dans la synthèse et la dégradation de la matière organique.

Dans la rhizosphère une large gamme de bactéries peut favoriser la croissance des plantes, en communiquant avec celles-ci au moyen de signaux chimiques complexes. Ces signaux chimiques, incluent des auxines, gibbérellines, glycolipides, et cytokinines, qui sont un intéressant moyen biotechnologique. Parmi les rhizobactéries qui promouvoient la croissance des plantes (PGPR) on retrouve les genres *Pseudomonas* et *Achromobacter*.

Les micro-organismes tels que *Azotobacter*, *Azospirillum* et *Acetobacter* fixant l'azote sont présents sur la surface des racines des plante, le rhizoplan, ainsi que ceux présents dans la rhizosphère contribuent à l'accumulation d'azote par les graminées tropicales. Ces bactéries favorisent la production d'hormones qui augmentent la croissance et le développement des radicules et donc une plus grande capacité de la plante à absorber les substances nutritives.

#### 3.3.2.3. Associations spécifiques

Les plantes interagissent étroitement avec les micro-organismes aussi bien par leurs racines que par et la surface des feuilles ; et même plus intimement au niveau de leur tissu vasculaire ou encore au niveau de leurs cellules. La plupart des mutualismes entre les plantes et les micro-organismes accroissent la disponibilité des éléments nutritifs pour les plantes ou augmentent leurs défenses contre les agents pathogènes. Parmi ces phénomènes mutualistes on peut citer (i) les mycorrhizae : un mutualisme dans lequel les plantes se dilatent et interconnecter leur système racinaire par l'association avec un champignon ; (ii) les nodules racinaires : un mutualisme permettant la fixation de l'azote atmosphérique ; (iii) endophyte pathogène : maladie de la galle du collet, une symbiose qui est nuisible à la plante.

### 3.3.2.2.1. Mycorhizes

Les plantes terrestres et les champignons filamenteux ont à long terme développée des relations bénéfique pour les deux partenaires. Découverts par Albert Bernhard Frank en 1885, les mycorhizes sont des associations mutualistes de racines et d'un nombre d'espèces limitées de champignons, où les deux partenaires dépendent des activités de l'autre. Ces micro-organismes contribuent au bon fonctionnement des plantes dans leurs environnements naturels. Les racines d'environ 80 % de toutes sortes de plantes vasculaires sont normalement impliquées dans des associations symbiotiques avec des mycorhizes. Les champignons mycorhiziens utilisent les hydrates de carbone élaborés par les plantes hôtes (n'utilisent pas le carbone organique comme le font le reste des champignons). En contrepartie ils permettent une absorption accrue d'éléments nutritifs : favorisent l'absorption hydrique, la nutrition minérale et parfois sécrètent des hormones ou des antibiotiques. Les hyphes des champignons se substituent plus ou moins aux poils absorbants des racines. Ils augmentent la surface à travers laquelle la plante peut absorber les éléments nutritifs, en particulier le phosphore, qui n'est pas très mobile dans le sol. Les principales associations mycorhizienne sont: les endomycorhizes, aussi connu sous le nom de vésiculeux et arbusculeux ; et ectomycorhizes (Figure 1).

**\*Les mycorhizes ectotrophes ou gainés :** Certains champignons mycorhiziens ne pénètrent jamais dans les cellules des racines; ils forment, autour de celles-ci (mycorhizes ectotrophes ou **ectomycorhizes**), un feutrage dense et plus ou moins épais, capable de s'insinuer entre les cellules des couches les plus extérieures de l'écorce, formant une gaine c'est le **réseau de Hartig**. Les racines sont alors plus ou moins déformées. Les champignons associés produisent souvent des fructifications comestibles recherchés : truffes, ..... Une espèce précise de champignon mycorhize une espèce donnée d'arbre, d'où le fait que l'on retrouve les truffes sous les chênes, les cèpes sous les pins, ... Dans la nature, la prolifération du champignon dépend de l'ingestion par un animal, qui répand les spores non digérés dans de nouveaux emplacements.

**\*Les mycorhizes endotrophes :** D'autres champignons mycorhiziens pénètrent dans les cellules corticales (mycorhizes endotrophes ou **endomycorhizes**), s'immiscent entre les racines et pénètrent à l'intérieur de celles-ci. Malgré sa situation intracellulaire, le champignon n'est pas intra- cytoplasmique. Il reste entouré par le plasmalemme (la membrane cellulaire) de la cellule qui l'héberge. Les endomycorhizes forment de grandes spores qui peuvent être facilement isolées du sol par tamisage. Les hyphes de ces spores germent et pénètrent dans la racine de la plante en formant deux types de structures: des vésicules et des arbuscules. Les vésicules sont des corps ovales lisses qui fonctionnent comme des structures de stockage. Arbuscules, de structures minuscules, sont formées à l'intérieur des cellules de la plante. Les nutriments se déplacent dans le sol par les hyphes de ces arbuscules, qui décomposent et libèrent progressivement les éléments nutritifs pour les plantes. La plupart des graminées et autres plantes sont étonnamment dépendantes de ces champignons pour une bonne croissance, et leur présence est quasi universelle dans le règne végétal.

**\*Les ectoendomycorhizes:** Enfin, il existe des **ectendomycorhizes** (deutéromycète) qui sont des types d'associations intermédiaires entre les deux formes précédentes, un manteau externe coexiste avec des hyphes qui pénètrent à l'intérieur des cellules racinaires, soit sous forme de pelotons, soit sous forme d'hyphes très courtes.

De nombreuses associations mycorhiziennes ont été décrites en plus de celles déjà citées dont chaque genre à son biotope et ses espèces de prédilection: graminées, plantes annuelles, plantes vivaces, arbres fruitiers, feuillus, résineux, myrtilles, bruyères, orchidées, plantes aquatiques, plantes sableuses, plantes maritimes. Ceux-ci incluent les champignons cloisonnés et siphonnés : la mycorhize Ericoïde, la mycorhize monotroïde (plantes à fleurs non chlorophylliennes) et la mycorhize Orchidoïdes.

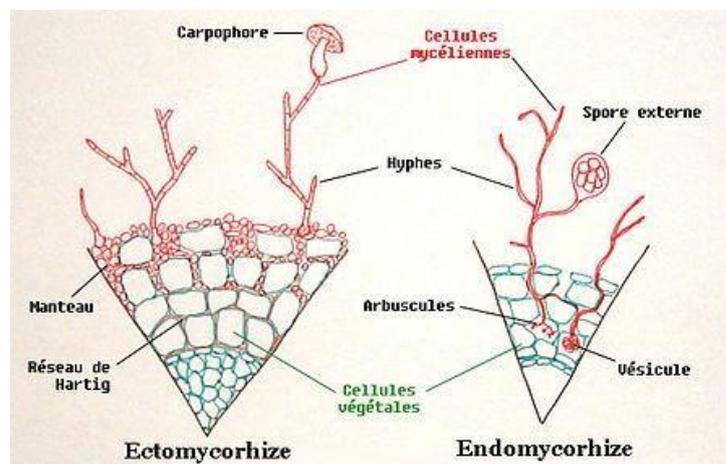


Figure 1. Les mycorhizes (Tortora *et al.*, 2010)

Les mycorhizes jouent également un rôle important dans le soutien de la diversité végétale. Des essais au champ ont clairement démontré une corrélation positive entre l'abondance et la diversité des mycorhizes dans un sol et la mesure de la diversité des plantes qui se développent dans celui-ci.

Les bactéries ont également des relations avec les champignons mycorhiziens. Comme le réseau des hyphes externe rayonne dans le sol, une mycorrhizosphère est formée en raison de l'écoulement du carbone de la plante dans le réseau des hyphes mycorhiziennes, puis dans le sol environnant. En outre, les « bactéries auxiliaires de la mycorhization » peuvent jouer un rôle dans le développement des relations mycorhiziennes avec le champignon ectomycorhizien. Les symbiotes bactériens sont également présents dans le cytoplasme des champignons arbusculaires mycorhiziens. Il a été suggéré que ces bactéries "piégées" contribuent au métabolisme de l'azote dans le complexe plante/champignon par la synthèse d'acides aminés essentiels.

**\*Actinorhizae** Des relations actinorhiziennes, se produisent également. Celles-ci sont formées par l'association de souches de *Frankia* avec huit familles de plantes non légumineuses. Elles fixent l'azote et sont importantes, en particulier pour les arbres et les arbustes. Les membres du genre *Frankia* sont à croissance lente, et jusqu'en 1978, cet actinomycète a été cultivé sur des milieux complétés avec des intermédiaires métaboliques tels que le pyruvate.

### **3.3.2.2.2. Micro-organismes formant des nodules racinaires**

En plus des micro-organismes se développant sur la surface d'une plante, de nombreux micro-organismes intéressants et importants se développent à l'intérieur des plantes. Ces associations sont dépendantes des signaux chimiques complexes, ce qui indique que ces relations sont très anciennes. Il est important de souligner que les mécanismes par lesquels un grand nombre de ces interactions plantes-microorganismes se produisent sont également présents dans les interactions micro-animaux.

Un mutualisme plante-bactérie d'une grande importance pour l'homme est celui des légumineuses/bactéries fixatrices d'azote. Les partenaires de la symbiose sont appelés symbiotes. Les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote jouent un rôle encore plus important dans la croissance des plantes pour la production agricole, peuvent se développer librement dans le sol ou infecter les plantes portant un nom générique « Rhizobia » et appartiennent à plusieurs genres. Les genres *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, et d'autres infectent les racines de légumineuses telles que : le soja, les haricots, les pois, les arachides, la luzerne, le trèfle..... (Dont la plupart sont des plantes buissonnantes ou de petits arbres trouvés dans des sols pauvres dans de nombreuses parties du monde). Les *Rhizobiums* sont spécialement adaptés pour certaines espèces de légumineuses, sur lequel ils forment des nodules racinaires (Figure 2). L'azote est ensuite fixé par un procédé symbiotique de la plante et des bactéries. La plante fournit des conditions anaérobies et des nutriments de croissance pour les bactéries, les bactéries fixent l'azote qui peut être incorporé dans des protéines végétales.

*Rhizobium* infecte etodule spécifiquement les légumineuses. La bactérie possède un grand plasmide qui est vital pour l'infection et la nodulation de la plante hôte. Le processus d'infection par *Rhizobium* est contrôlé par le gène *bacA* qui est nécessaire pour établir le nodule. Le développement symbiotique des légumineuses est contrôlé par une protéine régulatrice de la plante qui différencie les cellules corticales profondes et redémarre la division cellulaire pour établir des nodules dits primaires dans la racine envahie. Ces nodules primaires sont envahis par *Rhizobium* utilisant des canaux d'infection créés par la plante hôte. La mise en place des nodules implique un autre gène végétal appelé *nin*.

### **\*Régulation de l'oxygène dans les nodules : la Leghémoglobine**

En l'absence de son symbiote bactérien, une légumineuse ne peut pas fixer N<sub>2</sub>. Par contre Rhizobia , peut fixer le N<sub>2</sub> lorsqu'il est cultivé en culture pure dans des conditions de microaérophilie ( un environnement pauvre en oxygène est nécessaire parce que les nitrogénases sont inactivées par une forte concentrations de O<sub>2</sub>) . Dans le nodule les niveaux d'O<sub>2</sub> sont contrôlés par la protéine leghémoglobine O<sub>2</sub>. La production de cette protéine contenant du fer est induite par l'interaction de la plante et les partenaires bactériens. La leghémoglobine fonctionne comme un " tampon d'oxygène " entre la forme oxydée (Fe<sup>3+</sup>) et la forme réduite (Fe<sup>2+</sup>) de fer non lié pour garder un niveau bas d'O<sub>2</sub> dans le nodule. Il ya une spécificité marquée entre les espèces de légumineuses et les rhizobiums qui peuvent établir une symbiose. Une espèce de rhizobium particulière est capable d'infecter certaines espèces de légumineuses, mais pas les autres. Si les légumineuses sont inoculées avec la souche spécifique de rhizobium, ceci implique une abondance en leghémoglobine, alors des nodules fixateurs d'azote se développent sur les racines.

### **\*Étapes de Formation des nodules**

1. Une reconnaissance du partenaire correct à la fois par la plante et par la bactérie et l'attachement de la bactérie aux poils de la racine.
2. La sécrétion de molécules de signalisation d'oligosaccharides (facteurs nod) par la bactérie.
3. L'invasion bactérienne des poils de la racine.

4. Mouvement des bactéries à la racine principale par l'intermédiaire du canal d'infection.
5. Formation de cellules bactériennes modifiées (bactéroïdes) dans les cellules et le développement de l'état de fixation d'azote par les plantes.
6. La division cellulaire bactérienne et celle de la plante continue et on observe la formation du nodule mature.

Un autre mécanisme de formation de nodules qui ne nécessite pas de facteurs *nod* est utilisé par certaines espèces de rhizobia phototrophes. Ce mécanisme n'a pas encore été élucidé, mais semble nécessiter la production bactérienne de cytokinines. Les cytokinines sont des hormones végétales, des dérivés d'adénine ou phénylurée, nécessaires pour la croissance et la différenciation cellulaires.

#### **\*L'attachement et l'infection**

Les racines des légumineuses sécrètent des composés organiques qui stimulent la croissance d'une communauté microbienne diversifiée de la rhizosphère. Si les rhizobiums inoculés sont spécifiques, ils forment de grandes populations et finalement s'attachent aux poils de la racine. Une protéine d'adhésion appelée **rhicadhésine** est présente sur les surfaces des cellules de rhizobium. D'autres substances, telles que les **lectines** et des récepteurs spécifiques dans la membrane cytoplasmique des plantes, jouent également un rôle dans l'attachement plante - bactérie. Après l'attachement, une cellule rhizobienne pénètre dans les poils de la racine qui se courbe en réponse à des substances excrétées par la bactérie. La bactérie provoque ensuite la formation par la plante d'un tube cellulosique, appelé canal d'infection, qui s'étend vers le bas des poils de la racine. Les cellules adjacentes sont ensuite infectées par les rhizobiums, et des cellules végétales se divisent. La division cellulaire de la plante continue constitue le nodule tumoral.

#### **\*Formation de nodules : gènes *nod*, protéines Nod, et les facteurs nod**

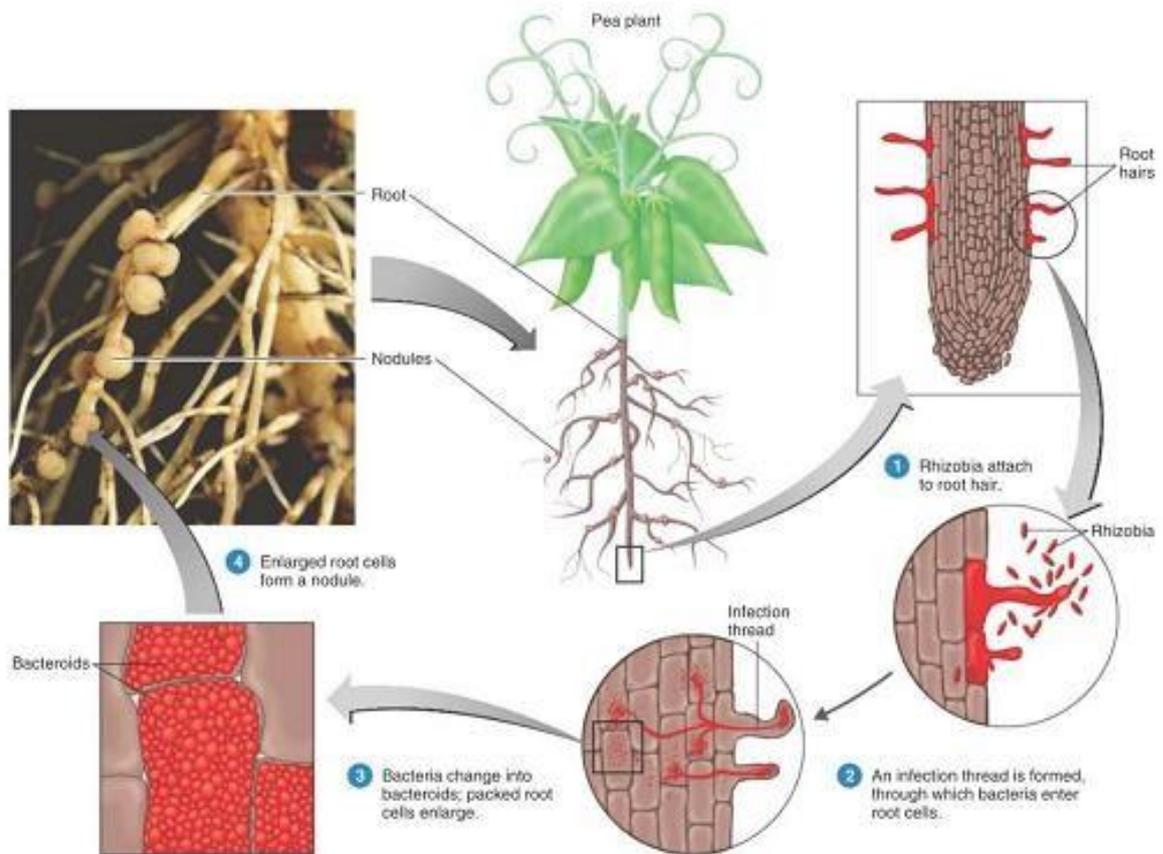
Les gènes de rhizobium qui gouvernent la nodulation sont appelés gènes *nod*, et sont situés soit sur des plasmides soit sur l'ADN chromosomique. Chez *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae* nodulant le pois, dix gènes *nod* ont été identifiés. Les gènes *nodABC* codent pour des protéines qui produisent des oligosaccharides appelés facteurs nod. Ces facteurs nod sont des molécules de N- acétyl-glucosamine substitués par des radicaux qui déterminent l'espèce avec laquelle le microorganisme interagit. Ces facteurs induisent le déclenchement de la division cellulaire dans les poils de la racine, pour aboutir finalement à la formation du nodule. Outre les gènes *nodABC*, *nodD* est un gène qui code pour la protéine régulatrice NodD, qui contrôle la transcription et est donc une protéine de régulation positive. Comme il existe aussi d'autres flavonoïdes dont la structure est étroitement liés aux produits du gène *nodD*, et qui inhibent la nodulation (régulation négative). Ce qui explique la spécificité observée entre la plante et la bactérie dans les symbioses Rhizobium – légumineuses.

#### **\*Bactéroïdes et les nodules racinaires**

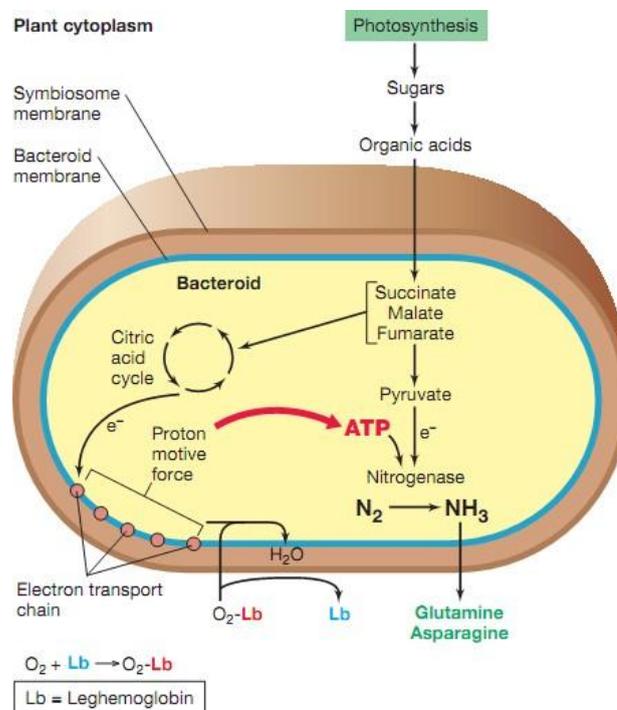
Le rhizobium se multiplie rapidement dans les cellules végétales et se transforme en cellules gonflées, difformes, et ramifiées appelées bactéroïdes. Une microcolonie de bactéroïdes est alors entourée par des portions de la membrane cytoplasmique de la plante pour former une structure appelée le symbiosome, et c'est seulement après la formation du symbiosome que la fixation de N<sub>2</sub> commence.

La fixation de l'N<sub>2</sub> nécessite la nitrogénase. La nitrogénase des bactéroïdes présente les mêmes propriétés bio-chimiques que l'enzyme des bactéries fixatrices d'N<sub>2</sub> vivant en liberté, y compris la sensibilité à l'O<sub>2</sub> et la capacité de réduire l'acétylène ainsi que N<sub>2</sub>. Les bactéroïdes dépendent de la plante pour le donneur d'électrons pour la fixation de l'N<sub>2</sub>. Les principaux composés organiques transportés à travers la membrane du symbiosome et dans les bactéroïdes sont les intermédiaires du cycle de l'acide citrique, en particulier les acides organiques en C<sub>4</sub> succinate, malate, et fumarate. Ces intermédiaires sont utilisés comme donneurs d'électrons pour la production d'ATP, convertis en pyruvate, ce dernier est alors utilisé comme source d'électrons pour la réduction de l'N<sub>2</sub>. Le produit de la fixation de l'N<sub>2</sub> est l'ammoniaque (NH<sub>3</sub>), et la plante assimile la majeure partie de cette NH<sub>3</sub> par formation de composés d'azote organiques. La glutamine synthétase, enzyme d'assimilation du NH<sub>3</sub> est présente en grande quantité dans le cytoplasme de la cellule végétale et peut convertir le glutamate et NH<sub>3</sub> en glutamine (Figure 3). Ceci est un exemple de transport de composés d'azote organique par les bactéries fixatrices d'azote dans la plante.

Lorsque la plante meurt, le nodule se détériore, libérant les bactéroïdes dans le sol. Bien que les bactéroïdes soient incapables de division, un petit nombre de cellules de rhizobium dormants sont toujours présents dans le nodule. Ces cellules prolifèrent, en utilisant certains des produits de la dégradation du nodule comme nutriments. Les bactéries peuvent ensuite déclencher l'infection de la prochaine saison de croissance ou de maintenir une existence libre dans le sol.



**Figure 2.** Formation d'un nodule de racine dans une légumineuse infectée par *Rhizobium* ((Tortora *et al.*, 2010)



**Figure 3.** Bactéroïde dans un nodule de racine (Mardigan *et al.*, 2012)

**\*Autre exemple de nodules : Rhizobiums formant des nodules sur les tiges**

Bien que la plupart des légumineuses forment des nodules fixateurs d' $N_2$  - sur leurs racines, quelques espèces de légumineuses portent des nodules sur leurs tiges. Ce type de légumineuses est très répandues dans les régions tropicales où les sols ont souvent une carence en azote par lixiviation et l'activité biologique intense.

Le système le mieux étudié est celui de *Sesbania* une légumineuse aquatique tropicale, qui est infectée par *Azorhizobium caulinodans*. Les nodules se forment généralement sur la partie immergée de la tige ou juste au-dessus du niveau de l'eau, avec une formation qui ressemble à celle des nodules racinaires : attachement, formation d'un canal d'infection, et la formation des bactéroïdes.

### Symbiose nuisible *Agrobacterium* et la galle du collet

Certains micro-organismes développent des symbioses parasites avec les plantes. Le genre *Agrobacterium*, est l'exemple type d'organisme, provoquant la formation d'excroissances tumorales sur diverses plantes. Les deux espèces d'*Agrobacterium* les plus étudiées sont *Agrobacterium tumefaciens*, responsable de la galle du collet, et *rhizogenes* qui provoque la maladie des racines velues.

#### \*Le plasmide Ti : Reconnaissance et transfert de l'ADN-T

Les cellules d'*A. tumefaciens* n'induisent la formation de tumeur que si elles contiennent un grand plasmide appelé plasmide Ti (tumor inducing ; Figure 4). Chez *A. rhizogenes*, un plasmide similaire appelé le plasmide Ri est nécessaire pour l'induction de racines velues.

Pour initier l'état tumoral, les cellules d'*A. tumefaciens* s'attachent au site de blessure sur la plante, et forment des agrégats de bactéries sur la surface de la cellule végétale. Ceci prépare le terrain pour le transfert du plasmide de la bactérie à la plante. La tumorigenèse est une forme naturelle de génie génétique, dans lequel une partie du plasmide Ti est excisée, transféré à partir de la bactérie à l'hôte végétal, et intégrée dans le chromosome de l'hôte.

Après l'infection, une partie du plasmide Ti appelée ADN transféré (ADN-T) est intégré dans le génome de la plante. L'ADN-T contient des gènes pour la formation de la tumeur (*onc*) et également pour la production d'un certain nombre d'acides aminés modifiés appelée opines. Les opines 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 parasite. Ces nutriments sont les avantages pour le symbiote bactérien.

Les gènes de transmissibilité sur le plasmide Ti permettent au plasmide d'être transféré par conjugaison d'une cellule bactérienne à une autre, dans ce cas à une cellule végétale. Les gènes *vir* sont la clé du transfert de l'ADN-T. Les gènes *vir* sur le plasmide Ti codent pour des protéines qui sont essentielles pour le transfert de l'ADN-T. La transcription de *vir* est induite par les métabolites synthétisés par les tissus végétaux blessés qui comprennent les composés phénolique, et qui s'exprime alors par un système à deux composants inducteur de la tumeur. Une composante contrôle l'excision de l'ADN-T, ce qui conduit à l'initiation de la tumeur. La seconde composante stimule la synthèse des opines par la plante.

En résumé, la tumeur est produite par un déséquilibre des phyto-hormones contrôlées par des enzymes codées par l'ADN bactérien introduit. Ainsi, le métabolisme de la plante est commuté pour produire des substances qui stimulent la croissance de la bactérie responsable de l'initiation de la tumeur.

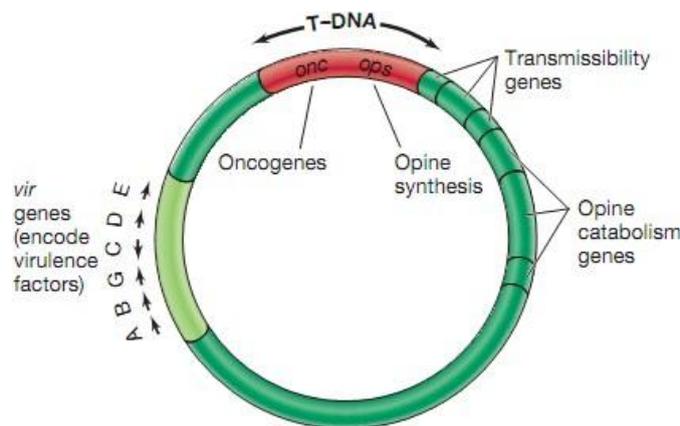


Figure4. Structure du plasmide Ti (Mardigan *et al.*, 2012).

### 3.3.3. Rôle des microorganismes dans les cycles de C, N et S

Au cours de leur croissance et leur métabolisme, les micro-organismes interagissent les uns avec les autres dans le cycle des nutriments, tel que le carbone, le soufre, l'azote, le phosphore, le fer et le manganèse. Le cycle des éléments nutritifs appelé aussi cycle biogéochimique lorsqu'il est appliqué à l'environnement. Dans les cycles biogéochimiques, les éléments sont oxydés et réduits par des micro-organismes pour répondre à leurs besoins métaboliques. Sans les cycles biogéochimiques, la vie sur Terre cesserait d'exister. Tous les

cycles biogéochimiques sont liés, et les transformations de ces nutriments ont des répercussions au niveau planétaire. Des composants gazeux importants se produisent dans les cycles de carbone et de l'azote et dans une moindre mesure dans les cycles du soufre. Ainsi, les micro-organismes du sol ou aquatique peuvent souvent fixer des formes gazeuses de carbone et d'azote. Par contre dans les cycles " sédimentaires ", tels que celui du fer, il n'y a pas de composant gazeux.

### 3.3.3.1. Le cycle du carbone

Le carbone peut être présent sous formes réduites, tels que le méthane (CH<sub>4</sub>) et la matière organique (carbone organique), et sous des formes oxydées, tel que le monoxyde de carbone (CO), le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) et la calcaire (CaCO<sub>3</sub>; carbone inorganique). Les Agents réducteurs tels que l'hydrogène, et des agents oxydants (O<sub>2</sub>) influent sur le déroulement des réactions biologiques et chimiques faisant intervenir le carbone.

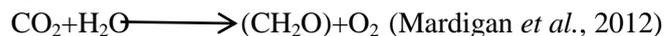
#### 3.3.3.1.2. Les réservoirs de carbone

Le cycle biogéochimique primaire est le cycle du carbone. La quantité de carbone dans les réservoirs de la Terre doit être maintenue en équilibre avec la quantité recyclée. De loin le plus grand réservoir de carbone sur Terre sont les sédiments et les roches de la croûte telles que le calcaire (CaCO<sub>3</sub>), ou dissout dans les océans sous forme d'ions carbonates (CO<sup>-2</sup>), mais la vitesse à laquelle ces sédiments et ces roches se décomposent en carbone et CO<sub>2</sub> est si lent que le flux de ce réservoir est insignifiant sur une échelle de temps. Tous les organismes, y compris les plantes, les micro-organismes et les animaux, contiennent de grandes quantités de carbone sous forme de composés organiques, tels que la cellulose, amidons, les graisses et les protéines. Cependant, plus de carbone est présent dans la matière organique morte, appelé humus, que dans les organismes vivants. L'humus est un mélange complexe de matières organiques qui ont résisté à la décomposition rapide et proviennent principalement des plantes mortes et des micro-organismes. Certaines substances humiques sont assez récalcitrantes, avec un temps de décomposition de plusieurs dizaines d'années, mais certains autres composants humiques se décomposent plus rapidement.

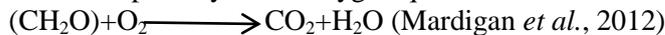
#### 3.3.3.1.3. La photosynthèse et la décomposition

Les autotrophes jouent un rôle essentiel pour la vie sur Terre en réduisant le dioxyde de carbone pour former de la matière organique. Cela se produit à la suite de la photosynthèse, la première étape du cycle de carbone dans lequel les photo-autotrophes tels que les cyanobactéries, les plantes vertes, les algues et les bactéries sulfureuses vertes et pourpres incorporent le dioxyde de carbone dans la matière organique à partir d'énergie solaire.

Les organismes phototrophes sont abondants là où la lumière est disponible. Cependant, les habitats sombres de façon permanente sont dépourvus de phototrophes autochtones. Il y a deux groupes d'organismes phototrophes oxygénés : les plantes et les micro-organismes. Les plantes sont des organismes phototrophes dominantes des milieux terrestres, tandis que les micro-organismes phototrophes dominent dans les milieux aquatiques. Le cycle d'oxydo-réduction du carbone commence par la fixation photosynthétique du CO<sub>2</sub>, sous l'influence de l'énergie lumineuse:



CH<sub>2</sub>O représente la matière organique, au niveau de l'oxydo-réduction de la matière cellulaire. Les organismes phototrophes effectuent également la respiration, à la fois dans la lumière et l'obscurité. L'équation globale de la respiration est l'inverse de la photosynthèse oxygénique:



Pour que les composés organiques s'accumulent, le taux de photosynthèse doit excéder le taux de respiration. De cette façon, les organismes autotrophes produisent de la biomasse à partir de CO<sub>2</sub>, et cette biomasse d'une manière ou d'un autre est la source de carbone pour les organismes hétérotrophes.

Dans l'étape suivante du cycle, les chimio-hétérotrophes tels que les animaux et les protozoaires se nourrissent d'autotrophes, et peuvent à leur tour être mangés par d'autres animaux. Ainsi, comme les composés organiques des autotrophes sont digérés et re-synthétisés, les atomes de carbone du dioxyde de carbone sont transférés d'un organisme à un autre dans la chaîne alimentaire. Les chimio- hétérotrophes, y compris les animaux, qui utilisent une partie des molécules organiques pour satisfaire leurs besoins énergétiques. Une grande partie de carbone reste dans les organismes jusqu'à ce qu'ils excrètent les déchets ou meurent. Lorsque les plantes et les animaux meurent, ces composés organiques sont décomposés par les bactéries et les champignons. Au cours de la décomposition, les composés organiques sont oxydés, et le CO<sub>2</sub> est recyclé.

Les phototrophes et chimiolithotrophes anoxygéniques produisent également des composés organiques en excès, mais dans la plupart des environnements les contributions de ces organismes à l'accumulation de matière organique sont insignifiants par rapport à celui des phototrophes oxygénés. Les composés organiques sont dégradés biologiquement en CH<sub>4</sub> et CO<sub>2</sub>. Le dioxyde de carbone, dont la plupart est d'origine microbienne, est produit par d'autres formes d'aérobies et par la respiration. Le méthane est produit dans les milieux

anoxiques par les méthanogènes qui réduisent le CO<sub>2</sub> avec de l'hydrogène (H<sub>2</sub>) ou par la séparation de l'acétate. Cependant, presque tout composé organique peut éventuellement être converti en CH<sub>4</sub> par la coopération des activités de méthanogènes et des bactéries de la fermentation. Le méthane insoluble, produit dans des habitats anoxiques, diffuse dans les environnements oxygéniques, où il est libéré dans l'atmosphère sous forme oxydé en CO<sub>2</sub> par les méthanotrophes. Par conséquent, la majeure partie du carbone dans les composés organiques retourne finalement au CO<sub>2</sub> (Figure 5A).

De vastes gisements de matières organiques fossiles existent sous forme de combustibles fossiles, comme le charbon et le pétrole. Leur combustion dégage du CO<sub>2</sub>, augmentant ainsi la quantité de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère. Au cours des 50 dernières années, les activités humaines ont augmenté les niveaux de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère de près de 20%. Cette hausse des émissions de CO<sub>2</sub>, un des principaux gaz à effet de serre, a déclenché une période d'augmentation constante des températures mondiales appelées réchauffement de la planète.

#### 3.3.3.1.1.4. Interactions du cycle carbone avec les autres cycles

Les différents cycles des nutriments sont étroitement liés (Figure 5 B). Des changements majeurs dans un cycle affectent le fonctionnement des autres. Le taux de productivité primaire (fixation du CO<sub>2</sub>) est contrôlé par différents facteurs, en particulier par l'ampleur de la biomasse photosynthétique et la disponibilité de l'azote. Ainsi, la réduction à grande échelle de la biomasse par la déforestation généralisée, réduit la productivité primaire et augmente les niveaux de CO<sub>2</sub>. Des niveaux élevés de carbone organique stimulent la fixation de l'azote, ce qui à son tour ajoute plus de N<sub>2</sub> fixé pour les producteurs primaires; de faibles niveaux de carbone organique ont l'effet opposé. D'autres part des niveaux élevés d'ammoniac stimulent la production primaire et la nitrification, mais inhibent la fixation de N<sub>2</sub>. Des niveaux élevés de nitrate, qui est une excellente source d'azote pour les plantes et les phototrophes aquatiques, stimulent la production primaire, mais aussi augmentent le taux de dénitrification. Ce simple exemple illustre comment les cycles nutritifs sont tout sauf des entités isolées. Ce sont des systèmes couplés qui maintiennent un équilibre délicat.

#### 3.3.3.1.1.5. Le méthane

Un aspect intéressant du cycle de carbone est le méthane (CH<sub>4</sub>). Bien qu'une composante encore plus mineur de l'atmosphère que le CO<sub>2</sub>, le CH<sub>4</sub> est un gaz à effet de serre qui est de 20 fois plus efficace pour retenir la chaleur. Les sédiments sur le plancher océanique contiennent environ deux fois plus de CH<sub>4</sub> que les dépôts des combustibles fossiles comme le charbon et le pétrole.

En effet, d'énormes quantités de CH<sub>4</sub> provenant principalement des activités microbiennes sont piégées sous forme d'hydrates de méthane, les molécules de méthane gelé. Les hydrates de méthane se forment lorsque suffisamment de CH<sub>4</sub> est présent dans les environnements de haute pression et basse température, comme sous le pergélisol dans l'Arctique et dans les sédiments marins. La libération lente de CH<sub>4</sub> à partir des hydrates des fonds marins nourrit non seulement les bactéries anaérobies oxydant le méthane, mais aussi les communautés animales qui contiennent des endo-symbiotes oxydant le méthane et libèrent la matière organique des animaux. Les climatologues craignent maintenant que le réchauffement climatique pourrait catalyser une libération catastrophique de CH<sub>4</sub> à partir des hydrates de méthane.

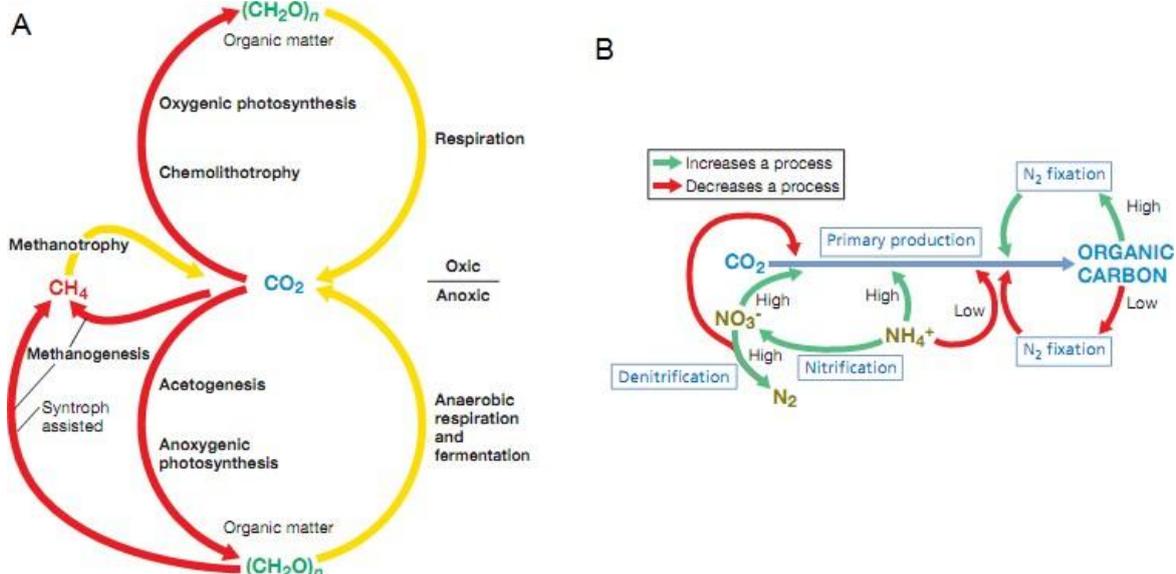


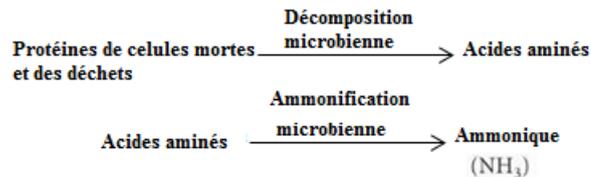
Figure 5. A. Cycle du carbone, B. Interactions des cycles de carbone et de l'azote (Mardigan *et al.*, 2012).

### 3.3.3.2. Le cycle de l'azote

Tous les organismes ont besoin d'azote pour la synthèse de protéines, d'acides nucléiques, et d'autres composés contenant de l'azote. L'azote moléculaire (N<sub>2</sub>) représente près de 80 % de l'atmosphère de la Terre. Les plantes assimilent et utilisent l'azote fixé et combiné en composés organiques. Les activités spécifiques de micro-organismes jouent un rôle important dans la conversion de l'azote en formes utilisables.

#### 3.3.3.2.1. Ammonification

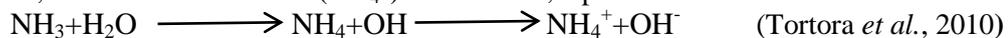
La quasi-totalité de l'azote dans le sol existe dans les molécules organiques, principalement dans les protéines. Quand un organisme meurt, le processus de décomposition microbienne hydrolyse les protéines en acides aminés. Dans un processus appelé **désamination**, les groupes amines des acides aminés sont éliminés et transformés en ammoniac (NH<sub>3</sub>). Ce dégagement d'ammoniac est appelée **ammonification**. L'ammonification, provoquée par de nombreuses bactéries et champignons, peut être représentée comme suit:



(Tortora *et al.*, 2010)

Un autre processus contribuant à la production de NH<sub>3</sub> est la réduction du NO<sub>3</sub><sup>-</sup> par les voies respiratoires, appelée réduction dissimilative de nitrate en ammoniac (DRNA). Cette DRNA est dominante dans la réduction des NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et nitrite (NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) dans les milieux anoxiques riche en réducteurs, tels que les sédiments marins très organiques et les voies gastro-intestinale de l'homme. On pense que les bactéries réduisant les nitrates exploitent cette voie principalement lorsque les concentrations de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> sont limitantes car DRNA consomme 8 électrons par rapport aux 4 et 5 consommés quand NO<sub>3</sub><sup>-</sup> est réduit seulement en N<sub>2</sub>O ou N<sub>2</sub>, respectivement.

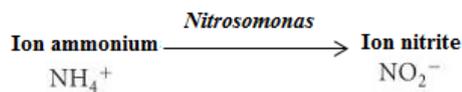
Parce que l'ammoniac est un gaz, il disparaît rapidement du sol sec, mais dans un sol humide, il est solubilisé dans l'eau, et les ions ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) sont formés, à pH neutre.



Une grande partie de cette NH<sub>4</sub><sup>+</sup> libéré par la décomposition aérobie dans les sols est recyclée rapidement et converti en acides aminés chez les plantes et les microorganismes. Cependant, l'NH<sub>3</sub> ne représente qu'environ 15 % de l'azote libéré dans l'atmosphère, le reste étant principalement du N<sub>2</sub> ou N<sub>2</sub>O produit par la dénitrification.

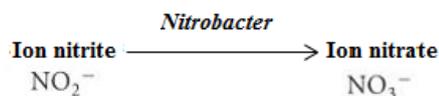
#### 3.3.3.2.2. La Nitrification et l'Anammox

L'oxydation de NH<sub>3</sub> en NO<sub>3</sub><sup>-</sup> est la nitrification, qui est un important processus dans les sols oxiques bien drainés à pH neutre, et est effectuée par les bactéries nitrifiantes. La nitrification est un processus aérobie à deux étapes. De nombreuses espèces de bactéries et au moins une espèce d'*Archaea* sont des nitrificateurs. Dans le sol les bactéries nitrifiantes autotrophes, appartiennent aux genres *Nitrosomonas* et *Nitrobacter*. Ces microorganismes obtiennent de l'énergie en oxydant l'ammoniac en nitrites. Dans la première étape *Nitrosomonas* oxyde l'ion ammonium en nitrites.



(Tortora *et al.*, 2010)

Dans la seconde étape des microorganismes tels que *Nitrobacter* oxyde les nitrites en nitrates :



(Tortora *et al.*, 2010)

Les plantes ont tendance à utiliser le nitrate comme source d'azote pour la synthèse des protéines, car le nitrate est très mobile dans le sol et est plus susceptible de rencontrer une racine de plante que l'ion ammonium. Les ions ammonium sont en fait une source plus efficace d'azote car ils nécessitent moins d'énergie pour être

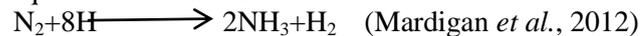
incorporer dans les protéines, mais ces ions chargés positivement sont généralement liés aux argiles chargées négativement dans le sol, tandis que les ions nitrate de charge négative ne sont pas liés.

Considérant que la dénitrification consomme du  $\text{NO}_3^-$ , la Nitrification produit du  $\text{NO}_3^-$ . Si des matériaux riches en  $\text{NH}_3$ , tels que le fumier ou des eaux usées, sont ajoutés aux sols, le taux de nitrification augmente. Bien que le  $\text{NO}_3^-$  soit facilement assimilé par les plantes, il est très soluble, et donc rapidement lessivé ou dénitrifié des sols gorgés d'eau. Par conséquent, la nitrification n'est pas bénéfique pour la culture des plantes. L'ion ammonium, est chargé positivement et fortement adsorbé aux sols chargé négativement. L'anhydride ammoniacal est donc largement utilisé comme engrais pour l'agriculture, mais pour empêcher sa conversion en  $\text{NO}_3^-$ , des produits chimiques sont ajoutés au  $\text{NH}_3$  pour inhiber sa nitrification. Un inhibiteur commun est un composé de pyridine appelée **nitrapyrine** (2- chloro-6- trichlorométhylpyridine), qui inhibe spécifiquement la première étape de nitrification : l'oxydation du  $\text{NH}_3$  en  $\text{NO}_2^-$ .

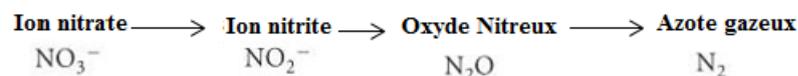
L'ammoniac peut être oxydé dans des conditions anoxiques par la bactérie *Brocadia* dans un processus appelé Anammox (oxydation de l'ammoniac anoxique). Dans cette réaction, l'oxydation anaérobie du  $\text{NH}_4^+$  est couplée avec la réduction du  $\text{NO}_2^-$ , formant ainsi l' $\text{N}_2$  gazeux qui est libéré dans l'atmosphère. Ceci peut fournir un moyen par lequel l'azote peut être éliminé des effluents des stations d'épuration pour diminuer le débit d'azote dans les écosystèmes sensible d'eau douce et marines. C'est le cas des chimiolithotrophes tels que les Planctomycètes qui joueraient un rôle dans ce processus. En dépit de son importance majeure dans les eaux usées et les sédiments marins, l'Anammox n'est pas significative dans les sols bien drainés (oxiques).

### 3.3.3.2.3. La Fixation et la dénitrification de l'azote

L'azote (N) est un élément essentiel à la vie qui existe sous de nombreux états d'oxydation. L'azote gazeux ( $\text{N}_2$ ) est la forme la plus stable de N et est un important réservoir de N sur la Terre. Toutefois, seul un nombre relativement faible de procaryotes sont capables d'utiliser l' $\text{N}_2$  comme source d'azote cellulaire par fixation. Parmi les bactéries libres qui peuvent fixer l'azote citons des espèces aérobies telles qu'*Azotobacter*, *Beijerinckia* et certaines espèces anaérobies de *Clostridium*. Il existe aussi de nombreuses espèces aérobie de cyanobactéries photosynthétiques qui fixent aussi l'azote.



L'azote recyclé sur Terre est le plus souvent déjà « fixé », qui est en combinaison avec d'autres éléments, tels que dans l'ammoniac ( $\text{NH}_3$ ) ou des nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ). Le  $\text{NO}_3^-$  est un accepteur d'électrons de substitution dans la respiration anaérobie des microorganismes. Dans la plupart des conditions, le produit final de réduction du  $\text{NO}_3^-$  est  $\text{N}_2$ ,  $\text{NO}$ , ou  $\text{N}_2\text{O}$ . Cette réduction de  $\text{NO}_3^-$  en composés d'azote gazeux, est appelée dénitrification ; en effet cette réduction est le principal moyen par lequel le  $\text{N}_2$  et  $\text{N}_2\text{O}$  sont biologiquement formés. La dénitrification est un processus néfaste. Par exemple, si des champs agricoles fertilisés avec des engrais de nitrate sont gorgé d'eau après de fortes pluies, des conditions anoxiques peuvent se développer et la dénitrification s'installe; cela supprime l'azote fixé dans le sol. D'autre part, la dénitrification peut aider dans le traitement des eaux usées. En supprimant les formes volatiles de N comme  $\text{NO}_3^-$ , la dénitrification minimise les quantités d'azote fixé, et donc la croissance des algues quand les eaux usées traitées sont déversées dans les lacs et les cours d'eau.



(Tortora *et al.*, 2010)

La production de  $\text{N}_2\text{O}$  et de  $\text{NO}$  par dénitrification peut avoir d'autres conséquences sur l'environnement. Le  $\text{N}_2\text{O}$  peut être oxydé par un processus photochimique en  $\text{NO}$  dans l'atmosphère. Ce dernier réagit avec l'ozone ( $\text{O}_3$ ) dans la haute atmosphère pour former des nitrites ( $\text{NO}_2^-$ ), qui retourne sur Terre sous forme d'acide nitrique ( $\text{HNO}_2$ ). Ainsi, la dénitrification contribue à la fois à la destruction de l'ozone et aux pluies acide, ce qui augmente le passage des rayonnements ultraviolet sur la surface de la Terre et augmente l'acidité des sols. L'augmentation de cette acidité peut changer la structure et la fonction des communautés microbiennes et finalement la fertilité du sol, affectant à la fois la diversité des plantes et les rendements agricoles des plantes cultivées (Figure 6).

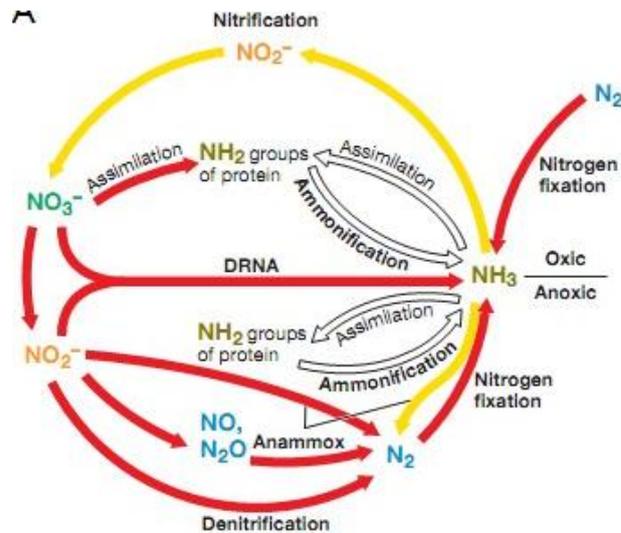


Figure 6. Cycle de l'azote (Mardigan *et al.*, 2012).

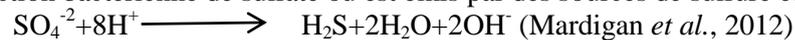
### 3.3.3.3. Le cycle du soufre

L'essentiel du soufre de la Terre est présent dans les sédiments et les roches sous forme de minéraux sulfatés, principalement du gypse ( $\text{CaSO}_4$ ) et les sulfures minéraux (pyrite,  $\text{FeS}_2$ ), mais les océans constituent le plus important réservoir de  $\text{SO}_4^{2-}$  dans la biosphère. Une quantité importante de S, en particulier le dioxyde de soufre ( $\text{SO}_2$ , un gaz), entre dans le cycle de S par les activités humaines, principalement l'utilisation de combustibles fossiles.

Le cycle du soufre et le cycle de l'azote se ressemblent dans le sens où ils représentent de nombreux états d'oxydation de ces éléments. Les transformations microbiennes de soufre (S) sont encore plus complexes que celles de l'azote en raison du grand nombre des états d'oxydation du S et le fait que plusieurs transformations abiotique de S se produisent également. Bien qu'un certain nombre d'états d'oxydation de S sont possibles, seulement trois sont importantes dans la nature : -2 (sulfhydryle R-SH, et de sulfure  $\text{HS}^-$ ), 0 (soufre élémentaire,  $\text{S}^0$ ), et +6 (Sulfate,  $\text{SO}_4^{2-}$ ).

#### 3.3.3.2.1. Sulfure d'hydrogène et la réduction des sulfates

L'un des principaux gaz volatil de S est le sulfure d'hydrogène ( $\text{H}_2\text{S}$ ). Le sulfure d'hydrogène est produit à partir de la réduction bactérienne de sulfate ou est émis par des sources de soufre et des volcans.



Bien que l' $\text{H}_2\text{S}$  soit volatile, différentes formes existent en fonction du pH:  $\text{H}_2\text{S}$  prédomine à un pH inférieur à 7 alors que les formes non volatile  $\text{HS}^-$  et  $\text{S}^{2-}$  prédominent à pH supérieur à 7. Ces composés sont appelés " sulfure. " Les bactéries réductrices de sulfate sont un groupe important et très diversifié et sont très répandus dans la nature. Cependant, dans les milieux anoxiques comme les sédiments d'eau douce et de nombreux sols, la réduction du sulfate est limitée. En outre, parce que donneurs d'électrons organiques sont nécessaires pour soutenir la réduction du sulfate, elle ne se produit que lorsque des quantités importantes de matières organiques sont présentes. Dans les sédiments marins, le taux de réduction du  $\text{SO}_4^{2-}$  est généralement limité par le carbone, et peut être considérablement augmentée par un afflux de matière organique. Ceci est important car l'élimination des eaux usées ou des déchets dans les océans ou les régions côtières peut déclencher la réduction des sulfates. Le sulfure d'hydrogène est toxique pour de nombreuses plantes et des animaux et donc sa formation est potentiellement préjudiciable (sulfure est toxique car il se combine avec le fer des cytochromes et bloque la respiration). Les Sulfure sont communément dé-toxifiés dans la nature par combinaison avec le fer, formant des minéraux insolubles tels que le  $\text{FeS}$  (pyrrhotite) et  $\text{FeS}_2$  (pyrite). La couleur noire de sédiments sulfurés ou des cultures de bactéries sulfato-réductrices est due à ces minerais de soufre métallique.

#### 3.3.3.2.2. Oxydoréduction des sulfures et du soufre élémentaire

Les formes les plus réduites de soufre sont les sulfures tels que le sulfure d'hydrogène ( $\text{H}_2\text{S}$ ), il s'agit d'un composé réduit qui se forme généralement dans des conditions anaérobies, qui représente une source d'énergie pour les bactéries autotrophes.

Dans des conditions oxygènes, le sulfure s'oxyde spontanément à pH neutre, qui peut survenir à la suite de réactions chimiques, en l'absence de micro-organismes ; un tel processus est l'oxydation du sulfure en soufre élémentaire. Les bactéries autotrophes oxydants le soufre, dont la plupart sont aérobies, peuvent catalyser l'oxydation du sulfure. Toutefois, cette oxydation n'est significative que dans les zones où  $\text{H}_2\text{S}$  émergent de

milieux anoxiques rencontre l'air. Catalysée par les bactéries sulfureuses phototrophes pourpres et vertes, l'oxydation anoxique du sulfure se produit en présence de lumière. Ces bactéries transforment le soufre réduit ( $H_2S$ ) en soufre élémentaire et sulfates totalement oxydé ( $SO_4^{2-}$ ). Utilisant la lumière comme source d'énergie et le sulfure d'hydrogène est utilisé pour réduire le  $CO_2$ . Ces bactéries aérobies effectuent la photosynthèse anoxygéniques. En plus des très importants oxydants de soufre photolithotrophes tels que *Chromatium* et *Chlorobium*, qui fonctionnent dans des conditions anaérobies strictes dans les colonnes d'eau profonde. Souvent, le soufre élémentaire est libéré par la décomposition des micro-organismes. Le soufre élémentaire est chimiquement stable, mais est facilement oxydé par les bactéries sulfureuses- oxydantes chimolithotrophes telles que *Thiobacillus* et *Acidithiobacillus*. L'oxydation de  $S^0$  forme de l'acide sulfurique ( $H_2SO_4$ ), et donc l'oxydation du  $S^0$  abaisse le pH dans l'environnement, parfois de manière dramatique. En effet, *Thiobacillus* peut pousser à un pH aussi bas que 2 et est utilisé dans le secteur minier. Pour cette raison,  $S^0$  est parfois ajouté à des sols alcalins comme un moyen peu coûteux et naturel pour abaisser le pH, en s'appuyant sur les chimolithotrophes de soufre omniprésents pour mener à bien le processus d'acidification.

La réduction de  $S^0$  en sulfure (une forme de respiration anaérobie) est un processus écologique majeur, en particulier chez les *Archaea* hyper-thermophiles. Bien que les bactéries sulfito-réductrices peuvent également réduire le  $S^0$ , dans des habitats sulfurés le plus  $S^0$  est réduit par les réducteurs de soufre physiologiquement spécialisés. Il s'agit notamment de *Desulfuromonas*, des cyanobactéries dans les sédiments hyper-salins. Les habitats des réducteurs de soufre sont généralement ceux des réducteurs de sulfate, de sorte que d'un point de vue écologique, les deux groupes forment une guilda métabolique unifié par leur formation de  $H_2S$ .

### 3.3.3.2.3. Les composés organiques sulfurés

En plus des formes inorganiques de S, plusieurs composés organiques sont également recyclés dans la nature. Le composé organique de S le plus abondant dans la nature est le sulfure de diméthyle ( $CH_3-S-CH_3$ ); il est produit principalement dans les environnements marins comme un produit de dégradation de diméthyl-sulfonio-propionate, un soluté osmo-régulateur majeur des algues marines. Ce composé peut être utilisé en tant que source de carbone et comme donneur d'électrons pour les micro-organismes et est catabolisé en sulfure de diméthyle et d'acrylate. Celui-ci, un dérivé du propionate, est utilisé pour favoriser la croissance. Le Sulfure de diméthyle libéré dans l'atmosphère subit une oxydation photochimique en méthane-sulfonate ( $CH_3SO_3$ ),  $SO_2$ , et  $SO_4^{2-}$ . En revanche, le  $CH_3-S-CH_3$  produit dans les milieux anoxiques peut subir une transformation microbienne d'au moins trois façons : (1) par la méthanogénèse (libérant  $CH_4$  et  $H_2S$ ), (2) en tant que donneur d'électrons pour la fixation du  $CO_2$  photosynthétique chez les bactéries pourpres phototrophes (donnant le diméthylsulfoxyde, DMSO), et (3) comme donneur d'électrons dans le métabolisme énergétique et chez certains chimioorganotrophes chimolithotrophes (donnant aussi DMSO). Le DMSO peut être un accepteur d'électrons pour la respiration anaérobie, produisant du  $CH_3-S-CH_3$ . De nombreux autres composés organiques S affectent le cycle global du soufre, y compris méthane thiol ( $CH_3SH$ ), le disulfure de diméthyle ( $H_3C-S-S-CH_3$ ), et le disulfure de carbone ( $CS_2$ ), mais à l'échelle mondiale, c'est le  $CH_3-S-CH_3$  qui est le plus important (Figure 7).

Les plantes et les bactéries incorporent des sulfates qui font partie des acides aminés contenant du soufre. Là, ils forment des ponts disulfures qui donnent aux protéines leurs structures. Comme les protéines sont décomposées, dans un processus appelé dissimilation, le soufre est libéré sous forme de sulfure d'hydrogène qui rejoint le cycle.

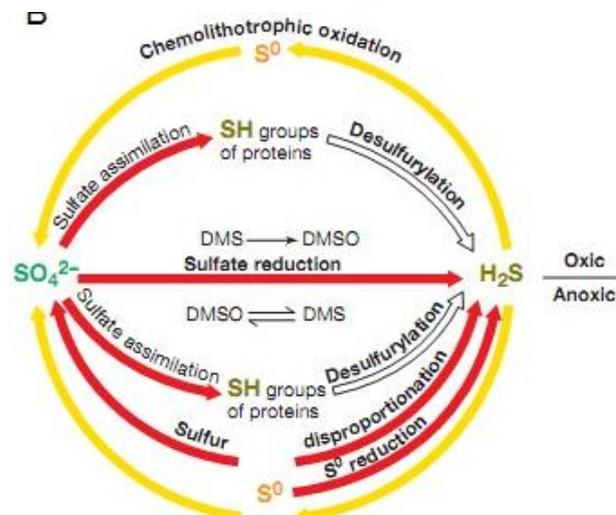


Figure 7. Cycle du soufre (Mardigan et al., 2012).

### 3.3.4. Rôle de la faune du sol

De très nombreux organismes vivent dans le sol et y exercent des fonctions écologiques variées. Cette faune du sol est particulièrement étudiée dans le cas des agrosystèmes car elle a un impact sur la production primaire. Elle intervient en effet dans le recyclage des nutriments, dans la structure du sol, dans le contrôle des bioagresseurs et peut modifier les interactions entre espèces végétales.

De par leur structure tridimensionnelle, leur large gamme de porosité, la diversité des caractéristiques physico-chimiques et des conditions microclimatiques, les sols abritent un nombre considérable d'organismes. Ainsi, les sols hébergeraient environ un quart des espèces animales actuellement décrites. Cette faune du sol couvre plusieurs échelles de taille, depuis les organismes microscopiques jusqu'à des animaux de plusieurs dizaines de centimètres (Figure 8). Elle regroupe une multitude de taxons exprimant une diversité de formes, de stades de développement, de modes de vie et régimes alimentaires qui ont une incidence sur le fonctionnement physico-chimique du sol à toutes les échelles, depuis l'arrangement des particules élémentaires (échelle texturale) jusqu'à l'arrangement macroscopique des agrégats, des macropores et des horizons de sol (échelle structurale).

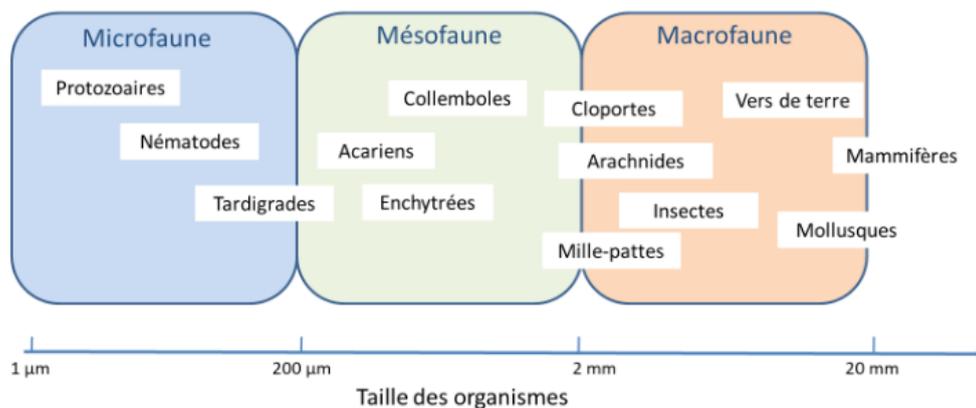
Selon certains auteurs, la faune du sol peut aussi être regroupée en groupes fonctionnels, selon leur type d'activités (Figure 9) ou leur niveau trophique.

Cette faune peut exercer plusieurs effets sur, la disponibilité des nutriments, sur les mycorhizes, contrôler des bioagresseurs, diminuer l'effet des ravageurs aériens, réguler les populations de pathogènes

#### 3.3.4.1. La disponibilité des nutriments

La présence de vers de terre augmente significativement le rendement (+25%) et la biomasse (totale, aérienne et souterraine, d'environ +20% chacune) des plantes cultivées. Plus généralement, l'impact de la faune du sol sur la production primaire peut être vu au travers de ses effets sur les fonctions de (i) recyclage des nutriments, (ii) entretien de la stabilité/structure du sol, (iii) contrôle des bioagresseurs et (iv) support de biodiversité (Figure 10).

Ces fonctions écosystémiques sont respectivement associées du point de vue des plantes à (i) leur nutrition, (ii) le milieu physique dans lequel les plantes se développent, (iii) leur santé et (iv) les interactions entre plantes. L'effet de la faune du sol sur chaque fonction peut être expliqué par de nombreux processus et mécanismes qui impliquent l'ensemble des organismes des sols.



**Figure 8.** Classement des organismes du sol par la taille (Zwicke, 2021). Les animaux dont la taille excède 2 mm sont considérés dans la macrofaune (les cloportes, les mille-pattes, les mollusques, les vers de terre et beaucoup d'arachnides et d'insectes, mais aussi les mammifères), ceux dont la taille est comprise entre 200 µm et 2 mm appartiennent à la mésofaune (collemboles, acariens), et les organismes dont la taille est inférieure à 200 µm sont regroupés dans la microfaune (protozoaires et nématodes).



Mis à part les lombriciens, d'autres groupes d'animaux des sols participent à la disponibilité des nutriments pour les plantes. Le  $\text{NO}_3^-$  issu du  $\text{NH}_4^+$  excrété par les protozoaires est suspecté d'influencer l'architecture racinaire, avec une prolifération des racines latérales dans les microzones plus riches en nitrates. De plus, le broutage des microorganismes par les nématodes augmente la disponibilité des nutriments et leurs prélèvements par la plante. Les collembolés sont également reconnus pour leur contribution à la dynamique de l'azote, par leur activité de broutage des champignons.

#### **3.3.4.2. Effets sur les mycorhizes**

Les interactions entre les invertébrés des sols et les champignons mycorhiziens ont des impacts indirects mais importants sur la croissance des plantes. Des études ont établi que les microarthropodes (en particulier les collembolés) influencent négativement la distribution et la densité des champignons mycorhiziens par le broutage. L'intensité du broutage des hyphes dépend des espèces mycorhiziennes, les organismes de la faune du sol ayant des préférences dans leur diète. Les collembolés et les acariens préfèrent brouter des champignons saprophytes, et en présence de champignons mycorhiziens, ils consomment les extrémités les plus distantes des racines.

D'autres organismes, en particulier certains détritivores tels les termites et les mille-pattes, ont au contraire un effet positif sur le réseau mycélien car ils ingèrent puis dispersent l'inoculum mycorhizien. Des coléoptères carabiques et scarabéides ont aussi été retrouvés avec des spores dans leur système digestif. Les lombriciens accumulent et dispersent les spores *via* leurs turricules, probablement en consommant les racines mycorhizées sénescentes.

#### **3.3.4.3. Contrôle des bioagresseurs**

La faune du sol modifie les relations entre les plantes et leurs bioagresseurs. Lorsque ces effets sont bénéfiques à l'agriculture, les animaux prédateurs sont considérés comme des auxiliaires des cultures. Toutefois, dans certains cas l'effet des animaux du sol peut ne pas être bénéfique.

La faune du sol participe à la régulation des adventices de nombreuses manières. Certains animaux consomment les graines, participent à la distribution spatiale et temporelle des graines ou encore influencent la croissance des plantules. Il existe de nombreuses observations de la consommation de graines sur la plante avant la dispersion, notamment par les coléoptères carabiques. Après dispersion, beaucoup d'invertébrés se nourrissent de graines comme les carabiques, les cloportes, les vers de terre ou les limaces.

La consommation ne se fait pas au hasard, et les animaux ont des préférences pour certaines graines en fonction de leur taille, leur forme, leur ornementation ou leur contenu lipidique. Par exemple, les carabiques sont des coléoptères primitivement prédateurs mais plusieurs espèces ont établi des symbioses digestives avec des bactéries qui leur permettent de consommer certaines graines. D'autre part, les vers de terre ont une action directe sur la distribution verticale, horizontale et temporelle des graines, avec des quantités dans les turricules plus importantes que dans le sol adjacent.

De plus, il a été démontré que le mucus des lombriciens a des effets qui peuvent être à la fois négatifs (forte concentration en  $\text{NH}_4^+$  qui peut induire une dormance des graines ou un retard de germination) et positifs (présence de molécules rhizogéniques) sur la germination des graines. Ainsi, les préférences des vers ont des répercussions sur la compétition entre plantes.

Les relations biotiques aériennes et souterraines sont d'une importance majeure sur les traits de défense des plantes, et sur leur variation génétique. De nombreux herbivores ravageurs des cultures passent par un stade de développement inféodé au sol (par exemple larve, nymphe, pupa) ou transitent par la surface du sol par exemple lors d'une chute. On peut citer certains coléoptères (par exemple pucerons, altises, charançons), diptères (par exemple cécidomyies et autres mouches), les chenilles de lépidoptères (par exemple pyrales, tordeuses), les hémiptères (par exemple pucerons, cicadelles, cochenilles) ou les gastéropodes (limaces). Les prédateurs en surface du sol (carabes, araignées, staphylins, perce-oreilles, larves d'insectes) sont des auxiliaires dans la lutte contre ces ravageurs.

D'autre part, les organismes herbivores souterrains (consommant des racines) peuvent modifier la survie, la fécondité, la croissance des herbivores aériens. De façon synthétique, deux grands ensembles de mécanismes relient les bioagresseurs aériens et souterrains. D'une part, l'action des herbivores aériens, en limitant le développement foliaire par exemple, peut avoir un effet sur le développement racinaire et donc sur les herbivores souterrains. L'inverse est également possible.

D'autre part, l'induction par des bioagresseurs de la synthèse de composés de défense par la plante va affecter l'ensemble des bioagresseurs, quelle que soit leur localisation

Enfin, un autre réseau d'interactions relie détritivores, plantes et herbivores. Les effets des détritivores semblent aller dans le sens d'une amélioration de la résistance des plantes aux herbivores aériens.

#### **3.3.4.4. Régulation des populations de pathogènes**

Le broutage des champignons pathogènes par les fongivores dans les sols modifie (i) les interactions plante-champignon, (ii) la compétition entre champignons et (iii) la dispersion des spores. Les collemboles sont connus pour consommer sélectivement les champignons, dont certains pathogènes. La viabilité des spores fongiques après passage dans le tube digestif de collemboles est faible, et n'est pas considérée comme suffisante pour induire une maladie chez les plantes.

Toutefois, les organismes des sols peuvent participer à la dissémination de propagules des pathogènes. Ainsi, les collemboles, les fourmis, les termites, ou les escargots sont d'importants disséminateurs.

Plusieurs mécanismes sont impliqués dans la régulation des pathogènes, et notamment lors des phases libres. Ainsi, il a été montré que les nématodes phytoparasites peuvent être grandement affectés par la bioturbation due aux vers de terre. D'autre part, l'augmentation de la diversité des nématodes participe à l'augmentation de la compétition entre espèces et réduirait la pathogénicité des nématodes phytoparasites.